Handwörterbuch der Naturwissenschaften.

Vierter Band.

Handwörterbuch
der
Naturwissenschaften

Herausgegeben von

Prof. Dr. E. Korschelt-Marburg
(Zoologie)

Prof. Dr. G. Linck-Jena
(Mineralogie und Geologie)

Prof. Dr. F. Oltmanns-Freiburg
(Botanik)

Prof. Dr. K. Schaum-Leipzig
(Chemie)

Prof. Dr. H. Th. Simon-Göttingen
(Physik)

Prof. Dr. M. Verworn-Bonn
(Physiologie)

Dr. E. Teichmann-Frankfurt a. M.
(Hauptredaktion)

Vierter Band

Fluorgruppe — Gewebe

Mit 924 Abbildungen

JENA
Verlag von Gustav Fischer
1913

Inhaltsübersicht.

Nur die selbständigen Aufsätze sind hier aufgeführt. Eine Reihe von Verweisungen findet sich innerhalb des Textes und ein später herauszugebendes Sachregister wird nähere Auskunft geben.

F.

(Fortsetzung).

F.

(Fortsetzung.)

Fluorgruppe.

a) Fluor. b) Chlor. c) Brom. d) Jod. e) Mangan.

In die Fluorgruppe gehören einmal von den Metalloiden die vier Halogene Fluor, Chlor, Brom, Jod, und ferner von den Metallen das Mangan. Die Stellung des letzteren in dieser Gruppe, in der siebenten Vertikalkolumne des periodischen Systems, ist allein gerechtfertigt durch den Isomorphismus der Perchlorate und Permanganate. In allen anderen Verbindungen ist das Mangan als ein in seinen niederen Oxydationsstufen stark positives Element ganz verschieden von den Halogenen. Diese wiederum bilden eine durchaus einheitliche Gruppe, deren physikalische und chemische Eigenschaften mit steigendem Atomgewicht eine sukzessive Aenderung erfahren. Für die physikalischen Eigenschaften beweist dies folgende Tabelle:

	F	Cl	Br	J
Atomgewicht	19,0	35,46	79,92	126,92
Schmelzpunkt	$-233,0$	$-102,0$	$-7,0$	$-113,0$
Siedepunkt	$-187,0$	$-33,0$	$+63,0$	$+200,0$
Spez. Gewicht (fl. u. fest)	d^{-200} 1,14	d^{-33} 1,507	d^{0} 3,18	d^{4} 4,93

Die graduelle Aenderung der chemischen Eigenschaften mit dem Atomgewicht erhellt am klarsten aus dem Verhalten der Halogene zum Wasserstoff und Sauerstoff. Die Verwandtschaft zum Wasserstoff nimmt mit steigendem Atomgewicht ab. Fluor verbindet sich bereits in der Kälte mit diesem, Jod erst bei höherer Temperatur zu dem leicht dissoziierbaren Jodwasserstoff. Umgekehrt sind die Sauerstoffverbindungen um so beständiger, je höher das Atomgewicht des Halogens ist. So verdrängt ein Halogen mit niedrigerem Atomgewicht ein Halogen von höherem Atomgewicht aus seinen Wasserstoffverbindungen, während andererseits ein Halogen von höherem Atomgewicht ein solches mit niedrigerem Atomgewicht aus seinen Sauerstoffverbindungen abscheidet, entsprechend den Gleichungen:

$$HBr + Cl = HCl + Br$$
$$HClO_3 + J = HJO_3 + Cl$$

Das Molekül der Halogene besteht aus zwei Atomen, das Molekulargewicht ist also das doppelte des Atomgewichts.

a) Fluor.

F. Atomgewicht 19,0. Molekulargewicht 38,0.

1. Atomgewicht. 2. Vorkommen. 3. Geschichte. 4. Darstellung. 5. Formarten und physikalische Konstanten. 6. Valenz und Elektrochemie. 7. Analytische Chemie. 8. Spezielle Chemie. 9. Spektralchemie.

1. Atomgewicht. Das Atomgewicht des Fluors besitzt nach der internationalen Atomgewichtstabelle vom Jahre 1912 den Wert 19,0. Der Name Fluor leitet sich ab von fluo = ich fließe, da die älteste bekannte Fluorverbindung, der Flußspat, zu Schmelzflüssen verwandt wurde.

2. Vorkommen. Das Fluor kommt, wie überhaupt die Halogene, infolge seiner großen Verwandtschaft zu anderen Elementen in freiem Zustande in der Natur nicht vor. In manchen Flußspaten hat man allerdings den charakteristischen Fluorgeruch wahrnehmen können, so daß man es hier vielleicht mit spurenhaften Okklusionen von elementarem Fluor zu tun hat. Im Mineralreich ist das Fluor ein ziemlich verbreitetes Element. Hauptsächlich findet es sich als regulär kristallisierendes Calciumfluorid, CaF_2, gewöhnlich Flußspat oder Fluorit genannt, ferner in Grönland als

Doppelsalz von Fluornatrium und Fluoraluminium, $3NaF.AlF_3$, als sogenannter Kryolith, außerdem in vielen Silikaten. Spuren von Fluorverbindungen hat man in zahlreichen Mineralwässern gefunden. Interessant ist das Vorkommen im tierischen und pflanzlichen Organismus. Der Zahnschmelz, sowie die Knochen enthalten das Element als Calciumfluorid, außerdem hat man kleine Mengen im Blut, im Gehirn und in der Milch nachweisen können. Pflanzenasche ist sehr häufig fluorhaltig.

3. **Geschichte.** Der Flußspat war schon im Mittelalter bekannt als Zuschlag beim Schmelzen von Erzen und als Aetzmittel für Glas. In Scheeles, Priestleys, Gay-Lussacs und Thénards Arbeiten findet sich zuerst die Darstellung des Fluorwasserstoffs beschrieben. Borfluorid und Siliciumfluorid wurden besonders durch Davys Untersuchungen bekannt. Ampère (1810) gebührt das Verdienst, als erster die wahre Natur des Fluorwasserstoffs als Analogon des Chlorwasserstoffs erkannt zu haben. Berzelius (1824) studierte sodann eingehend die Fluoride. Elementares gasförmiges Fluor wurde erst im Jahre 1886 von Moissan dargestellt, flüssiges im Jahre 1897 und festes im Jahre 1903 von Moissan und Dewar.

4. **Darstellung.** Fluor wird durch Elektrolyse einer Lösung von Fluorkalium in wasserfreier Flußsäure dargestellt. Der Zusatz von Fluorkalium ist notwendig, da die wasserfreie Säure ein Nichtleiter der Elektrizität ist. Der Versuch kann in einer U-förmigen Platinröhre ausgeführt werden, die mit Stopfen von Flußspat versehen ist, durch welche Elektroden aus Platiniridium gehen. Durch seitlich angesetzte Abzugsrohre entweichen die Produkte der Elektrolyse, anodisches Fluor und kathodischer Wasserstoff. An Stelle der sich rasch abnutzenden Platinapparatur läßt sich zweckmäßig eine solche aus Kupfer verwenden, da das sich bildende Kupferfluorid fest auf dem Metall haftet und es vor weiterer Einwirkung schützt. Die Elektroden dagegen müssen aus Platiniridium bestehen. Der Apparat wird mit einem Gemisch von Aceton und fester Kohlensäure auf ungefähr — 50° gekühlt und die Elektrolyse mit einem Strome von 50 Volt und 20 Ampere durchgeführt. Um das entweichende Fluor von mitgerissener Flußsäure zu reinigen, leitet man es am besten durch eine mit flüssiger Luft gekühlte Kupferschlange. Auf diese Weise lassen sich bequem pro Stunde 8 l Gas darstellen. Der zunächst von Moissan angenommene Mechanismus der Reaktion, wonach primär aus Kaliumfluorid Kalium und Fluor gebildet wird und ersteres sodann den Fluorwasserstoff unter Wasserstoffentwickelung zersetzt, scheint zweifelhaft zu sein, vielmehr spielt offenbar als Platinfluorid in Lösung gegangenes Platin bei dem Prozeß eine Rolle, denn anfangs erfolgt die Elektrolyse ganz ungleichmäßig und erst nach ein bis zwei Stunden findet regelmäßige Zersetzung statt. Durch flüssigen Sauerstoff kann das gasförmige Element bei — 187° zu einer hellgelben Flüssigkeit verdichtet werden, durch weiteres Abkühlen in flüssigem Wasserstoff erstarrt das flüssige Fluor zu einer gelben kristallinischen Masse, die nach einiger Zeit farblos wird.

5. **Physikalische Eigenschaften und Konstanten.** Das Fluor ist ein blaßgelbes Gas von stechendem, an unterchlorige Säure erinnerndem Geruch. In dicken Schichten (50 cm) sieht es deutlich grüngelb aus, gibt aber selbst bei 1 m Schichtdicke noch keine Absorptionsstreifen. Die Dichtebestimmungen des Fluors ergaben als mittleren Wert 1.31 (bezogen auf Luft), eine Zahl, die dem theoretischen, aus dem Atomgewicht berechneten Wert 1.316 sehr nahe kommt. Das flüssige Fluor bildet eine hellgelbe Flüssigkeit, die bei — 187° siedet und das spezifische Gewicht $d^{-200} = 1.14$ besitzt. Das feste Fluor besitzt den Schmelzpunkt — 233°.

6. **Valenz und Elektrochemie.** Das Fluor ist stets einwertig. Die Neigung mancher Fluoride saure Salze, wie KHF_2, zu bilden und die Tatsache, daß der Fluorwasserstoff bei 25° eine Dampfdichte entsprechend der Formel H_2F_2 und erst bei 100° die normale HF besitzt, deutet nicht auf eine höhere Valenzstufe hin, sondern ist auf Assoziation zurückzuführen. Aus Leitfähigkeitsmessungen am Fluorkalium geht nach der Ostwald-Waldenschen Regel aus der Differenz der Aequivalentleitfähigkeiten für die Verdünnungen 1024 und 32, $\lambda_{1024} - \lambda_{32} = 10.6$, klar die Einwertigkeit des Fluorions hervor. Das Fluorion ist farblos. Das Normalpotential, entsprechend dem Vorgang $2F' \rightarrow F_{2\,(gasf.)}$, ist nicht wie das der übrigen Halogene unmittelbar bestimmbar, es wird zu + 1,9 Volt angenommen. Die Beweglichkeit des Fluorions beträgt bei 18°: $l_{18} = 46.6$, der Temperaturkoeffizient: $\alpha_{18} = 0.0238$ (Kohlrausch). Das Fluor ist auch ein häufiger Bestandteil komplexer Anionen. Namentlich in den Doppelfluoriden, die nach der Wernerschen Nomenklatur zweckmäßiger als Fluorosalze bezeichnet werden, spielt es eine Rolle. Die chemische Formulierung der wichtigsten Fluorosalze geht aus der folgenden Zusammenstellung hervor: $R_3[AlF_6]$, $R_3[FeF_6]$, $R_3[CrF_6]$, $R_3[TlF_6]$, $R_2[SnF_6]$, $R_2[SiF_6]$, $R_2[TiF_6]$, $R_2[ZrF_6]$, $R_2[CoF_4]$, $R_2[NiF_4]$.

7. **Analytische Chemie.** 7a) Qualitative Analyse. Der qualitative Nachweis

von Fluor beschränkt sich im wesentlichen auf sein Vorkommen in Salzform z. B. als Calciumfluorid. Die wichtigsten Erkennungszeichen sind hier die folgenden:

Konzentrierte Schwefelsäure entwickelt in der Wärme Fluorwasserstoff. Wird die Operation in Glasgefäßen vorgenommen, so reagiert der Fluorwasserstoff mit der Kieselsäure des Glases unter Bildung des leicht flüchtigen Siliciumfluorids SiF_4. Hält man in das Gefäß einen befeuchteten Glasstab, so zersetzt sich das gebildete SiF_4 mit dem Wasser unter Bildung von Kieselfluorwasserstoffsäure und Kieselsäurehydrat, welch letzteres durch eine Trübung am Glasstab zu erkennen ist. Die sich hierbei abspielenden Vorgänge sind die folgenden:

$$CaF_2 + H_2SO_4 = CaSO_4 + 2HF$$
$$SiO_2 + 4HF = SiF_4 + 2H_2O$$
$$3SiF_4 + 4H_2O = 2H_2SiF_6 + Si(OH)_4.$$

Arbeitet man in Platingefäßen, so bildet sich, falls Kieselsäure abwesend ist, kein SiF_4, die Umsetzung mit H_2O bleibt also aus; sie tritt aber sofort ein, wenn man etwas Kieselsäure zusetzt. — Ein weiteres wichtiges Erkennungszeichen ist die Eigenschaft des HF, Glas zu ätzen, eine Reaktion, die nichts weiteres als den Umsatz des HF mit der Kieselsäure des Glases zu SiF_4 vorstellt. Zu diesem Zweck bringt man das Fluorid mit konzentrierter Schwefelsäure gemischt in einen Platintiegel, bedeckt denselben mit einem teilweise paraffinierten, auf der konkaven Seite mit Wasser gekühlten Uhrglas und erhitzt vorsichtig. Hierbei werden die nicht paraffinierten Stellen des Glases geätzt. Sind nur geringe Mengen Fluor anwesend, so läßt man in der angegebenen Anordnung 12 Stunden kalt stehen und erwärmt erst dann kurze Zeit. Ist in dem zu untersuchenden Mineral Kieselsäure zugegen, so erhält man keine Aetzung, da das sich bildende SiF_4 Glas nicht angreift. Man schließt in solchen Fällen die Substanz durch Umsatz des fein pulverisierten Minerals mit der zirka 6 fachen Menge Soda auf, laugt die Schmelze mit Wasser aus und scheidet durch 12 stündiges Stehenlassen der Lösung unter Zusatz von viel Ammoncarbonat und schwachem Erwärmen die Kieselsäure ab. Nach der Filtration neutralisiert man, gibt noch einen kleinen Ueberschuß von Soda hinzu und fällt das Fluor mittels Calciumchlorid als CaF_2 aus, welches nun die Aetzprobe unter den angegebenen Bedingungen deutlich zeigen muß.

Entsprechend den Löslichkeitsverhältnissen der Fluoride gibt das Fluorion mit Silbernitrat keinen Niederschlag, wohl aber mit Baryumchlorid und, wie oben schon erwähnt, mit Calciumchlorid. Die Niederschläge sind weiße voluminöse Fällungen, die nur in einem großen Ueberschuß von Mineralsäuren löslich sind.

7b) Quantitative Analyse. Die gravimetrische Bestimmung des Fluors wird mit Hilfe des schwerlöslichen Calciumfluorids durchgeführt. Hat man Flußsäure oder saure Salze derselben, so neutralisiert man mit Soda, gibt noch einen kleinen Ueberschuß von Natriumcarbonat hinzu, um den Niederschlag gut filtrierbar zu machen, und fällt siedend heiß mit Calciumchlorid. Man filtriert, wäscht den Niederschlag mit heißem Wasser aus und verascht das Filter. Jetzt verwandelt man durch Zufügen von Essigsäure das mitgefällte Carbonat in Acetat, dampft zur Trockne und nimmt mit Wasser auf. Bei der nachfolgenden Filtration hat man reines CaF_2, welches gut ausgewaschen und im Platintiegel zur Wägung gebracht wird.

Auch maßanalytisch läßt sich der Fluorgehalt bestimmen. Die Methode beruht auf der Ueberführung der Flußsäure mittels Kieselsäure in leichtflüchtiges SiF_4, das sich in einer wässerig alkoholischen Kaliumchloridlösung zunächst mit dem Wasser in Kieselsäurehydrat und Kieselfluorwasserstoff und dann weiter mit KCl in schwerlösliches Kaliumsiliciumfluorid und Salzsäure umsetzt, die nun titriert werden kann. Ueber die genaue Ausführung dieser Bestimmung siehe Treadwell, Kurzes Handbuch der analytischen Chemie, Bd. II. Dort findet man auch die Beschreibung der häufig angewandten gasvolumetrischen Bestimmung des Fluors als SiF_4 nach der Hempel- und Oettelschen Methode.

8. Spezielle Chemie. 8a) Allgemeines Verhalten des Fluors. Fluor ist das reaktionsfähigste Element, das wir kennen. Es verbindet sich momentan in der Kälte und im Dunklen mit Wasserstoff unter rötlicher Flammerscheinung zu Fluorwasserstoff. Merkwürdig ist seine Indifferenz gegenüber Sauerstoff auch in der Form von Ozon. Schwefel, Selen und Tellur dagegen verbinden sich sofort bei gewöhnlicher Temperatur und bilden die entsprechenden Fluoride. Auf Stickstoff und Stickstoffoxydul wirkt das Element selbst bei Rotglut nicht ein, auf Stickstoffdioxyd bei gewöhnlicher Temperatur nicht. Stickoxyd verbindet sich jedoch sofort unter Flammerscheinung. Salpetersäure und Ammoniak werden heftig zersetzt. Phosphor und Arsen reagieren unter Lichterscheinung. Von den Halogenen verbindet sich das Chlor nicht mit dem Fluor, wohl aber Brom und Jod unter Feuererscheinung. Bei Gegenwart von Wasser wird Chlor und Brom zu HClO und HBrO bezw. $HBrO_3$ oxydiert. Sehr energisch ist auch die Einwirkung auf die Halogenwasserstoffsäuren. HCl, HJ und HBr werden auch in wässeriger Lösung

unter Flammerscheinung zersetzt, und ebenso findet eine heftige Reaktion mit Flammenbildung in der Flüssigkeit statt, wenn man Fluorgas in eine 50%ige Flußsäurelösung einleitet. Bor, Silicium und Kohlenstoff reagieren mit Fluor äußerst heftig unter Lichterscheinung. Organische Substanzen entzünden sich, besonders wenn sie sehr wasserstoffhaltig sind, unter Bildung von Fluorwasserstoff und Kohlenstofffluoriden. Schwefelkohlenstoff verbrennt in der Kälte sofort unter Bildung von Schwefel und C-haltigen Fluoriden. Kohlenoxyd und Kohlendioxyd dagegen reagieren nicht. Blausäure wiederum wird momentan zerstört. Oxyde, Sulfide, Halogenide, Cyanide werden allgemein heftig angegriffen.

Aeußerst lebhaft ist auch die Einwirkung auf Metalle, von denen die der Alkalien und der alkalischen Erden, sowie Blei und Eisen bereits heftig bei gewöhnlicher Temperatur reagieren. Kupfer wird durch die Bildung einer oberflächlichen Schicht von Kupferfluorid geschützt. Beim Aluminium, Mangan, Nickel, Kobalt und Silber beginnt die Einwirkung erst beim schwachen Erwärmen. Am widerstandsfähigsten sind die Edelmetalle, Gold verbindet sich bei Rotglut langsam mit dem Fluor, Palladium, Iridium und Ruthenium erst bei Dunkelrotglut. Platin reagiert bei 500 bis 600° unter Bildung von Platintetrafluorid.

Besonders charakteristisch für die große Reaktionsfähigkeit des Fluors ist die Tatsache, daß selbst flüssiges oder festes Fluor gewissen Elementen gegenüber seine Affinität noch äußerst heftig zum Ausdruck bringt. Es findet mit flüssigem Wasserstoff momentane Bildung von Fluorwasserstoff statt, und auch Schwefel, Selen, Phosphor, Arsen und Antimon verbinden sich bei diesen tiefen Temperaturen sofort unter Feuererscheinung.

8b) V e r b i n d u n g e n d e s F l u o r s. F l u o r w a s s e r s t o f f s ä u r e, HF, (gewöhnlich Flußsäure genannt). Man erhält sie durch Destillation aus einem Gemisch von fein gepulvertem Fluorcalcium (Flußspat) mit konzentrierter Schwefelsäure in Blei-, Gußeisen- oder Platinretorten, wobei man als Vorlage ein Gefäß aus dem gleichen Material benutzt. Der Vorgang entspricht der Gleichung: $CaF_2 + H_2SO_4 = CaSO_4 + 2HF$. Auch Kryolith läßt sich an Stelle von Flußspat verwenden. Die Säure wird am besten in Ceresinflaschen aufbewahrt.

Handelt es sich um die Gewinnung von ganz wasserfreier Flußsäure, so benutzt man das saure Kaliumsalz, KHF_2, welches zweckmäßig, um die letzten Spuren Wasser zu entfernen, vorher vorsichtig geschmolzen wird. Man arbeitet hier am besten mit einer vollständig geschlossenen Platin- oder Kupferapparatur. Das Erhitzen muß langsam und vorsichtig geschehen und wird schließlich auf Rotglut getrieben. Die Vorlage muß wegen der leichten Flüchtigkeit der Säure mit einer Kältemischung von Eis und Chlorcalcium gekühlt werden. Die erhaltene Säure wird zur vollständigen Reinigung noch einmal auf einem Wasserbade destilliert.

Die wasserfreie Säure stellt eine farblose, leicht bewegliche Flüssigkeit vor, die an der Luft stark raucht und sehr hygroskopisch ist. Ihr Dampf besitzt einen stechenden, stark sauren Geruch und greift die Atmungsorgane sowie die Haut stark an. Die Säure ist daher äußerst vorsichtig zu handhaben.

Das spez. Gewicht beträgt $d^{12.6} = 0.9879$. Der Siedepunkt liegt bei 19.4°, also enorm hoch, wenn man bedenkt, daß flüssiger Chlorwasserstoff bei — 83.7° kocht. Der Schmelzpunkt liegt bei — 92.3°. Die wasserfreie Säure ist ein Nichtleiter der Elektrizität. Mit Wasser ist die Säure wie alle Halogenwasserstoffsäuren unter starker Wärmeentwickelung in jedem Verhältnis mischbar. Destilliert man eine konzentrierte Säure, so entweicht zuerst HF-Gas und die Säure verdünnt sich, geht man umgekehrt von einer schwächeren Säure aus, so destilliert anfangs eine ganz verdünnte Säure, bis man schließlich in beiden Fällen bei 111° und 750 mm eine Säure von 43.2% mit dem spezifischen Gewicht $d^{18} = 1.138$ erhält.

Die Flußsäure ist eine relativ schwache Säure, um vieles schwächer als z. B. die Chlorwasserstoffsäure, wie Bestimmungen der Inversionsgeschwindigkeit ergeben. Die Inversionskonstante ist 17 mal kleiner als diejenige einer äquivalenten Salzsäure und reiht sich zwischen die Werte für die Monochloressigsäure und die Phosphorsäure ein. Auch der Dissoziationsgrad α, berechnet aus der molekularen Leitfähigkeit $\alpha = \frac{\mu_v}{\mu_\infty}$, und die Dissoziationskonstante, durch die einfache Ostwaldsche Verdünnungsformel $K = \frac{\alpha^2}{(1-\alpha)v}$ ausgedrückt, bringen die Schwäche der Säure zum Ausdruck. Die Konstante beträgt: $10^2 K = 0.0826$ (diejenige der Monochloressigsäure ist 0,155). Der Dissoziationsgrad erreicht bei einer Verdünnung von 1 Mol in 1000 l erst 50%.

Für die Bildungswärme des Fluorwasserstoffs gelten die folgenden Gleichungen:

$$H + F_{(Gas)} = HF_{(Gas)} + 38900 \text{ cal.};$$
$$H + F_{(Gas)} = HF_{(fl.)} + 45700 \text{ cal.}$$

Die Neutralisationswärme (NaOH aq.HF aq.) beträgt 16272 cal, übertrifft also bei weitem diejenige der anderen Halogenwasserstoffsäuren.

Die Dampfdichte der Säure besitzt bei ihrem Siedepunkt (19.4°) einen Wert, der zwischen den Formeln $(HF)_4$ und $(HF)_3$

liegt, und erreicht erst bei 88.1° den normalen Wert 20.58.

Von Hydraten der Säure kennt man bisher nur das Monohydrat $HF.H_2O$, entsprechend einem Gehalt von 52.3% HF. Es kristallisiert aus einer 5% Säure bei—45°.

Metallen und Metalloxyden gegenüber verhält sich die Flußsäure teils ähnlich wie die anderen Halogenwasserstoffsäuren, teils weist sie bemerkenswerte Unterschiede auf. Die wässerige Säure löst Metalle, wie Kobalt, Nickel, Magnesium, Zink, Kadmium und Eisen rasch unter Wasserstoffentwickelung zu den entsprechenden Fluoriden, langsamer das Kupfer und merkwürdigerweise auch das Silber. Schwieriger erfolgt der Angriff der wasserfreien Säure. Hier bedarf es erst eines Erhitzens auf Rotglut. Von den Salzen der Säure sind das Silbersalz und die Salze der alkalischen Erden charakteristisch von denen der übrigen Halogenwasserstoffsäuren verschieden. AgF ist leicht löslich, CaF_2 völlig unlöslich. Auch das Aluminiumsalz ist schwer löslich.

Neben den normalen Fluoriden von der allgemeinen Formel MeF existieren saure Fluoride, von denen das KHF_2, wie erwähnt, eine wichtige Rolle bei der Darstellung des elementaren Fluors spielt. Nach Moissan bereitet man dasselbe am bequemsten, indem man zu 40 bis 60% Flußsäure die zur Bildung des sauren Salzes notwendige Menge K_2CO_3 fügt. Allmählich kristallisiert hierbei das Salz KHF_2 aus, das zwischen Filtrierpapier und dann im Vakuum getrocknet wird. Von Wichtigkeit sind auch die Doppelfluoride, entstanden durch Vereinigung einfacher Fluoride. Nach Werners Vorschlag (Neuere Anschauungen auf dem Gebiete der anorganischen Chemie, Braunschweig) bezeichnet man sie zweckmäßig als Fluorosalze. Das bekannteste Beispiel ist der Kryolith $Na_3[AlF_6]$. Auch das entsprechende Eisensalz, welches man durch Zusatz von Ferrichlorid zu konzentrierten Lösungen von Fluoralkalien als weißen kristallinischen Niederschlag erhält, gehört in diese Reihe. Die Verbindungen stellen Alkalisalze der komplexen Ferribezw. Aluminiumfluorwasserstoffsäure dar, da in der Ferriverbindung z. B. die Reaktionen auf Ferriion ausbleiben. Weitere Fluorosalze finden sich im Abschnitt 6 angeführt.

Charakteristisch für die Flußsäure ist, daß sie organische Substanzen mit großer Heftigkeit angreift. Papier, Baumwolle, Seide, Gelatine usw. werden in dicke, klebrige Flüssigkeiten verwandelt. Kork wird durch den Säuredampf verkohlt.

Borfluorid, BF_3, entsteht aus HF und Borsäure als farbloses, stechend riechendes, an der Luft stark rauchendes Gas, das sich bei —110° unter starkem Druck verdichten läßt.

Fluorstickstoff, als Analogon zum Chlorstickstoff, scheint nicht existenzfähig zu sein.

Schwefelhexafluorid, SF_6, wird durch direktes Ueberleiten von Fluor über Schwefel erhalten. Man kondensiert das entstehende Gas durch eine Kältemischung von Kohlensäure und Aceton in einem kupfernen Schlangenrohr. Zur Rektifikation wird die Flüssigkeit noch einmal vorsichtig verdampft und das Gas mit Natronlauge gewaschen. Man erhält auf diese Weise das reine Hexafluorid als farbloses und merkwürdigerweise geruch- und geschmack loses Gas, das bei — 55° zu einer weißen kristallinischen Masse erstarrt und wenig oberhalb seines Schmelzpunktes siedet. Das chemische Verhalten dieses Stoffes ist ein ganz auffallend träges. Auf analoge Weise kann das Selenhexafluorid synthetisiert werden.

Thionylfluorid, SOF_2, entsteht aus AsF_3 und $SOCl_2$ durch halbstündiges Erhitzen im Bombenrohr auf 100°. Es bildet ein farbloses, unangenehm riechendes Gas vom Siedepunkt — 32°. Von Wasser wird es allmählich zersetzt.

Sulfurylfluorid, SO_2F_2, wird durch Einwirkung von Fluor auf gasförmiges SO_2 erhalten, wobei die Reaktion mittels eines glühenden Platindrahtes eingeleitet werden muß. Das Produkt ist ein farb- und geruchloses Gas, das gegen Wasser ziemlich beständig ist. Der Siedepunkt liegt bei zirka — 52°, der Schmelzpunkt bei — 120°.

Fluorsulfonsäure, SO_3HF. Die der Chlorsulfonsäure entsprechende Fluorsulfonsäure entsteht durch direkte Vereinigung von SO_3 und HF als dünne farblose Flüssigkeit vom Siedepunkt 162.6°.

9. Spektralchemie. Das Funkenspektrum des Fluors weist 13 Linien im roten Gebiet des Spektrums auf, entsprechend den Wellenlängen 744, 740, 734, 714, 704, 691, 687,5, 685,5, 683,5, 677, 640,5, 634, 623.

Literatur. *H. Moissan, Das Fluor und seine Verbindungen. Deutsche Ausgabe von Th. Zettel. Berlin 1900. — Gmelin-Kraut, Handbuch der organischen Chemie, Bd. I, Abt. 2. Heidelberg 1909.*

F. Sommer.

b) Chlor.

Cl. Atomgewicht 35,46. Molekulargewicht 70,92.

1. Atomgewicht. 2. Vorkommen, 3. Geschichte. 4. Darstellung und Verwendung. 5. Formarten und physikalische Konstanten. 6. Valenz und Elektrochemie. 7. Analytische Chemie. 8. Spezielle Chemie. 9. Spektralchemie.

1. Atomgewicht. Das Chlor besitzt nach der internationalen Atomgewichtstabelle 1912 das Atomgewicht 35,46.

2. Vorkommen. Das Chlor kommt in freiem Zustande in der Natur nicht vor, es findet sich jedoch häufig, zum Teil in mächtigen Lagern, in Form von Chloriden, namentlich an Natrium, Kalium und Magnesium gebunden, als Steinsalz, Sylvin und Carnallit. Diese Ablagerungen sind in vergangenen geologischen Perioden durch die Verdunstung von Meerwasser entstanden. Auch Silber-, Blei-, Eisen- und Kupferchloride kommen natürlich vor, allerdings nur in kleinen Mengen. Infolge der großen Löslichkeit vieler Chloride kann das Chlor den Gesteinen durch atmosphärische Niederschläge leicht entzogen werden. Man findet es daher in allen Solen in reichlichen Mengen. Chloride finden sich ferner in jedem Flußwasser, das seinen Salzgehalt wiederum dem Meere zuführt. So bildet das Chlor mit 2.08% einen wesentlichen Bestandteil des Ozeans.

Im pflanzlichen und tierischen Organismus ist das Chlorion ein unentbehrlicher Bestandteil. Pflanzenaschen enthalten daher stets Chlormetalle. Auch der Magensaft, ebenso wie Blut, Harn, Milch und Eiweiß sind stets chloridhaltig.

3. Geschichte. Scheele entdeckte im Jahre 1774 bei der Oxydation von Salzsäure durch Braunstein das Chlor, welches er nach den damaligen Anschauungen als dephlogistisierte Salzsäure bezeichnete. Berthollet dagegen, unter dem Einfluß der antiphlogistischen Chemie, sprach im Jahre 1785 das Chlor als oxygenierte Salzsäure an. Gay-Lussac und Thenard gelang es dann schließlich im Jahre 1809, gestützt auf exakte Versuche, die elementare Natur des Chlors zu erkennen. Davy schloß sich diesen Anschauungen an, und von ihm rührt auch der Name des Elements her, abgeleitet von χλωρός gelblichgrün.

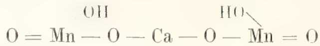
4. Darstellung und Verwendung. 4a) Darstellung für Laboratoriumszwecke. Durch Erhitzen von Braunstein mit konzentrierter Salzsäure. Nach der Gleichung $MnO_2 + 4HCl = MnCl_2 + 2H_2O + Cl_2$ wird die Hälfte des Chlorgehaltes der sich umsetzenden Salzsäure in Chlor verwandelt, es ist jedoch zu berücksichtigen, daß eine Säure mit weniger als 8% HCl kaum mehr reagiert. Ganz analog läßt sich natürlich auch Kochsalz, Schwefelsäure und Braunstein verwenden.

Eine bequeme Methode ist auch die Oxydation der Salzsäure durch Chlorkalk, die leicht im Kippschen Apparat durchgeführt werden kann und einen kontinuierlichen Chlorstrom zu liefern vermag.

Andere Oxydationsmethoden sind die Zersetzung der Salzsäure mittels Permanganat oder Kaliumbichromat, die hauptsächlich Anwendung finden, wenn es sich um die Darstellung bestimmter Mengen sehr reinen Chlors handelt.

Auch der Umsatz von Kaliumchlorat mit konzentrierter Salzsäure nach der Gleichung $KClO_3 + 6HCl = KCl + 3H_2O + 3Cl_2$ bietet ein einfaches Mittel, sich für Laboratoriumszwecke Chlorgas herzustellen.

4b) Technische Darstellung. Die schon erwähnte Darstellung des Chlors aus Braunstein und Salzsäure besitzt technische Bedeutung durch die Tatsache, daß es nach dem sogenannten Weldonverfahren möglich ist, die abfallende, sonst wertlose, Manganchlorürlauge durch Zusatz von überschüssigem Kalk in Manganhydroxyd zu verwandeln, das bei Gegenwart von Kalk durch den Sauerstoff der Luft in Calciummanganit:



(Weldonschlamm), also in vierwertiges Mangan, rückverwandelt werden kann. Dieses letztere vermag mit konzentrierter Salzsäure neue Mengen Chlorgas zu liefern.

Nach dem Deacon-Verfahren läßt man zur Chlordarstellung ein Gemisch von Luft und Chlorwasserstoff durch auf 350 bis 400° erhitzte Röhren streichen, in denen sich mit Kupferchlorid getränkte Ziegel befinden. Da Luft in großem Ueberschuß vorhanden sein muß, erhält man hierbei nur ein verdünntes Chlorgas. Bei diesem Prozeß handelt es sich um eine reine Katalyse, bei der die Kupferchloride den Sauerstoffüberträger spielen. Die Katalyse dieses HCl-Luftgemisches ist also ganz ähnlich der des SO_2-Luftgemisches beim Schwefelsäurekontaktprozeß, auch insofern als die Reaktion bei höherer Temperatur umgekehrt in der Richtung $2H_2O + 2Cl_2 \rightarrow 4HCl + O_2$ verläuft.

Gewisse Chloride werden durch Sauerstoff unter Freiwerden von Chlor zersetzt, z. B. das Magnesiumchlorid, das im Luftstrom erhitzt nach der Gleichung: $2MgCl_2 + O_2 \lesssim 2MgO + 2Cl_2$ zerfällt. Da die Staßfurter Salzindustrie Magnesiumchlorid in großen Mengen als Abfallprodukt liefert, kann auch diese Methode technisch ausgenutzt werden. Das feuchte Chlorid wird, um Hydrolyse zu vermeiden, in Gegenwart eines Ueberschusses von Oxyd getrocknet und in diesem Zustande verwandt. Auch bei diesem Prozeß erhält man nur ein verdünntes Chlorgas.

Die Hauptmenge des heutzutage von der Technik produzierten Chlors ist elektrolytischen Ursprungs und wird als Nebenprodukt bei der Alkalielektrolyse gewonnen. Die Verhältnisse liegen bereits derart, daß sich in den letzten Jahren entsprechend den enormen von der Technik benötigten Mengen kaustischen Alkalis eine Ueberproduktion

des in äquivalenten Mengen entstehenden Chlors bemerkbar gemacht hat, und man nach neuen Verwendungsmöglichkeiten für Chlor eifrig sucht.

Die Wege, die bei der Elektrolyse von wässeriger Kalium- bezw. Natriumchloridlösung eingeschlagen werden, sind das Diaphragmenverfahren, das Glockenverfahren und das Quecksilberverfahren. Beim ersteren trennt man den Anodenraum vom Kathodenraum durch ein poröses Diaphragma. Beim Glockenverfahren verhindert man die gegenseitige Vermischung von Kathoden- und Anodenlaugen durch eine nicht leitende, nicht poröse Scheidewand, während die von den Elektrodengasen nicht getroffenen Flüssigkeitsschichten frei miteinander in Verbindung stehen. Beim Quecksilberverfahren schließlich entsteht an der Kathode an Stelle von Alkalihydrat und Wasserstoff Alkaliamalgam, welches außerhalb der Zelle unter Regenerierung des Quecksilbers und Bildung von Alkalihydroxyd zerlegt wird. In einem gut arbeitenden elektrolytischen Betrieb kann ein fast reines Chlorgas gewonnen werden.

Auch durch Elektrolyse von geschmolzenem Natriumchlorid wird an den Niagarafällen Chlor dargestellt. Ueber die Einzelheiten dieser elektrolytischen Prozesse siehe die „Elektrochemie wässeriger Lösungen" von F. Förster, Leipzig 1905.

Findet das Chlor nicht an Ort und Stelle im Betriebe Verwendung, so wird es verflüssigt und in eisernen Bomben zum Versand gebracht. Derartige Bomben enthalten ca. 50 bis 60 kg Chlor, entsprechend 15000 bis 18000 l Gas, und sind auf 50 Atmosphären Druck geprüft. Eine Explosionsgefahr tritt infolgedessen, da die Dampfspannung des flüssigen Chlors bei 100° 41.7 Atmosphären beträgt, erst oberhalb dieser Temperatur ein.

4c) Verwendung. Chlor wird in großen Mengen für die Bereitung bleichender und desinfizierender Stoffe verwendet (Eau de Javelle, Eau de Labarraque, Chlorkalk). Ferner verbraucht namentlich die organische Technik große Quantitäten für Chlorierungsprozesse, z. B. zur Herstellung von Chloroform, Tetrachlorkohlenstoff, Chloral, Benzylchlorid, ferner von Monochloressigsäure für die Synthese des künstlichen Indigos.

5. Formarten und physikalische Konstanten. 5a) Gasförmiges Chlor. Chlor ist ein gelblich grünes Gas von erstickendem Geruch, das die Atmungsorgane heftig angreift, Hustenreiz und Atemnot verursacht, jedoch nicht giftig ist in dem Sinne wie etwa der Schwefelwasserstoff, das Stickoxyd oder das Kohlenoxyd. Das Gas ist, da es sich nicht mit Sauerstoff verbindet, nicht brennbar.

Die Dichte beträgt $d^0 = 2.490$ (Luft = 1) bezw. 35.46 (0 = 16), demnach ist Chlorgas etwa 2.2 mal so schwer als Sauerstoff und ca. 2.5 mal so schwer als Luft. 1 l Chlor wiegt unter Normalbedingungen (0° und 760 mm Druck) 3.208 g. Bis 1450° (abs.) bleibt die Dichte des Chlors normal. Das Chlormolekül ist also relativ beständig, erst bei 1667° beträgt die Dissoziation 1%. Eine Spaltung um 50% wird bei 2357° erreicht.

Die spezifische Wärme bei konstantem Druck (c_p) ist gleich 0.1155, die bei konstantem Volumen $c_v = 0.087531$. Demnach ist $K = c_p : c_v = 1.323$.

5b) Flüssiges Chlor. Chlorgas verdichtet sich unter gewöhnlichem Druck bei ca. —34° zu einer gelben Flüssigkeit, die den elektrischen Strom nicht leitet. Der Sdp. liegt bei —33.6° unter 760 mm Druck. Das spezifische Gewicht beträgt $d^{-33.6} = 1.5071$. Der Ausdehnungskoeffizient besitzt für das Intervall —80 bis —33.6° den Wert 0.001409, für das Intervall —30° bis ± 0° den Wert 0.001793. Die spezifische Wärme zwischen 0 und 24° ist 0.2262. Die kritische Temperatur liegt bei 146°, der zugehörige kritische Druck beträgt 93,5 Atmosphären.

5c) Festes Chlor. Es entsteht durch Abkühlen von flüssigem Chlor auf —102° und bildet eine gelbe kristallinische Masse.

6. Valenz und Elektrochemie. Das Chlor kommt wie Brom und Jod außer in einwertiger Form noch 3-, 5- und 7wertig vor. In Verbindung mit Wasserstoff ist es einwertig. Dreiwertigkeit besteht wohl ziemlich sicher bei den chlorigsauren Salzen z. B. KOClO. Ferner bei den organischen Jodidchloriden wie $C_6H_5 . J . Cl_2$ und im Bromfluorid BrF_3. Auch bei gewissen Salzen, namentlich des Rubidiums und Cäsiums, nämlich im $RbClBr_2$, $RbBrBr_2$ und $RbJJ_2$, kann man vielleicht dreiwertiges Chlor bezw. Br und J annehmen. Fünfwertig sind die Halogene in den Chloraten, Bromaten und Jodaten, z. B. im $KClO_3$, das mit Kaliumnitrat isomorph kristallisiert. Hier besitzen die drei Halogene also dieselbe Wertigkeitsstufe wie Stickstoff. Auch in Salzen wie $CsCl . ClJ_3$, und $CsJ . 2J_2$ ist die fünfwertige Valenzstufe sehr wahrscheinlich. Siebenwertiges Halogen ist in der Ueberchlorsäure, der Ueberjodsäure und ihren Salzen vorhanden, ferner im Chlorheptoxyd, das nach neuesten kryoskopischen Messungen in Phosphoroxychlorid die monomolekulare Zusammensetzung besitzt. Für die Siebenwertigkeit des Jods speziell spricht auch die Verbindung $CsJ . 3J_2$.

Nach der Abeggschen Auffassung besteht bei den Halogenen eine negative Normalvalenz, in den Wasserstoffverbindungen und deren Salzen, ferner sieben positive Kontra-

valenzen in den Sauerstoffsäuren und in den Polyhalogeniden des Cäsiums und Rubidiums.

Das Chlorion ist farblos. Das Normalpotential, gemessen in der Chlorknallgaskette, beträgt + 1,35 Volt. Es entspricht dem Vorgang $2Cl' \rightarrow Cl_2$ (gasf.), wobei die Chlorionkonzentration gleich 1 g Formelgewicht pro Liter angenommen ist und das in heterogener Phase am Elektrodenvorgang teilnehmende Chlor unter einem Partialdruck von einer Atmosphäre steht. Die Beweglichkeit des Chlorions in Wasser ist bei 18° $l_{18} = 65.44$, der Temperaturkoeffizient $\alpha_{18} = 0.0216$.

In komplexen Anionen ist das Chlor ein häufig vorkommender Bestandteil. In Verbindung mit Sauerstoff bildet es ClO', ClO_2', ClO_3' und ClO_4' Ionen, ferner spielt es in den Chlorosäuren und Chlorosalzen (Doppelhalogeniden) eine Rolle (siehe darüber Werner, Neuere Anschauungen auf dem Gebiete der anorganischen Chemie, Braunschweig 1909).

7. Analytische Chemie. 7a) Qualitative Analyse. Der Nachweis von freiem Chlor ist durch die Farbe des Gases, seinen charakteristischen Geruch und das in der speziellen Chemie beschriebene Verhalten, z. B. die Bleichwirkung und die Bläuung von Jodkaliumstärkepapier, leicht zu erbringen. Liegt das Chlor in wässeriger Lösung als Chlorion vor, so erkennt man es an seinem in Salpetersäure unlöslichen, weißen, käsigen Silbersalz. Sind außer Chlorion noch Bromion und Jodion zugegen, so erfolgt die Bestimmung am bequemsten derart, daß man die drei Silberhalogenide mittelst Silbernitrat ausfällt, den Niederschlag gut auswäscht und ihn hierauf mit reiner Ammonkarbonatlösung extrahiert. Nur AgCl geht in Lösung und kann durch Ansäuern mit Salpetersäure als rein weißes AgCl wieder ausgefällt werden.

7b) Quantitative Analyse. α) Gravimetrische Bestimmung von Chlorion. Auch hier erfolgt die Bestimmung als schwerlösliches AgCl. Man versetzt die chlorionhaltige Lösung in der Kälte mit einigen ccm Salpetersäure und fügt die zur vollständigen Fällung notwendige Menge Silbernitrat hinzu. Hierauf erwärmt man die Lösung auf einem Sandbade, bis der AgCl-Niederschlag sich zusammengeballt hat und filtriert durch einen vorher gewogenen Goochtiegel. Als Waschwasser benutzt man kaltes, schwach salpetersäurehaltiges Wasser. Der Tiegel wird bei 130° getrocknet.

β) Maßanalytische Bestimmung. Bestimmung von freiem Chlor z. B. im Chlorwasser. Die Methode beruht darauf, daß freies Chlor aus Jodkaliumlösung die äquivalente Menge Jod in Freiheit setzt, die leicht mit Thiosulfat und Stärke als Indikator titriert werden kann.

Bestimmung von Chlorion. Die Bestimmung von Chlorion erfolgt in neutraler Lösung am besten nach der Mohrschen Methode, nach welcher man unter Zusatz von Kaliumchromat als Indikator $^1/_{10}$ n $AgNO_3$ Lösung zu der Chloridlösung fließen läßt. Ist alles Chlorion umgesetzt, so erzeugt der erste überschüssige Tropfen eine bleibende rötliche Färbung von Silberchromat. Nach Volhard kann man auch derart verfahren, daß man die Lösung des Chlorids mit einem Ueberschuß von $^1/_{10}$ n $AgNO_3$ Lösung versetzt und den Ueberschuß des Silbers, nach Zusatz von Eisenammoniumalaun und Salpetersäure, mit Rhodankalium zurücktitriert. Bleibende Rotfärbung, von Eisenrhodanidbildung herrührend, deutet auch hier den Endpunkt der Reaktion an.

7c) Elektroanalyse. Die von Vortmann angegebene elektrolytische Bestimmung durch Abscheidung der Halogene an einer Silberanode unter Bildung von Silberhaloid hat speziell für das Chlor keine Bedeutung. Die Elektroanalyse eignet sich jedoch vorzüglich zur Bestimmung von Chlorion neben Brom und Jodion (siehe bei Brom).

8. Spezielle Chemie. 8a) Allgemeines Verhalten des Chlors. Das Chlor ist nach dem Fluor das reaktionsfähigste aller Metalloide. Es verbindet sich direkt mit den meisten Elementen, eine Ausnahme machen die Edelgase, Fluor, Sauerstoff, Stickstoff und einige Platinmetalle. Da es mit Sauerstoff keine Verbindungen eingeht, so ist es nicht brennbar. Mit Wasserstoff in gleichen Volumverhältnissen gemischt (Chlorknallgas), vereinigt es sich bei Beleuchtung mit direktem Sonnenlicht oder elektrischem Bogenlicht unter Explosion zu Chlorwasserstoff (Gay Lussac und Thénard 1809). In zerstreutem Tageslicht findet die Einwirkung allmählich statt, im Dunklen bleiben die Gase praktisch unverändert. Ein derartiges Gemisch kann demgemäß zur Messung der chemischen Wirksamkeit der Lichtstrahlen Verwendung finden (Chlorknallgasaktinometer von Bunsen und Roscoe). Vgl. hierzu den Artikel „Photochemie". Besonders reaktionsfähig sind beide Gase in feuchtem Zustande, während sorgfältig getrocknetes Chlorknallgas nur schwer zur Explosion gebracht werden kann. Offenbar erfolgt die Vereinigung nicht direkt nach der einfachen Gleichung: $H_2 + Cl_2 = 2HCl$, sondern vielleicht nach dem Schema: $H_2O + Cl_2 = Cl_2O + H_2$ und $2H_2 + Cl_2O = H_2O + 2HCl$, in welchem Falle also der Vorgang katalytisch durch Wasser beschleunigt würde.

Die große Affinität des Chlors zum Wasserstoff erklärt es auch, daß das Element wasserstoffreichen organischen Verbindungen den Wasserstoff entzieht, um sich selbst mit ihm zu verbinden. So verbrennt z. B. mit Terpentinöl getränktes Fließpapier in einer Chloratmosphäre unter Kohleabscheidung.

Die Alkalimetalle, Wismut, Stanniol, Arsen, Antimon, unechtes Blattgold, ferner durch Wasserstoff reduziertes Kupfer und Nickel verbrennen bei gewöhnlicher Temperatur mit heller Lichterscheinung zu den entsprechenden Chloriden. Beim Mangan, Zink, Eisen, Kobalt und Quecksilber bedarf es zur Einleitung der Reaktion der Erwärmung, aber auch hier geht die Vereinigung unter Lichtglanz vor sich. Beim Blei, Silber, Gold und Platin dagegen verläuft die Reaktion in der Hitze ruhiger und ohne Lichtglanz. An dieser Stelle sei bemerkt, daß Chlorwasser in der Kälte das sonst so widerstandsfähige Gold glatt löst, ein Vorgang, der in dem älteren Goldextraktionsprozeß praktisch ausgenutzt wurde.

Phosphor, Bor, Silicium wiederum entzünden sich von selbst im Chlorgas.

Auch viele Metalloxyde lassen sich durch Erhitzen im Chlorstrom leicht in Chloride verwandeln. Häufig erleichtert man die Reaktion dadurch, daß man dem Oxyd Kohle beimengt, z. B. bei der Darstellung von $AlCl_3$ aus dem entsprechenden Oxyd. Man erhält auf diese Weise zunächst ein Gleichgewichtsgemisch von Metall, Metalloxyd, Kohlenstoff und Kohlenoxyden, das entsprechend der Gleichgewichtslage nur ganz geringe Mengen von Metall enthält, da die Reduktion von Al_2O_3 zu Aluminium durch Kohle praktisch nicht durchführbar ist. Tritt aber durch die gleichzeitige Einwirkung von Chlor auf das Metall Bildung von Aluminiumchlorid ein, so verflüchtigt sich dieses, das erwähnte Gleichgewichtsgemisch muß weiter Aluminium nachliefern, und die Reaktion verläuft quantitativ.

Erzeugt man einen Lichtbogen in einer Chloratmosphäre, so gelingt es unter diesen Umständen, Chlor mit Kohlenstoff in Reaktion zu bringen. Die entstehenden Produkte sind verschiedenartige, je nach der Dauer der Einwirkung. Perchloräthan und Hexachlorbenzol hat man nachweisen können.

Auf Wasser wirkt das Chlor nur langsam ein, es löst sich zunächst ziemlich reichlich auf und bildet das sogenannte Chlorwasser, Aqua chlorata. Die Löslichkeit beträgt unter 760 mm Druck bei 0⁰ 1,44%, bei 6⁰ 1,07% und bei 9⁰ 0,95%, nimmt jedoch stark ab, wenn man das Wasser mit Kochsalz sättigt. In der Kälte läßt sich ein Hydrat von der wahrscheinlichen Zusammensetzung $Cl_2 + 7H_2O$ isolieren. Dasselbe bildet eine blaßgelbe, kristallinische Masse, die beim Erwärmen leicht wieder in Chlor und H_2O zerfällt.

Bei längerer Einwirkung erfolgt zwischen Wasser und Chlor Umsetzung nach der umkehrbaren Gleichung:

$$H_2O + Cl_2 \rightleftarrows HCl + HOCl.$$

Chlorwasser enthält also immer in kleinen Mengen Salzsäure und unterchlorige Säure, leitet also demgemäß den elektrischen Strom nicht unerheblich. In dem Maße nun, wie die sehr labile unterchlorige Säure weiter in HCl und Sauerstoff zerfällt, schreitet auch die Hydrolyse des Chlors vorwärts, und der Chlorgehalt der Lösung nimmt ab. Die Zersetzung geht im Dunkeln nur langsam vor sich, schneller im Sonnenlichte, jedoch erfolgt die photochemische Zersetzung des Chlorwassers nicht annähernd proportional der Belichtungsstärke und Belichtungsdauer, es geht vielmehr wahrscheinlich eine autokatalytische Reaktion vor sich, für deren Geschwindigkeit die in der Lösung vorhandenen Mengen HCl, HClO $HClO_3$ und $HClO_4$ von Bedeutung sind.

Sehr leicht tritt die Umsetzung zwischen Wasser und Chlor bei Gegenwart eines reduzierenden Stoffes ein, der den Sauerstoff des H_2O bindet.

$$R + H_2O + Cl_2 = RO + 2HCl$$

Der Sauerstoff ist hierbei, da im Entstehungszustande wirksam, außerordentlich reaktionsfähig. Hierauf beruht die oxydierende (bleichende) Wirkung des Chlors. Dasselbe ist also ein indirektes Oxydationsmittel, da es durch den Sauerstoff des Wassers oxydiert.

Bei Rotglut zersetzt Chlor das Wasser unter Sauerstoffbildung, der Vorgang ist die Umkehrung des bereits erwähnten Deaconverfahrens (siehe oben 4b).

Elektrisch aktiviertes Chlor. Durch gleichzeitige Einwirkung der stillen elektrischen Entladung und von ultraviolettem Licht kann das Chlor, namentlich im feuchten Zustande, stark aktiviert werden, so daß z. B. Benzol mit dem derartig präparierten Element bereits bei Zimmertemperatur in Reaktion tritt. Aehnliches hat man ja neuerdings auch beim Stickstoff beobachtet, der durch gleichartige Vorbehandlung in ganz überraschender Weise reaktionsfähig wird.

8b) Verbindungen des Chlors mit Wasserstoff. Chlorwasserstoff, HCl, entsteht, wie bereits erwähnt, direkt aus seinen Elementen. Die gewöhnliche Darstellungsweise ist die Einwirkung von Schwefelsäure auf Kochsalz. Man kann die Mengenverhältnisse derart wählen, daß nach der Gleichung: $NaCl + H_2SO_4 = NaHSO_4 + HCl$ neben Salzsäuregas das leicht schmelzbare Natriumbisulfat entsteht, oder aber man nimmt, wie es bei der Darstellung von Glaubersalz (Na_2SO_4) geschieht,

auf ein Molekül Schwefelsäure 2 Moleküle Kochsalz. Auf beide Arten arbeitet man auch in der Technik, wobei gußeiserne und im ersten Falle auch bleierne Retorten Verwendung finden. Für Laboratoriumszwecke empfiehlt es sich, um einen gleichmäßigen Salzsäurestrom zu erhalten, von sogenannter konzentrierter rauchender Salzsäure auszugehen und durch Zutropfen von konzentrierter Schwefelsäure das Salzsäuregas auszutreiben. Am bequemsten ist es jedoch auch hier, mit einem Kippschen Apparat zu arbeiten, dessen Füllung aus großen Stücken geschmolzenen Salmiaks (NH_4Cl, Ammoniumchlorid) und verdünnter Schwefelsäure besteht.

Weitere Bildungsweisen, die jedoch praktisch weniger Bedeutung besitzen, bestehen in der Zerlegung gewisser hydrolytisch leicht spaltbarer Metallchloride durch Wasserdampf. So wird z. B. Magnesiumchlorid bei Temperaturen oberhalb 505⁰ nach der Gleichung: $MgCl_2 + H_2O = MgO + 2HCl$ zersetzt. Eine andere Darstellungsart besteht in der Zerlegung von Metalloidchloriden durch Wasser. Behandelt man Phosphortrichlorid in dieser Weise, so findet unter Austausch der Chlorgruppe gegen Hydroxyl Bildung von Phosphorsäure und Salzsäure statt:

$$P\begin{matrix}Cl\\Cl\\Cl\end{matrix} + \begin{matrix}H.OH\\H.OH\\H.OH\end{matrix} = P\begin{matrix}OH\\OH\\OH\end{matrix} + 3HCl.$$

Der Chlorwasserstoff ist ein farbloses, nicht brennbares Gas von stechendem Geruch, das angefeuchtetes Lakmuspapier stark rötet. Das Gewicht des Normalliters HCl bei 0^0 und 760 mm beträgt 1,6397 gr. Sein Molekül besitzt äußerste Beständigkeit, da es erst oberhalb 1500^0 in Wasserstoff und Chlor zu dissoziieren beginnt. An feuchter Luft bildet das Gas weiße Nebel, die aus Salzsäuretröpfchen bestehen. Unter gewöhnlichem Atmosphärendruck verflüssigt es sich bei -84^0, unter einem Druck von 40 Atmosphären bereits bei $+10^0$ zu einer Flüssigkeit, die bei -82.9^0 siedet und das spezifische Gewicht $d^{15.8} = 0.835$ besitzt. Die kritische Temperatur liegt bei 51.8^0, der kritische Druck beträgt 83.6 Atmosphären. Die spezifische Leitfähigkeit von flüssigem HCl beträgt bei seinem Siedepunkt 0.167×10^{-6}, entspricht also ungefähr der von reinem Wasser. Bei -111.3^0 erstarrt die verflüssigte Säure zu einer weißen Kristallmasse.

Wasser nimmt bei 0^0 das 503 fache seines Volumens, d. h. ca. 835 g pro Liter auf, und zwar erfolgt der Lösungsvorgang unter starker Wärmeentwickelung. Die wässerige Lösung bildet die gewöhnliche Salzsäure. Die Löslichkeit in Wasser unter wechselndem Druck entspricht nicht dem Henryschen Gesetz, woraus folgt, daß die Auflösung von einem chemischen Prozeß (Hydratbildung) begleitet ist.

Mit der Temperatur nimmt die Löslichkeit ab, so daß bei 20^0 nur noch 721 g, bei 40^0 633 g, bei 60^0 561 g HCl gelöst sind. Das spezifische Gewicht der wässerigen Salzsäure ist größer als das des reinen Wassers und bietet ein einfaches Mittel dar, den Prozentgehalt an gelöstem HCl Gas zu bestimmen. Nach einer einfachen empirischen Regel braucht man nur die ersten beiden Decimalen des spezifischen Gewichts mit zwei zu multiplizieren, um den Prozentgehalt zu ermitteln. Es enthält also eine Säure d 1.10: 20% (2 ×10) HCl, eine solche von d 1.19: 38% (2×19) HCl usw.

Die konzentrierte wässerige Salzsäure ist eine farblose, an der Luft stark rauchende Flüssigkeit. Erhitzt man diese Säure, so verliert sie zunächst HCl-Gas und der Siedepunkt steigt schließlich auf 110^0, bei welcher Temperatur eine Säure vom spezifischen Gewicht 1.102 mit einem Gehalt von 20.3% HCl überdestilliert, andererseits destilliert aus einer verdünnten Säure anfangs vornehmlich Wasser bis auch hier der Prozentgehalt von 20.3 und der konstante Siedepunkt 110^0 erreicht ist. Dieses Destillat stellt nicht etwa ein bestimmt definiertes Hydrat vor, denn eine derartig zusammengesetzte Säure destilliert nur bei dem bestimmten Druck von 760 mm. Ist der Druck niedriger, so sind die Destillate konzentrierter, ist er höher, so ist die Säure niedrigerprozentig. Ein bestimmt zusammengesetztes Hydrat erhält man dagegen, wenn man gewöhnliche konzentrierte Salzsäure bei -25 bis -30^0 mit HCl Gas sättigt. Es scheiden sich sodann Kristalle der Zusammensetzung $HCl + 2H_2O$ aus, die bei -18^0 schmelzen und beim Erwärmen leicht in HCl und H_2O dissoziieren.

Außer in Wasser löst sich HCl Gas auch in Methyl-, Aethyl-, Amylalkohol, Aether, Aceton, Eisessig, Benzol, Xylol, Hexan, Nitrobenzol und anderen organischen Lösungsmitteln, doch ist die Dissoziation hier nur eine geringe, teilweise, wie beim Benzol, überhaupt nicht vorhanden.

Neben Salpetersäure, Brom- und Jodwasserstoffsäure ist Salzsäure die stärkste Säure, wie Leitfähigkeitsmessungen und kinetische Bestimmungen (Inversion und Verseifung) ergeben. Vergleiche hierzu den Artikel „Säuren, anorganische Säuren“. Das molekulare Leitvermögen (μ) bei 25^0 für verschiedene Verdünnungen (v) ist:

$v =$	2	4	8	16	32	64	128	256
$\mu =$	353	366	378	386	393	399	401	403

Die Bildung von HCl aus den Elementen

findet unter beträchtlicher Energieentbindung statt, wie aus der thermischen Gleichung: H + Cl = HCl + 22 001 g-cal. hervorgeht. Die Auflösung in viel Wasser macht noch 17430 cal. frei, so daß die Bildung einer wässerigen Salzsäure der Gleichung H + Cl + Aqua = HCl aq. + 39431 cal entspricht.

Die spezifische Wärme des Salzsäuregases bei konstantem Volum ist 0.175 (Luft = 0.1684). Das Verhältnis der spezifischen Wärmen bei konstantem Druck und konstantem Volumen ist 1.389 bei 20⁰.

Chemisches Verhalten des Chlorwasserstoffs. Auf Metalle und Metalloxyde wirkt sowohl Chlorwasserstoff als auch die wässerige Salzsäure in den meisten Fällen unter Chloridbildung ein. Daneben bildet sich Wasserstoff, bezw. Wasser. Superoxyde zeigen ein verschiedenartiges Verhalten. Die der Alkalien und der alkalischen Erden (die echten Superoxyde) werden unter Wasserstoffsuperoxydabspaltung zersetzt, die des Mangans und des Bleies entwickeln unter vorübergehender Bildung von Tetrachloriden Chlor. Die meisten Metallchloride sind wasserlösliche Substanzen, daher findet die Salzsäure als Lösungsmittel häufig Anwendung. Schwer löslich sind die Chloride des Silbers, des einwertigen Quecksilbers, Kupfers, Goldes und Thalliums, sowie des Bleies.

Häufig verwendet man als Lösungsmittel ein Gemisch von Salz- und Salpetersäure, das man sich durch Vermischen von 1 Teil Salpetersäure (d = 1.2) mit 3 Teilen Salzsäure (d = 1.12) darstellt. Diese Lösung bildet eine gelb gefärbte Flüssigkeit, die nach der Gleichung $3HCl + HNO_3 = 2H_2O + NOCl + Cl_2$ allmählich Nitrosylchlorid und Chlor abgibt, infolgedessen ein kräftiges oxydierendes und chlorierendes Reagenz ist. Seine Eigenschaft, Edelmetalle, also auch Gold zu lösen, war bereits den Alchimisten bekannt, und sie gaben daher diesem Säuregemisch, das den „König der Metalle" zu lösen imstande war, den Namen Königswasser, aqua regia.

8c) Verbindungen des Chlors mit Bor, Silicium und Stickstoff. Borchlorid, BCl_3, bildet sich bereits bei mäßiger Wärme, wenn man einen Chlorstrom über elementares Bor leitet, oder in der Glühhitze ein inniges Gemisch von Borsesquioxyd und Kohle mit Chlor in Reaktion bringt. Das entweichende Borchlorid wird in einer Kältemischung verdichtet. Sein Siedepunkt liegt bei + 18⁰, d⁰ = 1,43. Verbindungen des Chlors mit dem Silicium sind verschiedene bekannt. Das auf analoge Art wie Borchlorid entstehende Siliciumtetrachlorid $SiCl_4$, ferner Siliciumhexachlorid, Si_2Cl_6, Siliciumchloroform, $SiHCl_3$, weiterhin kennt man Oxy- und Thiochloride. Näheres siehe unter Silicium im Artikel „Kohlenstoffgruppe".

Chlorstickstoff. Durch Einwirkung von Chlorgas oder von unterchloriger Säure auf wässerige Ammonsalze, ferner bei der Elektrolyse konzentrierter wässeriger Ammoniumchloridlösungen entsteht ein wachsgelbes dünnes, stechend riechendes Oel, der Chlorstickstoff, von der Zusammensetzung NCl_3, d = 1.7 (Dulong, 1811). Derselbe stellt in unverdünntem Zustande einen ungemein gefährlichen Körper dar, der durch Erwärmung oder durch Stoß, ferner bei Berührung mit organischen Substanzen, wie Fett oder Staub, mit enormer Heftigkeit explodiert. Er löst sich ziemlich leicht in Wasser, wobei allmähliche Hydrolyse zu Ammoniak und unterchloriger Säure stattfindet: $NCl_3 + 3H_2O = NH_3 + 3HOCl$. Andere Lösungsmittel sind Phosphortrichlorid, Chlorschwefel, Chloroform, Tetrachlorkohlenstoff und Benzol. Lösungen in Benzol sind relativ ungefährlich und lassen sich bequem bereiten, indem man zu mit Chlor gesättigter 5% Natronlauge überschüssige 10% Salmiaklösung gibt und den in Tröpfchen sich abscheidenden Chlorstickstoff vorsichtig mit Benzol ausrührt. Wegen der unangenehmen physiologischen Wirkungen hüte man sich vor dem Einatmen der Dämpfe.

Die Verbindungswärme entspricht der Gleichung $N + Cl_3 = NCl_3 - 38\,478$ cal.

Monochloramin, NH_2Cl, erhält man durch Destillation eines Gemisches von Natriumhypochloritlösung mit der äquivalenten Menge Ammoniak als gelbliche, leicht flüchtige Flüssigkeit, die Augen und Schleimhäute heftig angreift. Der Vorgang entspricht der Gleichung $NaOCl + NH_3 = NH_2Cl + NaOH$. Man destilliert zweckmäßig im Vakuum bei Temperaturen unterhalb 40⁰, da sonst starke Zersetzung unter Stickstoffentwickelung eintritt. Von den Reaktionen des Monochloramins ist die interessanteste diejenige, die mit einem großen Ueberschuß von Ammoniak bei Gegenwart von Leimlösung eintritt. Es bildet sich hierbei in einer Ausbeute bis zu 80% vom angewandten Monochloramin das Hydrazin nach dem Schema: $NH_2Cl + NH_3 = NH_2 . NH_2HCl$.

Chlorazid, N_3Cl, bildet sich beim Ansäuern einer Lösung äquivalenter Mengen Natriumhypochlorit und Natriumazid. Es entweicht als gelbliches, nach Chlorstickstoff riechendes Gas, welches, mit einem glimmenden Spahn in Berührung gebracht, unter heftigster Explosion zersetzt wird. Die Bildung des Halogenazids geht nach der Gleichung vor sich: $N_3H + HOCl = N_3Cl + H_2O$.

Nitrosylchlorid, NOCl, entsteht direkt

aus Stickoxyd und Chlorgas in Anwesenheit von Tierkohle bei 40 bis 50°. Bequemer ist die Darstellungsweise aus Nitrosylschwefelsäure, den sogenannten Bleikammerkristallen, und Kochsalz. Beim Erhitzen setzen sich beide Stoffe nach der Gleichung um:

$$NO.O.SO_3H + NaCl = NOCl + NaHSO_4.$$

Das Nitrosylchlorid ist ein stechend riechendes Gas von gelber Farbe, das sich in einer Kältemischung zu einer gelblichroten Flüssigkeit vom Siedepunkt 5.6° verdichtet $d^{-12} = 1.4165$. In flüssiger Luft abgekühlt, erstarrt es zu einer zitronengelben festen Masse, die bei — 60 bis — 61° schmilzt.

NOCl ist eine durchaus beständige Verbindung. Dampfdichtebestimmungen bis zu Temperaturen von 700° ergaben normale Werte.

Die chemische Konstitution ist wahrscheinlich O = N—Cl, entspricht also dem Chlorid der salpetrigen Säure.

Andere Verbindungen des Chlors mit Stickstoff und Sauerstoff sind zwar beschrieben, ihre Existenz ist jedoch sehr zweifelhaft. So konnte das Nitrylchlorid, das Chlorid der Salpetersäure, von der Zusammensetzung $NO_2.Cl$ bei der Nachprüfung der in der Literatur enthaltenen Angaben nicht erhalten werden.

Ueber Phosphor, Arsen und Antimonchloride siehe bei den betreffenden Elementen.

8d) Verbindungen des Chlors mit Sauerstoff. Chlormonoxyd, Cl_2O, entsteht, wenn man über gefälltes, auf 300 bis 400° erhitztes und wieder abgekühltes Quecksilberoxyd in der Kälte einen Chlorstrom leitet; das entweichende Cl_2O wird in einer gekühlten Vorlage kondensiert. Es bildet bei Zimmertemperatur ein gelbes Gas von durchdringendem Geruch, das sich bei + 5° zu einer dunkelbraunen Flüssigkeit verdichten läßt. Siedepunkt 5.1° bei 737.9 mm. Das Chlormonoxyd ist gemäß seinem ausgeprägt endothermischen Charakter (die Bildungswärme aus den Elementen entspricht —17929 cal), ein äußerst zersetzlicher Körper. Wie beim Chlorstickstoff kann Erwärmung, Stoß, starke Belichtung, Berührung mit organischen Substanzen bereits explosionsartige Zersetzung hervorrufen. Selbst die auf —20° abgekühlte Flüssigkeit verpufft beim Anreiben des Glases.

In Berührung mit chemischen Stoffen äußert Cl_2O seine große Reaktionsfähigkeit. Schon bei gewöhnlicher Temperatur verpufft es mit Schwefel, dabei Schwefeldioxyd und Chlorschwefel bildend. Auch Schwefelwasserstoff und Schwefelkohlenstoff reagieren momentan.

Phosphor verbrennt unter Entflammung zu Phosphorpentoxyd und Phosphorpentachlorid, häufig sogar unter Explosionserscheinungen. Kalium, Arsen, Antimon, viele Metalloxyde und Sulfide setzen sich in Chloride um.

Cl_2O löst sich in Wasser in großen Mengen auf, bei 0° wird das 200 fache Volumen gelöst. Mit dem Lösungsvorgange ist gleichzeitig ein chemischer Vorgang verknüpft, durch H_2O-Anlagerung bildet sich unterchlorige Säure nach der Gleichung: $H_2O + Cl_2O = 2HOCl$.

Unterchlorige Säure, HOCl, ist nur in wässeriger Lösung bekannt. Schon bei der Hydrolyse des Chlors war eine einfache Bildungsweise erwähnt worden. Nach der umkehrbaren Gleichung $H_2O + Cl_2 \rightleftarrows HCl + HClO$ bildet sich in kleinen Mengen unterchlorige Säure und Salzsäure. Trägt man nun dafür Sorge, daß letztere durch Zusatz von Basen gebunden wird, so verschiebt sich das Gleichgewicht in der Reaktion von links nach rechts, d. h. weitere Mengen von unterchloriger Säure können nachgebildet werden. Praktisch kann man den Versuch derartig durchführen, daß man gesättigtes Chlorwasser mit Quecksilberoxyd schüttelt und nach dem Umsatz die filtrierte Lösung im Vakuum destilliert, wobei die Hauptmenge der gebildeten Säure mit den ersten Anteilen Wasser übergeht. Quecksilberoxyd eignet sich besonders gut zur Bindung der Salzsäure, weil es, in Chlorid verwandelt, sich mit überschüssigem Oxyd zu Oxychlorid umsetzt, und infolgedessen hier nicht wie bei anderen Oxyden die unterchlorige Säure gebunden wird. Der ganze Vorgang entspricht den Gleichungen:

$$HgO + 2Cl_2 + H_2O = HgCl_2 + 2HClO$$
$$HgO + HgCl_2 = ClHg\text{-}O\text{-}HgCl.$$

Auch aus käuflichem Chlorkalk, zu welchem man unter beständigem Schütteln und Kühlen allmählich etwas weniger als die äquivalente Menge verdünnter Salpetersäure zugibt, kann man durch nachfolgende Destillation eine wässerige Säure darstellen. Sehr bequem ist die folgende Methode. Eine Lösung von 50 g Bicarbonat in 600 ccm Wasser wird unter Umrühren, Kühlung mit Eis und unter Ausschluß grellen Tageslichtes solange mit Chlor behandelt, bis eine Flüssigkeitsprobe beim Erwärmen mit Baryumchlorid keinen Niederschlag von Baryumcarbonat gibt. Nachfolgende Destillation führt auch hier zur reinen freien Säure.

Eine durch Destillation konzentrierte Lösung von unterchloriger Säure besitzt gelbe Farbe und intensiven chlorähnlichen Geruch. Auf die Haut gebracht ätzt sie dieselbe in kurzer Zeit stärker als Salpetersäure. Die chemische Konstitution ist sehr wahrscheinlich H—O—Cl, da in dieser Formel die schwach sauren Eigenschaften,

die große Zersetzlichkeit und die Anlagerung von Sauerstoff zu sauerstoffreicheren Säuren am besten ihre Erklärung finden.

Ihren Dissoziationsverhältnissen nach gehört die Säure zu den schwachen Säuren, eine auffallende Erscheinung, da Sauerstoff in diesem Falle die Acidität herabsetzt. Die Dissoziationskonstante wurde bei 17° zu $3{,}7 \times 10^{-8}$ gemessen. Die Neutralisation mit Alkali führt infolgedessen, wie immer in derartigen Fällen, nur bis zum hydrolytischen Gleichgewicht:

$$HOCl + OH' \rightleftarrows ClO' + H_2O.$$

Die Bildungswärme einer wässerigen Säure beträgt 29330 Kalorien.

Unterchlorige Säure ist ein starkes Oxydationsmittel. Indigo, Arsentrioxyd und andere oxydable Stoffe werden leicht oxydiert. Die Säure geht dabei selbst in Chlorwasserstoffsäure über: $HClO = HCl + \frac{1}{2}O_2$, eine Zersetzung, die 10000 cal frei macht.

Die wässerige Lösung der Säure ist sehr unbeständig, und zwar findet um so leichter Zersetzung statt, je konzentrierter und wärmer die Säure ist und je mehr sie der Belichtung ausgesetzt wird. Hierbei bilden sich Sauerstoff, Chlor und Chlorsäure. Mit Salzsäure in Berührung zerfällt die freie Säure in Wasser und Chlor, eine Reaktion, die vorteilhaft für die Darstellung von Chlor ausgenutzt werden kann. Man geht in diesem Falle jedoch nicht von den freien Säuren aus, sondern verwendet sie in Salzform und setzt mittels Schwefelsäure die Säuren in Freiheit:

$$NaCl + NaClO + H_2SO_4 = Na_2SO_4 + HCl + HClO$$

$$HCl + HOCl = H_2O + Cl_2.$$

Aus Jodkalium werden bei Gegenwart von Salzsäure durch jedes Molekül HOCl 2 Atome Jod ausgeschieden. Auf dieser Reaktion baut sich eine einfache titrimetrische Bestimmung der unterchlorigen Säure auf (vgl. Treadwell, Lehrbuch der quantitativen Analyse, Wien 1911). Die Salze der unterchlorigen Säure, Hypochlorite genannt, besitzen, wenn auch in abgeschwächtem Maße, die ausgezeichneten Eigenschaften der freien Säure, d. h. sie wirken stark oxydierend, also bleichend. Man bezeichnet sie daher allgemein als Bleichsalze. Im Handel befinden sich das Natriumhypochlorit, Eau de Labarraque, das Kaliumhypochlorit, Eau de Javelle und das Calciumhypochlorit, der gewöhnliche Chlorkalk. Namentlich der letztere besitzt, da er ein festes Produkt darstellt, große industrielle Bedeutung. Er ist die bequemste Form, in der das Chlor transportfähig ist.

Man gewinnt den Chlorkalk technisch, indem man Chlor in geräumige, gelöschten Kalk enthaltende verbleite Zylinder einströmen läßt, wobei die Temperatur 25° nicht übersteigen soll. Das entstandene Produkt besitzt nicht die normale Calciumhypochloritformel, $Ca\langle{}^{OCl}_{OCl}$, sondern besteht vornehmlich aus basischem Hypochlorit, $Ca\langle{}^{OH}_{OCl}$, und wahrscheinlich auch zum Teil aus $Ca\langle{}^{Cl}_{OCl}$, daneben bildet freier Aetzkalk eine stetige Beimischung (s. auch unter Calcium im Artikel „Magnesiumgruppe").

Zur Darstellung von Natriumhypochlorit, oder allgemein gesprochen zur Bildung von OCl'-Jon, benutzt man heutzutage größtenteils elektrolytische Verfahren. Man geht von einer ca. 10 bis 20% Natriumchloridlösung aus und elektrolysiert in einer Zelle, die derart angeordnet ist, daß eine möglichst innige Berührung des kathodisch entstandenen NaOH mit dem anodisch gebildeten Chlor zustande kommt. Dabei reagiert das Halogen mit den OH-Ionen nach dem Schema:

$$Cl_2 + OH' \rightleftarrows Cl' + ClOH \qquad (a)$$

$$ClOH + OH' \rightleftarrows ClO' + H_2O \qquad (b),$$

welche Vorgänge man auch durch die zusammenfassende Gleichung:

$$Cl_2 + 2NaOH = NaOCl + NaCl + H_2O$$

ausdrücken kann, da bei der Elektrolyse tatsächlich auf 1 Molekül Chlor 2 Aequivalente Alkali entstehen. Ist aber weniger Alkali z. B. nur 1 Aequivalent disponibel, so hat man es vornehmlich mit dem Vorgang (a) zu tun, d. h. es entsteht neben Chlorid unterchlorige Säure und nur in ganz geringem Maße tritt Gleichgewicht b, also Bildung von Hypohalogenit in Kraft. Das oben angegebene Schema (a und b) hat also den Vorzug, für mannigfache Konzentrationen von Chlor gegenüber Alkali Geltung zu besitzen. Die Elektrolyse kann nun nicht bis zur vollständigen Umsetzung des Natriumchlorids zu Hypochlorit durchgeführt werden, sondern erreicht eine Grenze, da das gebildete Hypochlorit bei bestimmten Konzentrationen anfängt, selbst elektrolysiert zu werden. Es wird an der Anode in Chlorat (s. unten) verwandelt, während es an der Kathode Reduktionseinwirkungen ausgesetzt ist. Für viele technische Zwecke, für Baumwollbleichereien, Wäschereien usw., genügt aber bereits eine sehr geringe Konzentration an Bleichsalz, so daß die Elektrosynthese sehr ökonomisch arbeitet.

Die konzentriertesten Laugen, die technisch noch vorteilhaft hergestellt werden können, enthalten 30 g bleichendes Chlor im Liter (siehe auch unter Natrium im Artikel „Lithiumgruppe").

Chlordioxyd, Chlorperoxyd, ClO_2, entsteht leicht und verhältnismäßig gefahrlos, wenn man eine Mischung von 40 g Kaliumchlorat, 150 g kristallisierte Oxalsäure und 20 ccm Wasser im Wasserbade erwärmt. Bereits bei 60° erhält man einen gleichmäßigen Gasstrom, der sich in einer Kältemischung zu einem explosiven, roten Oel verdichten läßt. Der Vorgang ist der folgende. Es bildet sich zunächst nach der Gleichung: $2HClO_3 = HClO_4 + HClO_2$ Ueberchlorsäure und chlorige Säure, welch letztere mit Chlorsäure nach dem Schema: $HClO_3 + HClO_2 = H_2O + 2ClO_2$ Chlordioxyd bildet. ClO_2 siedet bei + 9.9° unter 730.9 mm und erstarrt bei — 79° zu orangeroten, harten, spröden Kristallen, die ähnliches Aussehen wie Kaliumbichromat besitzen.

Das spezifische Gewicht des intensiv gelben Gases beträgt $d^{1'} = 2.3894$ (Luft = 1). ClO_2 besitzt einen scharfen, an salpetrige Säure erinnernden Geruch, der in verdünnter wässeriger Lösung ozonähnlich ist.

Die Löslichkeit des Chlordioxyds in Wasser ist beträchtlich, bei 4° wird ungefähr das 20 fache Volumen gelöst. Man kennt ein Hydrat der wahrscheinlichen Zusammensetzung $ClO_2.8H_2O$, das keine sauren Eigenschaften besitzt. Beim Erhitzen entweicht aus der wässerigen Lösung der größte Teil des absorbierten Gases, ein geringer Teil hinterbleibt als Chlorsäure.

Chlordioxyd zerfällt im Sonnenlicht oder beim Erhitzen in seine Bestandteile, häufig unter Explosionserscheinungen. Berührung mit organischen Substanzen, wie Staub und Fett ist peinlichst zu vermeiden, da hierdurch besonders leicht heftige Verpuffungen stattfinden können.

Von den chemischen Reaktionen des Chlordioxyds ist der Umsatz mit überschüssigem Alkali besonders bemerkenswert. Der Vorgang verläuft nach dem Schema:

$$2ClO_2 + 2OH' = ClO_2' + ClO_3' + H_2O$$

und entspricht ganz der Einwirkung von Stickstoffdioxyd auf Alkali. In der Lösung hat man neben chlorsauren Salzen, den Chloraten, in äquivalenter Menge **Chlorit**, d. h. ein **Salz der chlorigen Säure** $HClO_2$. Säuert man diese Lösungen an, so tritt allmählich Gelbfärbung ein, herrührend von Chlordioxyd, das sich durch Zerfall der in Freiheit gesetzten chlorigen Säure gebildet hat. Dieser Zerfall wird besonders begünstigt durch Anwesenheit von Chlor-, Hypochlorit- und wahrscheinlich auch Chlorat-Ion, andererseits wird der Zerfall verzögert durch Zusatz von arseniger Säure. Da nun bei der Darstellung von Chloriten nach der obigen Gleichung stets Chlorat in entsprechenden Mengen entsteht, also auf die freie Säure zersetzend wirkendes Chlorat-Ion immer zugegen ist, besitzt die Annahme ziemliche Wahrscheinlichkeit, daß absolut **reine** Lösungen von chloriger Säure recht wohl beträchtliche Beständigkeit besitzen können. Die Darstellung derartiger Lösungen ist jedoch noch nicht gelungen, infolgedessen kennt man die freie chlorige Säure nicht.

Von den Salzen der Säure, den Chloriten, sind die der Alkalien und alkalischen Erden farblos, das Silber- und Bleisalz gelb gefärbt.

Chlorsäure, $HClO_3$. Die Säure findet sich in geringen Mengen in Form ihrer Salze im Chilesalpeter. Die freie Säure bildet sich bei der Zersetzung von in Wasser gelöstem Chlordioxyd namentlich bei starker Belichtung. In Form ihrer Salze entsteht sie stets bei der Einwirkung von unterchloriger Säure auf unterchlorigsaure Salze: $2ClOH + ClO' = ClO_3' + 2Cl' + 2H^{\cdot}$. Die bei diesem Vorgang entstehende Halogenwasserstoffsäure setzt neue Mengen unterchloriger Säure in Freiheit:

$$2Cl' + 2H^{\cdot} + 2ClO' = 2ClOH + 2Cl',$$

sodaß deren Konzentration während der Reaktion unverändert bleibt. Der Vorgang kann auch durch die folgende Gleichung ausgedrückt werden:

$$3Cl_2 + 6NaOH = NaClO_3 + 5NaCl + 3H_2O$$

Praktisch führt man die Darstellung durch einfaches Einleiten von Chlor in Natriumhypochloritlösung aus, oder aber man elektrolysiert Natriumchloridlösungen. Dieses letztere Verfahren wird heutzutage von der Technik, die für die Sprengstoff- und Zündstoffbereitung große Mengen von Chloraten benötigt, ausschließlich angewandt und hat die rein chemische Darstellung vollkommen verdrängt. Wie bereits bei den Hypochloriten beschrieben wurde, entsteht auch hier zunächst Kalium- oder Natriumhypochlorit, welches in der Anodennähe durch gebildete unterhalogenige Säure zu Chlorat umgesetzt wird. Die Elektrolyse entspricht also vollkommen dem oben beschriebenen rein chemischen Vorgang.

Gewöhnlich geht man bei der Darstellung des Kaliumsalzes von einer 25% Kaliumchloridlösung aus und elektrolysiert solange bei ca. 70°, bis die Lösung in bezug auf Kaliumchlorat gesättigt ist. Hierauf wird die heiße Lösung abgezogen, erkalten gelassen, und das abgeschiedene Chlorat filtriert. Das mit frischem Kaliumchlorid versetzte Filtrat geht zur Elektrolyse zurück (siehe auch bei **Kalium** im Artikel „**Lithiumgruppe**“).

Das Kaliumchlorat kann als Ausgangsmaterial für die Gewinnung der freien Säure dienen. Man verwandelt es zunächst in das leicht lösliche Baryumsalz (siehe **Baryumchlorat** im Artikel „**Magnesiumgruppe**“) und versetzt die Lösung mit äquivalenten

Mengen verdünnter Schwefelsäure. Nach dem Filtrieren des abgeschiedenen Baryumsulfats konzentriert man die Säure im Vakuum über Schwefelsäure, bis die Konzentration $HClO_3 . 7H_2O$ mit 40,10% $HClO_3$, $d^{14,2} = 1.282$, erreicht ist. Bei weiterem Eindampfen tritt allmähliche Zersetzung ein. Wenn die Konzentration $2HClO_3 . 9H_2O$ mit 51,86% $HClO_3$ überschritten wird, so erfolgt stürmische Gasentwickelung. Die vollkommen reine 40% Säure beginnt erst bei 100° sich allmählich zu zersetzen. Es entweicht Sauerstoff- und Chlorgas, während Perchlorsäure hinterbleibt.

Die konzentrierte Säure ist eine farblose, besonders beim Erwärmen im Geruch an Salpetersäure erinnernde Flüssigkeit von starkem Oxydationsvermögen. Organische Substanzen wie Papier oder Leim werden, wenn sie mit der Säure durchtränkt sind, unter Entflammung zerstört.

Die Chlorsäure ist eine starke Säure und steht bezüglich ihres Leitvermögens der Salpetersäure nahe. Die molekulare Leitfähigkeit (μ) in v Litern Wasser bei 25° beträgt:

v	2	4	8	16	32	64	128	256	512	1024
$\mu =$	353	364	373	381	387	391	399	402	402	402.

Die Inversionskonstante für Rohrzucker wurde zu 103,5, 101,8, 97,2 bestimmt (HCl = 100). Die Beweglichkeit des ClO_3-Ions berechnet sich bei 18° zu 55.0. Die Bildungswärme einer wässerigen Lösung von $HClO_3$ aus Cl und O (Cl_2O_5.aq.) entspricht —20480 cal. Die chemische Konstitution ist wahrscheinlich die alte Blomstrandsche: $\begin{matrix} O \\ O \end{matrix}\!\!>\!Cl{-}OH$.

Die Chlorsäure ist eine einbasische Säure und bildet als solche nur eine Reihe von Salzen, die Chlorate von der Formel $MeClO_3$. Charakteristisch für dieselben ist, daß sie im Gegensatz zu den Hypochloriten in wässeriger Lösung praktisch keine oxydierenden Wirkungen ausüben. Man kann jedoch die Lösung aktivieren, indem man in geringen Mengen Osmiumtetroxyd zusetzt. Derartige Lösungen besitzen durch die katalytische Wirkung des Osmiums kräftig oxydierende Eigenschaften. Im Schmelzfluß, sind sie außerordentlich wirksame Oxydationsmittel. Die Einwirkung der wässerigen freien Säure auf Metalle findet nicht immer unter Wasserstoffentwickelung statt. Häufig, wie beim Fe, Sn und Bi, tritt vorhergehende Bildung von Oxyd ein, welches sich dann ohne Gasentwickelung in überschüssiger Säure lösen kann.

Chlorate werden durch Schwermetallsalze, also auch durch Silbernitrat, nicht gefällt. Man erkennt sie an der Sauerstoffabgabe beim Erhitzen und an der Bildung von Chlordioxyd beim Erwärmen mit konzentrierter Schwefelsäure oder Oxalsäure.

Chlorheptoxyd, Cl_2O_7, entsteht, wenn man $HClO_4$ mit P_2O_5 in eine Kältemischung bringt und nach eintägigem Stehen auf 85° erwärmt. Das hierbei unter gewöhnlichem Druck übergehende Destillat bildet ein farbloses, sehr flüchtiges Oel vom Siedepunkt 85°. Durch Schlag oder Berühren mit einer Flamme findet äußerst heftige Zersetzung statt.

Ueberchlorsäure, Perchlorsäure, $HClO_4$, die sich in Salzform im Chilesalpeter findet, bildet die beständigste Sauerstoffsäure des Chlors. Sie entsteht als häufiges Zersetzungsprodukt seiner niederen Oxydationsstufen, durch direkte Oxydation von chlorsauren Verbindungen dagegen bildet sich die Säure nach den bisherigen Erfahrungen niemals. In Form ihrer Salze z. B. von Kaliumperchlorat erhält man sie bequem durch Erhitzen von Kaliumchlorat. Bei ca. 355° beginnt das geschmolzene, dünnflüssige Salz zu schäumen und Sauerstoff zu entwickeln. Nach einiger Zeit wird die Schmelze dickflüssig und besteht aus Kaliumchlorid und Kaliumperchlorat. Nach dem Extrahieren mit Wasser hinterbleibt das schwerlösliche Kaliumperchlorat.

Auch auf elektrolytischem Wege ist die Synthese leicht durchführbar, und wird technisch im Anschluß an die Chloratherstellung ausgeführt. Wahrscheinlich ist hier die Bildung von ClO_4-Ionen derart zu erklären, daß die ClO_3-Ionen bei oder nach der Entladung mit dem Wasser im Sinne der Gleichung:

$$2ClO_3' + H_2O + 2(+) \rightarrow HClO_4 + HClO_2 + O$$

reagieren. Die chlorige Säure wird dann weiter sehr leicht durch elektrolytisch entwickelten Sauerstoff zu ClO_3' oxydiert, kann also weiter nach dem obigen Schema sich umsetzen.

Man geht am zweckmäßigsten von dem leicht löslichen Natriumchlorat aus, welches bei einer Anodendichte $D_A = 0,02$ bis 0,08 Amp./qcm und bei 10° in 25% Lösung in guter Ausbeute in Perchlorat übergeht. Es ist vorteilhaft, auf jeden Fall den Prozeß bis zum Verschwinden des Chlorats durchzuführen, damit bei dem nachherigen Ausfällen des Kaliumperchlorats mittels Chlorkalium kein Chlorat ausfällt, welches weder durch Auswaschen noch durch Umkristallisieren zu entfernen ist.

Das Kaliumperchlorat wird als Ausgangsmaterial für die Herstellung der freien Säure benutzt. Man versetzt zu diesem Zwecke die Lösung mit der äquivalenten Menge Kieselfluorwasserstoffsäure, dekantiert von abgeschiedenen Kaliumsiliciumfluorid, dampft

ein, filtriert nochmals und konzentriert die Säure, bis dichte weiße Dämpfe auftreten. Die Lösung wird hierauf destilliert und das Destillat durch Zusatz von Silber- bezw. Baryumperchlorat von eventuell vorhandener Salzsäure und Schwefelsäure befreit. Nach nochmaliger Rektifikation erhält man eine völlig reine wässerige Ueberchlorsäure.

Ein völlig wasserfreies Präparat erhält man durch Destillation von 100 g Kaliumperchlorat und 350 bis 400 g 96% Schwefelsäure im Vakuum. Unter 50 mm Druck destilliert bei 140° die wasserfreie Säure. Die Destillation ist beendet, wenn sich nach 1 bis 2 Stunden im Kühlerrohr festes Hydrat absetzt. Die Säure wird, zur Entfernung mitgerissener Spuren Schwefelsäure, zweckmäßig noch einmal rektifiziert.

Die wasserfreie Säure ist eine farblose, stark rauchende Flüssigkeit, die selbst bei —80° noch nicht erstarrt. $d^{20} = 1.7676$. Der Siedepunkt liegt unter 56 mm Druck bei 39°, unter 15 bis 20 mm zwischen 14 und 17.3°.

Auf die Haut gebracht, erzeugt die Säure schmerzhafte Wunden. Mit organischen Substanzen wie Papier und Holz reagiert sie mit großer Heftigkeit unter Entzündung. Auch mit Aether, Alkohol, Benzol tritt Umsetzung häufig unter Entflammung ein. Das Aufbewahren der konzentrierten Säure ist äußerst gefährlich, da sie sich selbst im Dunkeln mit größter Heftigkeit plötzlich zersetzen kann.

Mit Wasser reagiert die Säure unter Zischen ähnlich wie Schwefelsäure und mischt sich in jedem Verhältnis.

Mit entsprechenden Wassermengen bildet Ueberchlorsäure das Hydrat $HClO_4.H_2O$, welches lange Nadeln bildet und bei 50° schmilzt, $d^{50} = 1,7756$. Außer diesem Hydrat kennt man noch die Hydrate: $HClO_4.2H_2O$ (Fp. — 20,6°), $HClO_4.3H_2O$ (Fp. — 47°), $HClO_4.4H_2O$ (Fp. — 40°), $HClO_4.6H_2O$ (Fp. — 45°).

Erhitzt man wässerige Ueberchlorsäure, so geht erst reines Wasser, sodann säurehaltiges über, bis man bei 203° ein Destillat der Zusammensetzung 71,6 bis 72,2% $HClO_4$ erhält.

Geht man andererseits von dem Hydrat $HClO_4.H_2O$ aus, so destilliert schließlich ebenfalls bei 203° eine 71 bis 72% Säure. Man hat es hierbei jedoch nicht mit einem genau definierten Hydrat zu tun — die Zusammensetzung entspricht etwa $HClO_4.2H_2O$ —, sondern wie bei der Salz- und Salpetersäure mit einem einfachen Gemisch, dessen Zusammensetzung vom Druck abhängig ist.

Die Perchlorsäure ist wie die Chlorsäure eine der stärksten Säuren. Das molekulare Leitvermögen (μ) der Lösung in v Liter Wasser ist:

v	2	4	8	16	32	64	128	256	512	1024
μ	79,1	82,2	84,6	86,2	88,1	89,2	89,7	89,9	89,8	89,8.

Die Bildungswärme einer wässerigen Säure $HClO_4.aq.$ entspricht + 39350 cal. Die chemische Konstitution ist wahrscheinlich

$$\begin{matrix} O \searrow & & & \\ O = & Cl & —O— & H. \\ O \nearrow & & & \end{matrix}$$

Die Perchlorsäure ist eine einbasische Säure und bildet als solche Salze vom Typus $MeClO_4$, Perchlorate genannt. Dieselben sind in Wasser, mit Ausnahme des Kalium- und Rubidiumsalzes, leicht löslich. Kalium- und Rubidiumionen können demgemäß als analytisches Reagenz auf Perchlorsäure bezw. ClO_4-Ionen dienen.

8e) Verbindungen des Chlors mit Schwefel. — Schwefelmonochlorid, Schwefelchlorür, S_2Cl_2, bildet sich beim Ueberleiten von Chlor über geschmolzenen Schwefel, wobei es als rotgelbe Flüssigkeit von äußerst unangenehmem Geruch abdestilliert. Sdp. 137.7° bei 761.4 mm; $d^0 = 1,7091$; Fp. = — 80°. Die Bildungswärme beträgt:

$$S_2 \text{ (fest)} + Cl \text{ (Gas)} = S_2Cl_2 \text{ (fl.)} + 17600 \text{ cal}$$
$$S_2 \text{ (,,)} + Cl \text{ (,,)} = S_2Cl_2 \text{ (Gas)} + 11000 \text{ cal}$$

Schwefelchlorür ist ein hervorragendes Lösungsmittel für Schwefel. Bei gewöhnlicher Temperatur werden 66,74% gelöst, hierbei nimmt das Chlorür ein hellgelbes Aussehen an. Es findet technische Verwendung zum Schwefeln (Vulkanisieren) von Kautschuk. Mit Wasser reagiert S_2Cl_2 nach dem Schema:

$$2S_2Cl_2 + 2H_2O = 4HCl + SO_2 + 3S.$$

Die Reaktion geht jedoch langsam vor sich, das Chlorür sinkt zunächst als Oel zu Boden, es bildet sich allmählich Salzsäure, Schwefel und Thioschwefelsäure, die sofort weiter in SO_2 und S zerfällt. Mit vielen Metallen, Metalloxyden und Sulfiden reagiert Schwefelchlorür unter Chloridbildung. Es kann daher häufig als ideales Aufschlußmittel für widerstandsfähige Mineralien Anwendung finden.

S_2Cl_2 ist noch imstande, weitere Mengen von Halogen (Cl, J, Br) zu absorbieren. Der Gesamtgehalt an Chlor in einer gesättigten Lösung desselben in S_2Cl_2 beträgt bei:

+ 20°	+ 6 bis 6,4°	+ 0,4 bis — 2,5°	— 6 bis — 8⁵
67,8%	69,18%	70 bis 70,39%	71,67% Chlor

also mehr als der Formel SCl_2 (68,87% Cl) und weniger als der SCl_4 (81,61%) entspricht.

Schwefeldichlorid, SCl_2, häufig brauner Chlorschwefel genannt. Ueber die Existenz dieses Stoffes sind die Meinungen geteilt. Eine Flüssigkeit dieser Zusammensetzung erhält man, wenn man S_2Cl_2 bei Temperaturen zwischen 6 und 20° mit Chlor sättigt. Untersuchungen der Schmelzpunktskurve von S-, Cl-Gemischen ergab je-

doch nur 2 Maxima, entsprechend SCl_4 (Fp. — 30°) und S_2Cl_2 (Fp. — 80°), sodaß SCl_2 hiernach als eine Lösung von SCl_4 und Cl_2 in S_2Cl_2 aufgefaßt werden muß. Andererseits ergab die Molekulargröße von Dichlorid, in flüssigem Chlor, Benzol und Eisessig bestimmt, den der normalen Formel SCl_2 entsprechenden Wert.

Schwefeltetrachlorid, SCl_4, bildet sich am einfachsten, wenn man Schwefeldichlorid und flüssiges Chlor in zugeschmolzenen Röhren einige Tage aufeinander wirken läßt und sodann in einer Kältemischung das Rohr öffnet. Fp.: — 30.5 bis — 31°. Da der Dissoziationsdruck wenige Grade über dem Schmelzpunkt bereits größer als eine Atmosphäre ist, ist das Tetrachlorid nur bei tiefen Temperaturen beständig.

Mit Wasser erfolgt Umsatz ohne Schwefelabscheidung nach der Gleichung:

$$SCl_4 + 2H_2O = SO_2 + 4HCl.$$

Verbindungen des Chlors mit Schwefel und Sauerstoff. — Thionylchlorid, $SOCl_2$, das Chlorid der schwefligen Säure, bildet sich beim Ueberleiten von SO_2 über Phosphorpentachlorid oder durch Einwirkung von SO_3 auf SCl_4 nach der Gleichung:

$$SCl_4 + SO_3 = SOCl_2 + SO_2 + Cl_2.$$

Auch durch Umsatz von SCl_2 mit SO_3 bei Temperaturen unterhalb —10° oder unter Druck bildet sich das Chlorid entsprechend dem Schema: $SO_3 + SCl_2 = SOCl_2 + SO_2$.

$SOCl_2$ bildet eine farblose, stark lichtbrechende, stechend riechende Flüssigkeit. Sdp. 78.8°; $d^0 = 1.675$.

Die Bildungswärme aus den Elementen beträgt für flüssiges $SOCl_2$: + 47200 g-cal.

Durch Wasser, leichter durch Alkalien, wird das Chlorid in Salzsäure und schweflige Säure zerlegt.

Sulfurylchlorid, SO_2Cl_2, das Chlorid der Schwefelsäure, entsteht durch direkte Vereinigung von SO_2-Gas und Chlor-Gas bei Gegenwart von Kampfer bei gewöhnlicher Temperatur. Der Kampfer spielt bei dem Vorgang die Rolle eines Katalysators. Technisch führt man die Reaktion ganz ähnlich durch, nur geht man von den verflüssigten Gasen aus. Man löst Kampher in flüssigem SO_2 und fügt die berechnete Menge flüssigen Chlors hinzu, zweckmäßig unter Kühlung. Durch Destillation erhält man das reine Chlorid vom Sdp. 69.2° unter 760 mm und $d^{20}_4 = 1.6674$.

Die Bildungswärme aus den Elementen entspricht der Gleichung:

$$S + O_2 + Cl_2 = SO_2Cl_2 \text{ (fl.)} + 89500 \text{ g-cal.}$$

Bei hohen Temperaturen tritt, wie Dampfdichtebestimmungen ergeben, allmählicher Zerfall in Schwefeldioxyd und Chlor ein. Mit Wasser zerfällt SO_2Cl_2 in HCl und H_2SO_4 unter vorübergehender Bildung von Chlorsulfonsäure, $SO_2\langle^{OH}_{Cl}$. Diese Säure bildet sich am einfachsten direkt aus völlig trockenem Salzsäuregas und äquivalenten Mengen Schwefeltrioxyd und wird auch technisch auf diese Weise dargestellt. Sie bildet eine farblose, an der Luft stark rauchende Flüssigkeit, die bei 155.3° siedet und das spezifische Gewicht $d^{25} = 1.7875$ besitzt.

Die Chlorsulfonsäure zersetzt sich mit Wasser explosionsartig in Salzsäure und Schwefelsäure und muß deshalb äußerst vorsichtig gehandhabt werden. Technische Anwendung findet sie bei der Fabrikation des Saccharins zur Sulfochlorierung des Toluols, ferner bei der Darstellung des Thioindigos.

Verbindungen des Chlors mit Selen. Ganz analog wie der Schwefel verbindet sich auch das Selen mit Chlor. Man kennt das Selenmonochlorid, Se_2Cl_2, eine schwere Flüssigkeit von tiefroter Farbe, von ähnlichem Geruch wie der Chlorschwefel, $D^{17,5} = 2.906$, ferner das Selentetrachlorid, $SeCl_4$, eine weiße feste Masse, die viel beständiger als SCl_4 ist. Auch das dem Thionylchlorid entsprechende Selenylchlorid $SeOCl_2$ ist bekannt; Sdp. 179.5°; d = 2.443.

9. Spektrochemie. Das Linienspektrum des Chlors, wie man es erhält, wenn der elektrische Funke in Chlorgas, am besten in einer Geißlerschen Röhre, überspringt, weist folgende Linien auf: grün 545,8, 544,4, 542,5, 539,3, 522,0, 521,7, **510,3**, 509,9, **507,8**, blau 491,8, 490,5 489,8, 482,0, 481,0, 479.5, von denen die halbfett gedruckten besonders charakteristisch sind.

Literatur. *Gmelin-Kraut, Handbuch der anorganischen Chemie, Bd. I, Abt. 2. Heidelberg 1909.*

F. Sommer.

c) Brom.

Br. Atomgewicht: 79.92. Molekulargewicht: Br_2 = 159.84.

1. Atomgewicht. 2. Vorkommen. 3. Geschichte. 4. Darstellung und Verwendung. 5. Formarten und physikalische Konstanten. 6. Valenz und Elektrochemie. 7. Analytische Chemie. 8. Spezielle Chemie. 9. Spektralchemie.

1. Atomgewicht. Das Atomgewicht des Broms beträgt nach der Tabelle für 1912 der internationalen Kommission 79,92.

2. Vorkommen. Freies Brom kommt in der Natur nicht vor, in Form von Bromwasserstoff wurde es in den Emanationen der Fumarolen beim Vesuvausbruch beobachtet. Bromwasserstoffsaure Salze finden sich

dagegen häufig, sie bilden den steten Begleiter der Chloride und gelangen infolge ihrer leichten Löslichkeit mit ihnen in das Meerwasser und in die vielen bromhaltigen Salzsolen und Brunnenwässer. Das wichtigste, auch in technischer Beziehung bedeutsamste, Vorkommen des Broms ist das als Magnesiumbromid $MgBr_2$ in den Staßfurter Salzlagern, es findet sich dort in Begleitung von Magnesiumchlorid und von Karnallit. Der Rohkarnallit enthält 0,15 bis 0,25% Br. Andere weniger wichtige Brommineralien sind der Bromyrit (AgBr), das Silberchlorobromid und das Silberjodobromid (Chile, Mexiko, Honduras).

Meerwasser enthält im Mittel 0,008% Br, das Wasser des Toten Meeres besitzt einen $MgBr_2$-Gehalt von 1,45%. Durchschnittlich kommen im Meerwasser auf 100 g Cl 330 bis 340 mg Br. Eine natürliche Folge davon ist die Assimilation des Broms in den Meergewächsen, namentlich an der holländischen, französischen und mittelländischen Küste. Auch in vielen Seetieren findet sich das Element. Im menschlichen Organismus dagegen kommt es in nennenswerten Mengen nicht vor.

3. Geschichte. Brom wurde zuerst von Joß und Liebig beobachtet, jedoch für Selen bezw. Chlorjod gehalten. Balard erkannte als erster im Jahre 1826 das von ihm aus den Mutterlaugen des Mittelmeerwassers gewonnene Brom als neues Element. Der Name leitet sich ab von βρῶμος = Gestank.

4. Darstellung und Verwendung. Für Laboratoriumszwecke destilliert man ein Gemisch von Alkalibromid und Braunstein mit 30%-Schwefelsäure. Das übergehende Brom fängt man unter Wasser auf und trennt es von diesem mittels eines Scheidetrichters. Durch Destillation über Calciumchlorid oder konzentrierter Schwefelsäure kann es vollständig entwässert werden. Durch nochmalige Rektifizierung erhält man es völlig rein. Der Prozeß vollzieht sich nach der Gleichung:

$$\left.\begin{matrix} MnO_2 + 2H_2SO_4 \\ + 2KBr \end{matrix}\right\} = \left\{\begin{matrix} K_2SO_4 + MnSO_4 \\ + Br_2 + 2H_2O. \end{matrix}\right.$$

Für die technische Gewinnung kommen allgemein die Endlaugen in Betracht, welche bei der Gewinnung der Kalisalze abfließen. Dieselben enthalten neben 30 bis 32% Magnesiumchlorid, einige Prozente Natriumchlorid, Kaliumsulfat und Magnesiumsulfat und ferner 0,2 bis 0,3% Brom als Magnesiumbromid. Sie werden direkt mit Braunstein und Schwefelsäure oder Salzsäure destilliert, wobei das übergehende Brom unter Wasser aufgefangen wird. Nach anderen Verfahren setzt man durch einfaches Einleiten von Chlor das Brom in Freiheit, entsprechend der Gleichung: $Cl_2 + 2Br' = Br_2 + 2Cl'$. Dieser Vorgang beruht auf der Tatsache, daß das Chlor ein erheblich höheres Potential besitzt als das Brom. Infolgedessen läßt sich auch die Bromgewinnung elektrolytisch durchführen. Bei guter Bewegung des Elektrolyten, geringer Stromdichte und unter Beobachtung der Spannung kann die Lauge an der zweckmäßig aus Kohlestäben bestehenden Anode völlig entbromt werden, bevor die Chlorabscheidung beginnt. Die elektrolytische Bromgewinnung ist also ein durchaus primärer Vorgang. An der von der Anodenflüssigkeit durch ein Tondiaphragma getrennten Kathode bildet sich Magnesiumoxyd, das zum großen Teil als Oxychlorid gelöst bleibt. Die warme, das Brom gelöst enthaltende Anodenflüssigkeit wird in einen Kolonnenapparat übergeführt und das Brom durch Wasserdampf übergetrieben. Das gewonnene Rohbrom ist stets in geringem Maße chlorhaltig. Das auf rein chemischem Wege dargestellte technische Produkt besitzt einen Mindestgehalt von 1,2% Cl, das elektrolytische soll dagegen bei guter Arbeitsweise nur 0,4% enthalten. Die Reinigung bereitet keine Schwierigkeiten, da die Destillation des Rohbroms mit einem Ueberschuß von gelösten Bromiden, die das Chlor unter Abscheidung von Brom in Chloride überführen, ein für die Praxis chemisch reines Produkt liefert.

Die Aufbewahrung und der Versand von Brom erfolgt technisch allgemein in Glasflaschen, die ca. 3 kg fassen. Der Glasstöpsel wird mit Schellack umgossen, in Tonkitt eingehüllt und mit Pergamentpapier umschnürt.

Die Hauptmenge des produzierten Broms wird heutzutage zur Herstellung von Bromalkali und bromsauren Salzen verwendet, die teils medizinisch angewandt, teils auch für die Goldextraktion in den Handel gebracht werden. Daneben verbraucht die organische Industrie erhebliche Mengen zur Darstellung von Bromsubstitutionsprodukten wie Eosin, Bromoform usw. Auch zur Sterilisation von Trinkwasser findet es Verwendung. In Form von Bromsilber verbraucht die Photographie erhebliche Mengen. In der analytischen Chemie bildet das Element ein wichtiges oxydierendes Reagenz.

5. Formarten und physikalische Konstanten. 5a) Flüssiges Brom. Brom ist neben Quecksilber das einzige Element, welches bei gewöhnlicher Temperatur flüssig erscheint. Es bildet eine braune, ziemlich dünne Flüssigkeit von äußerst unangenehmem, an Chlordioxyd erinnerndem Geruch. Sein Erstarrungspunkt liegt bei -7.32^0, der Siedepunkt unter 760 mm bei $+58.6^0$.

Die Dichte beträgt bei 0° 3.1882, bei 15° 2.990, beim Siedepunkt 2.9483.

Ueber den Dampfdruck des Broms bei verschiedenen Temperaturen gibt die folgende Tabelle Aufschluß:

Temp.:	0,13°	7,90°	18,15°	29,8°	45,6°	59,5°
mm Hg:	62	95	152,5	295	487	768

Bromdampf besitzt gelbrote Farbe. Bei hohen Temperaturen scheint das Brommolekül, wie das des Chlors, atomistisch gespalten zu werden. Bei 900° wurde das Molekulargewicht zu 78.6, nach anderen Messungen zu 78.8 bestimmt.

Die spezifische Wärme des flüssigen Broms beträgt zwischen 13 und 45°: 0.1071, diejenige des Bromdampfs bei konstantem Druck: 0.05504, bei konstantem Volumen: 0,04257. Die kritische Temperatur des Bromdampfes liegt bei 302,2°.

Flüssiges Brom leitet den elektrischen Strom sehr schlecht. Das Leitvermögen bei gewöhnlicher Temperatur beträgt 1.10^{-8}.

5b) Festes Brom. Brom erstarrt bei —7.32° zu einer schwarzgrauen Masse, die bei weiterem Abkühlen auf —252.5° farblos erscheint. Die spezifische Wärme bis —77.75° beträgt 0.08432.

6. Valenz und Elektrochemie. Die Valenzverhältnisse des Broms schließen sich in vollständiger Analogie denen des Chlors an (s. den Abschnitt 6 des Artikels „Chlor"). In wässeriger Lösung spalten die Bromwasserstoffsäure und die Bromide das farblose negativ geladene Bromion ab. Die Beweglichkeit desselben beträgt nach Kohlrausch 67.63, nach Drucker 66.3. Das Normalpotential, die Anionenentladung $2\,Br' \rightarrow Br_2$ (flüssig), besitzt den Wert + 1,08 Volt, wobei auf die Einheitskonzentration, also 79,92 g Bromionen in 1 l Lösung, und auf die Normalwasserstoffelektrode Bezug genommen ist. Das elektrochemische Aequivalent pro 1 Amp./Sek. ist gleich 0,828 mg für Br'-Ion.

Auch das Brom bildet einen häufigen Bestandteil komplexer Anionen. In der Auflösung von Brom in Bromkalium kann man mit Sicherheit das komplexe Ion Br_3' annehmen. In der unterbromigen, der bromigen und der Bromsäure bezw. deren Salzen, ferner in den sogenannten Bromosäuren, die durch Anlagerung der Bromwasserstoffsäure an Bromide entstehen, und in den Bromosalzen, die sich in gleicher Weise wie die Fluoro- und Chlorosalze durch Vereinigung zweier Bromide bilden, hat man weitere Beispiele für das Vorkommen des Broms in negativen Komplexen. Die genauen Dissoziationsverhältnisse hier festzustellen, stößt auf große Schwierigkeiten, da innerhalb der Anionreste weitere Aufspaltung zum Teil unter Hydratisierung und häufig sogar unter vollständigem Zerfall eintritt. Vgl. hierzu Werner: Neuere Anschauungen auf dem Gebiete der anorganischen Chemie. Braunschweig 1909. Ferner auch die Artikel „Fluor" und „Chlor", Abschnitt 6.

7. Analytische Chemie. 7a) Qualitative Analyse. α) Freies Brom. Der Nachweis von freiem Brom ist durch die charakteristische Farbe, den Geruch und durch die Löslichkeit in Wasser leicht zu erbringen. Der braunen wässerigen Lösung kann das Element durch Schütteln mit Schwefelkohlenstoff oder Chloroform entzogen werden. Durch überschüssiges Chlorwasser werden diese ebenfalls braun gefärbten Lösungen unter Bildung einer Lösung von Chlor in Brom weingelb gefärbt. Durch Alkalien wird das Brom entfärbt, ebenfalls durch Ammoniak. Im letzteren Falle tritt Stickstoffentwickelung auf.

β) Bromion. Die charakteristischen Reaktionen auf Bromion sind die folgenden:

Silbernitrat erzeugt einen gelblichen, käsigen Niederschlag, der in Salpetersäure unlöslich, in Ammoniak, Cyankalium und Natriumthiosulfat dagegen löslich ist. Aus der ammoniakalischen Lösung fällen Säuren wieder gelbliches Bromsilber aus.

Chlor entzieht infolge seines höheren Lösungsdruckes dem Bromion seine Ladung. Das derart in Freiheit gesetzte Brom zeigt die oben beschriebenen Reaktionen.

Aus verdünnten, angesäuerten Bromidlösungen scheidet weder Kaliumbichromat noch Natriumnitrit freies Brom aus (Unterschied von Jod).

Ueber den Nachweis von Cl', Br' und J'-Ion nebeneinander vgl. oben „Chlor". Zwecks Bestimmung von Br' und J' verfährt man folgendermaßen. Man säuert die Lösung schwach mit Schwefelsäure an, fügt etwa 3 bis 4 ccm Schwefelkohlenstoff hinzu und versetzt mit einigen Tropfen Chlorwasser. Anwesenheit von J' gibt sich nach dem Durchschütteln durch Rotviolettfärbung des Schwefelkohlenstoffs zu erkennen. Versetzt man jetzt weiter mit Chlorwasser, so verschwindet anfangs infolge der Oxydation des J' zu JO_3' die Färbung des Schwefelkohlenstoffs und macht, falls Br' vorhanden, bei weiterem Zusatz von Chlorwasser einer Braunfärbung Platz, die durch überschüssiges Chlorwasser in weingelb übergeht (siehe oben).

7b) Quantitative Analyse. α) Gravimetrische Bestimmung. Bromion wird allgemein als Bromsilber (AgBr) bestimmt. Die Ausführung der Bestimmung ist die gleiche wie beim Chlor (siehe oben).

β) Maßanalytische Bestimmung. Freies Brom. Die Bestimmung von Bromwasser erfolgt durch Einfließenlassen desselben

in überschüssige Jodkaliumlösung und Titration des ausgeschiedenen Jods mittels Thiosulfat.

Bromion. Bromion kann in ganz analoger Weise wie Chlorion entweder nach Volhard oder nach Mohr mit $^1/_{10}$-n Silbernitrat titriert werden.

7c) Elektroanalyse. Zur elektrolytischen Bestimmung von Bromion löst man das Bromid in 100 ccm $^1/_1$-n Schwefelsäure und elektrolysiert unter fortwährendem Einleiten von Wasserstoff. Als Kathode benutzt man ein Platinblech, als Anode ein dünnes Silberdrahtnetz. Das abgeschiedene Halogen verbindet sich mit dem Silber zu Silberbromid. Man elektrolysiert bei Zimmertemperatur mit einer Spannung von ca. 0,35 Volt. Die Anode wird bei 120° getrocknet. Ueber die elektrolytische Trennung des Bromions von Chlor- und Jodion vgl. den Artikel „Jod", Abschnitt 7c.

8. Spezielle Chemie. 8a) Allgemeines chemisches Verhalten des Elements. Das Brom vereinigt sich direkt mit allen Elementen, ausgenommen Sauerstoff und vielleicht auch Kohlenstoff, doch liegen Arbeiten vor, die auf direkte Vereinigung von Kohlenstoff mit Brom schließen lassen könnten. Seine Affinität zu den Metallen ist ganz verschieden. So kann Natrium und Magnesium in flüssigem Brom jahrelang aufbewahrt werden, ohne daß eine Einwirkung eintritt, während andererseits Kalium, Zinn und Aluminium unter Entzündung und explosionsartigen Erscheinungen reagieren. Quecksilber, Eisen und Wismut werden in der Kälte sofort ohne Feuererscheinung angegriffen, auch Gold wird glatt gelöst, Platin hingegen ist widerstandsfähig. Manche Metalloxyde, wie Silberoxyd, werden bereits in der Kälte unter Sauerstoffentwickelung zersetzt, die Hydroxyde und Carbonate der Alkalien und Erdalkalien zerfallen in dieser Weise erst bei Glühhitze. Arsen und Antimon reagieren momentan mit größter Heftigkeit. Wasserstoff verbindet sich bei höherer Temperatur mit Brom unter Bildung von Bromwasserstoff. Licht und feinverteiltes Platin katalysieren die Reaktion stark. Schwefelwasserstoff wird unter Schwefelabscheidung und HBr-Bildung oxydiert. Ammoniak wird unter vorübergehender Ammoniumhypobromitbildung zu Stickstoff oxydiert. Alkalilauge, mit Brom behandelt, liefert je nach den Versuchsbedingungen unterbromigsaure oder bromsaure Salze (siehe unten). Organische Substanzen werden allgemein auf das heftigste von Brom angegriffen. Holz, Kork, Fett, Papier, viele Farbstoffe usw. werden zerstört, ebenso organische Gerüche. Alkohol wird bei gewöhnlicher Temperatur unter Bildung von Aethylacetat zersetzt. Die nach der Gleichung $2C_2H_5OH + 2Br_2 = CH_3COOC_2H_5 + 4\,HBr$ vor sich gehende Reaktion kann kinetisch genau verfolgt werden. Oxalsäure wird nach der Gleichung $C_2O_4'' + Br_2 \rightleftarrows 2Br' + 2CO_2$ durch Brom zu Kohlensäure verbrannt.

Ueber die weitere hervorragende Bedeutung des Broms für organische Reaktionen siehe in den betreffenden Kapiteln der organischen Chemie (vgl. den Artikel „Ester").

Bromwasser. Brom löst sich in Wasser in nicht unbeträchtlichen Mengen mit rötlichgelber Farbe auf, wie aus folgender Tabelle hervorgeht. 100 Teile H_2O lösen bei:

°C	Teile Brom
0	4,167
10,34	3,740
19,96	3,578
30,17	3,437
40,03	3,446
49,85	3,522

Beim Erwärmen kann das Brom leicht wieder ausgetrieben werden, ohne daß die Flüssigkeit sauer reagiert. Eine Reaktion zwischen H_2O und Brom tritt nur ganz allmählich ein, da das Gleichgewicht $Br_2 + H_2O \rightleftarrows HBr + OHBr$ praktisch völlig auf der Seite des freien Halogens liegt. Daß ein derartiges Gleichgewicht jedoch vorhanden ist, geht aus der Tatsache hervor, daß schon Balard durch Schütteln mit HgO, also durch Entfernen einer Komponente (HBr) und Verschiebung des Gleichgewichts, unterbromige Säure herstellen konnte. Bei längerem Stehen, besonders im Sonnenlichte, kann man eine Zersetzung in dem oben angegebenen Sinne auch feststellen.

Läßt man eine überschüssiges Brom enthaltende wässerige Lösung gefrieren, so kann ein Bromhydrat der Zusammensetzung $Br_2 \cdot 10H_2O$ isoliert werden.

8b) Verbindung des Broms mit Wasserstoff. — Bromwasserstoff, HBr, bildet sich beim Zersetzen eines Bromids mit Schwefelsäure. Infolge der sekundär auftretenden Oxydation des HBr durch H_2SO_4, vor allem, wenn die Schwefelsäure stark konzentriert ist, ist der gebildete Bromwasserstoff stets brom- und SO_2-haltig. 25%-H_2SO_4 liefert ein fast reines Produkt.

Bequemer erhält man ein solches, wenn man Phosphortribromid mit Wasser zersetzt: $PBr_3 + 3H_2O = H_3PO_3 + 3HBr$. Anstatt fertig gebildetes PBr_3 zu verwenden, kann man auch durch anfangs vorsichtige Einwirkung von Brom auf ein Gemisch von rotem Phosphor und Wasser einen gleichmäßigen HBr-Strom erzielen. Zweckmäßig leitet man denselben noch durch ein mit angefeuchtetem rotem Phosphor gefülltes U-Rohr, um mitgerissenes Brom zu entfernen. Wie schon erwähnt, erhält man auch bei der Einwirkung von Brom auf H_2S, ferner beim

Ueberleiten eines Gemenges von H_2 und Br_2 über schwach erhitzten Platinasbest die Säure in guter Ausbeute. Im letzten Fall genügt es, den Wasserstoff durch eine auf ca. 50 bis 60° erhitzte, mit Brom gefüllte Waschflasche zu leiten, um ein praktisch verwendbares Gasgemisch zu erhalten. Ebenso wie Platin vermag auch das Licht die Vereinigung von H_2 und Br_2 zu beschleunigen. Bereits bei 100° tritt hierbei geringe Bildung von HBr ein, und bei 196° wird dieselbe fast vollständig, während im Dunkeln unter gleichen Bedingungen keine Reaktion erfolgt. Dabei verläuft die Reaktion nahezu proportional der Zeit der Lichteinwirkung. Kinetische Untersuchungen ergaben ferner, daß die gemessenen Geschwindigkeiten nicht, wie normalerweise anzunehmen, einer Gleichung zweiter Ordnung entsprechen, sondern anfangs 1½ facher Ordnung sind, um später sogar unter diesen Wert zu sinken. HBr und Jod verzögern die Reaktion stark.

Als Nebenprodukt läßt sich Bromwasserstoff bei der Bromierung organischer Substanzen gewinnen. Bei der Bromierung von Benzol beispielsweise fängt man die entweichenden aus HBr bestehenden sauren Dämpfe über Wasser auf und erhält auf diese Weise eine starke Lösung von Bromwasserstoff.

Flüssiger bezw. fester Bromwasserstoff läßt sich durch Druck oder Kälte (feste Kohlensäure und Aether) aus dem getrockneten gasförmigen Produkt bequem erhalten.

a) Physikalische Eigenschaften des Bromwasserstoffs.—Gasförmiger HBr. Bromwasserstoff bildet wie Chlorwasserstoff ein farbloses, stechend riechendes, an feuchter Luft nebelbildendes Gas von saurem Geschmack. 1 l HBr wiegt bei 0° und 760 mm Druck 3.6167 g. Bis nahe dem Siedepunkte (— 68°) sind die gemessenen Dichten als normal befunden worden. Die Bildungswärme für HBr aus H + Br (flüssig) beträgt nach Thomsen 8440 g-cal. Die Wärmetönung für ein Mol HBr aus H und Br (Gas) bei ca. 60° ist gleich 12 300 g-cal. Ueber die Löslichkeitsverhältnisse siehe bei der wässerigen Bromwasserstoffsäure.

Flüssiger HBr. Flüssiger HBr bildet eine farblose Flüssigkeit, die bei — 68.7° siedet. Hier beträgt das spezifische Gewicht 2.160. Die kritische Temperatur ist 91.3°. Flüssiger HBr ist ein schlechter Leiter der Elektrizität. Die spezifische Leitfähigkeit ist ungefähr $0{,}05 . 10^{-6}$. In flüssigem HBr lösen sich viele anorganische und organische Verbindungen auf, so z. B. $POCl_3$, H_2S, PBr_5, ferner zahlreiche Aether, Ketone, Ester, Nitrile und Kohlenwasserstoffe, zum Teil unter Bildung definierter chemischer Verbindungen, die auch isoliert wurden.

Fester HBr. Fester HBr bildet eine farblose, undurchsichtige Masse von Fp. —86.1°.

Wässerige Lösung. Die wässerige Bromwasserstoffsäure, erhalten durch Auflösen von HBr-Gas in Wasser, bildet eine farblose, in konzentriertem Zustande rauchende, stark ätzende Flüssigkeit. Beim Erhitzen destilliert, gleichgültig ob man von einer verdünnten oder konzentrierten Säure ausgeht, schließlich, nachdem anfangs H_2O bezw. HBr entwichen, eine Säure mit einem Gehalt von 47.80% HBr. Der Siedepunkt liegt dabei unter 760 mm Druck bei 126°.

Mit verändertem Druck ändert sich auch hier wie bei der Salzsäure die Zusammensetzung des Rückstandes. Der Gehalt der Säure kann aus dem spezifischen Gewicht (s. folgende Tabelle) ersehen werden:

% HBr	d^{15}
10,4	1,080
23,5	1,190
30,0	1,248
40,8	1,383
48,5	1,475
49,5	1,515

Die konzentrierteste Säure enthält bei gewöhnlicher Temperatur 69% HBr, entsprechend dem Dihydrat $HBr . 2H_2O$.

Die Bromwasserstoffsäure ist einbasisch und eine sehr starke Säure, wie die Methylacetatkatalyse und die Rohrzuckerinversion beweisen. Bezogen auf HCl = 100 beträgt der Geschwindigkeitskoeffizient für erstere 98, für letztere 111.4. Das molekulare Leitvermögen (μ) bei verschiedenen Verdünnungen (v) ersieht man aus folgender Tabelle:

v	μ
2	364
4	377
8	385
16	391
32	398
64	402
128	405
256	405
512	406
1024	405

Die Bildungswärme einer wässerigen Lösung von 1 Mol HBr aus H, Br (fl.), aqua beträgt nach Thomsen 28 380 g-cal., die Absorptionswärme von 1 Aequivalent HBr in Wasser 20 000 g-cal. Die Neutralisationswärme von HBr und NaOH beträgt wie bei der Salzsäure 13 748 g-cal.

Hydrate. Sättigt man Wasser bei — 3° mit HBr-Gas, so erhält man eine Lösung, die in ihrer Zusammensetzung der Formel $HBr . 2H_2O$, also dem Dihydrat entspricht. Durch Abkühlen kann man dasselbe in Form einer bei ca. — 11° schmelzenden Kri-

stallmasse erhalten. Andere Hydrate, die beschrieben wurden, sind das Monohydrat $HBr.H_2O$ — aus dem Dihydrat und HBr unter Druck darstellbar —, ferner das Trihydrat $HBr.3H_2O$ mit 60% HBr (Fp. — 48°) und das Tetrahydrat mit ca. 53% HBr (Fp. — 55.8°). Die Existenz der letzten beiden Hydrate geht aus der Dichtigkeitskurve hervor. Dieselbe läßt auch noch auf ein Pentahydrat schließen.

β) Chemisches Verhalten des HBr. Beim Erhitzen von gasförmigem HBr tritt eine deutlich nachweisbare Dissoziation auf. Durch Erhitzen auf 700° und plötzliche Abkühlung konnte ein qualitativer Zerfall entsprechend 0,3 bis 0,9 % beobachtet werden. Die thermodynamische Berechnung ergab für 727° einen Spaltungsgrad von 0,15%. Auch aus der Messung der elektromotorischen Kraft der Kette $H_2|HBr|Br_2$ berechnet sich für diese Temperatur ein Spaltungsgrad von 0,18%, für 1727° ein solcher von 6%. Gegen Sauerstoff ist HBr bei hohen Temperaturen nicht beständig. Beim Erhitzen eines $HBr—O_2$-Gemisches auf 500° ist dasselbe zum größten Teil in Wasser und Brom gespalten. Sonnenlicht vermag die Zersetzung des feuchten Gases schon bei gewöhnlicher Temperatur zu bewirken, während trockener HBr vollkommen beständig ist. Deshalb oxydiert sich auch die wässerige Lösung von HBr unter der dauernden Einwirkung von Sauerstoff am Lichte. Intensiver wirken naturgemäß, namentlich in der Wärme, Oxydationsmittel wie Peroxyde, Salpetersäure, Kaliumbichromat oder Nitrite, wenn sie in konzentrierter Lösung angewandt werden.

Die Metalle der Alkalien, der alkalischen Erden, ferner Fe, Co, Ni, Zn, Cd, Al, Sn, aber auch zum Teil Pb, Cu und Ag werden von der wässerigen Säure zu den Salzen des Bromwasserstoffs, den Bromiden, aufgelöst. Die Löslichkeitsverhältnisse derselben sind denen der Chloride analog (vgl. den Artikel „Chlor"). Das wichtigste bromwasserstoffsaure Salz ist das Kaliumbromid, das technisch aus Eisen(II, III)-bromid (vgl. den Artikel „Eisen") durch Umsatz mit Kaliumcarbonat in wässeriger Lösung hergestellt wird. Eigenartig ist der Kristallisationsprozeß. Es gelingt selten, selbst aus völlig gereinigten Lösungen und bei ganz allmählicher Abkühlung, das KBr in der vom Handel verlangten schönen Würfelform zu erhalten. Leitet man jedoch Schwefelwasserstoff in die Lösung und läßt jetzt kristallisieren, so erhält man prachtvolle, große, reguläre Würfel.

Beim Auflösen von Brom in Bromwasserstoffsäure oder in Kaliumbromid bildet sich, wie man namentlich bei letzterem unter Zuhilfenahme des Massenwirkungsgesetzes und des Verteilungssatzes auf experimenteller Basis leicht nachweisen kann, die komplexe Brom-Bromwasserstoffsäure $H[BrBr_2]$ bezw. ihr Kaliumsalz, auch Wasserstoff- bezw. Kaliumperbromid genannt. Diese Verbindungen sind äußerst unbeständig, so daß sie sich in analysenreiner Form kaum darstellen lassen.

8c) Verbindungen des Broms mit Sauerstoff und Wasserstoff. — Unterbromige Säure, HOBr. Eine wässerige Lösung der unterbromigen Säure kann durch Schütteln von Bromwasser mit HgO dargestellt werden. Der Reaktionsmechanismus ist analog dem bei der Bildung der unterchlorigen Säure (s. dort). Auf andere Weise entsteht die Säure aus BrF_3 und H_2O. ferner vermag Fluor bei Gegenwart von Wasser Brom zu HOBr zu oxydieren. Die durch Vakuumdestillation erhaltene Säure ist als strohgelbe Flüssigkeit von stark bleichenden Eigenschaften beschrieben worden. Auf 60° erhitzt, zerfällt sie unter Bildung von Brom und Bromsäure.

Die Bildungswärme von HOBr in wässeriger Lösung aus den Elementen wurde von Thomsen zu + 26080 g-cal. bestimmt.

Die unterbromige Säure ist eine sehr schwache Säure, schwächer als die unterchlorige Säure. Während sich die Hydrolyse einer schwach verdünnten Hypochloritlösung nur in geringem Grade bemerkbar macht, sind entsprechende Lösungen von unterbromigsauren Salzen (Hypobromiten) stark hydrolytisch gespalten und enthalten deutlich wahrnehmbare Mengen unterbromiger Säure nebst geringen Mengen von freiem Halogen. Es entspricht dies ja auch der allgemein beobachteten Erscheinung, daß bei verwandten säurebildenden Elementen die Säuren um so schwächer sind, je höher das Atomgewicht ist (s. auch unterjodige Säure).

Am einfachsten bildet sich unterbromige Säure in Form ihrer Salze. Die gewöhnliche Darstellungsweise ist hier, wie beim Chlor, die Einwirkung von Brom auf kaltes starkes Alkali. Auch die Elektrolyse von Alkalibromid führt zum Ziel. Zu der elektrolytischen Darstellungsweise ist zu bemerken, daß die unerwünschte Bildung von Bromat, die als Nebenreaktion entweder primär nach

$$BrO' + O_2{}^{1)} = BrO_3' \qquad (a)$$

oder sekundär nach

$$2HOBr = BrO_3' + 2HBr \qquad (b)$$

eintreten kann, vorteilhaft unterdrückt wird dadurch, daß man in alkalischer Lösung arbeitet, da unter diesen Bedingungen hauptsächlich die sehr langsam

[1]) Anodisch entwickelt.

verlaufende Reaktion (a) eintritt. So gelingt es, Hypobromite in ungefähr äquivalenter Konzentration wie Hypochlorite darzustellen, wenn auch die Stromausbeute wegen der nicht völlig zu verhindernden Bromatbildung schlechter ausfällt.

Die unterbromige Säure sowohl wie auch ihre Salze sind starke Oxydationsmittel.

Bromige Säure, $HBrO_2$, bildet sich aus überschüssigem Bromwasser und konzentrierter $AgNO_3$-Lösung, offenbar unter vorübergehender Bildung von HOBr, nach dem Schema:

$$Br_2 + AgNO_3 + H_2O = HOBr + AgBr + HNO_3$$
$$\left.\begin{matrix} 2AgNO_3 + HOBr \\ + Br_2 + H_2O \end{matrix}\right\} = HBrO_2 + AgBr + 2HNO_3$$

Bromsäure, $HBrO_3$, entsteht neben freiem Brom beim Erwärmen von unterbromiger Säure (s. dort) oder beim Behandeln von HOCl mit Bromwasser; im letzteren Fall bildet sich freies Chlor. Ferner kann man Brom bei Gegenwart von Wasser durch Fluor zu HOBr und weiter zu $HBrO_3$ oxydieren. Praktisch verfährt man zur Herstellung einer wässerigen Lösung von $HBrO_3$ zweckmäßig derart, daß man zu einer warmen $AgBrO_3$-Lösung solange Brom setzt, als dieses noch absorbiert wird:

$$\left.\begin{matrix} 5AgBrO_3 + 3Br_2 \\ + 3H_2O \end{matrix}\right\} = 5AgBr + 6HBrO_3.$$

Man filtriert darauf vom entstandenen Silberbromid.

Die Bromsäure läßt sich wasserfrei nicht darstellen. Durch Destillation im Vakuum kann die verdünnte Säure bis zu einem Gehalt von ca. 50% $HBrO_3$ konzentriert werden. Bei weiterem Einengen zerfällt sie unter Brom- und Sauerstoffabgabe. Die Säure ist einbasisch, schwächer als HBr und stärker als HJO_3. Sie bildet nur eine Reihe von Salzen, die Bromate vom Typus $MeBrO_3$. Ihre Konstitution ist analog der der Chlorsäure. Das molekulare Leitvermögen (μ) bei verschiedenen Verdünnungen (v) gibt folgende Tabelle wieder:

v	μ
32	359
64	370
128	381
256	390
512	396
1024	401

Die Bildungswärme für $HBrO_3$ aq. aus Br, O_3, H, aq. beträgt nach Thomsen: + 12 420 cal.

Die Säure ist ein starkes Oxydationsmittel. Sie vermag fein verteilten Schwefel, Schwefelwasserstoff, salpetrige Säure, Ferrosalze usw., ferner viele organische Verbindungen, zum Beispiel Alkohol, Aether und Oxalsäure leicht zu oxydieren. Jod bildet HJO_3 und Brom, Chlor dagegen wirkt nicht ein. Mit Jodwasserstoff reagiert die Säure unter Jodabscheidung, mit Bromwasserstoff entsteht Brom. Beide Reaktionen wurden verschiedentlich kinetisch genau studiert.

Die Bromate, die Salze der Bromsäure, bilden sich am einfachsten aus Bromsäure und Metalloxyden. Ferner aus Hypobromiten, die besonders leicht in schwach alkalischer Lösung in Bromid und Bromat zerfallen. Erwärmen befördert die Reaktion stark. Auch bei der Elektrolyse von Bromidlösungen geht die Bildung an der Anode leicht vor sich. Man wählt hierzu neutrale oder schwach saure Lösungen, die zur Vermeidung der Reduktion mit geringen Mengen Kaliumbichromat versetzt sind. Das Bromat entsteht unter diesen Bedingungen sekundär nach dem Vorgang:

$$BrO' + 2HOBr = BrO_3' + 2HBr,$$

der hier mit ungefähr 100mal größerer Geschwindigkeit verläuft als die analoge Chloratbildung. Als Anodenmaterial benutzt man glattes Platin oder geschmolzenes Eisen(II, III)oxyd, als Kathode zweckmäßig Kohle. Bei geringen Stromdichten 0,4 bis 0,15 Amp./qcm erfolgt die Reaktion in fast quantitativer Ausbeute.

Die Bromate sind in Wasser meist leichtlöslich, auch das Silbersalz löst sich in warmem Wasser. Beim Erwärmen spalten sie wie die Chlorate Sauerstoff ab.

Die Existenz einer Perbromsäure, Ueberbromsäure, $HBrO_4$, ist zweifelhaft. Die Literaturangaben widersprechen sich völlig.

8d) Stickstoffhaltige Bromverbindungen. — Bromstickstoff, NBr_3(?). Eine dem Chlorstickstoff entsprechende Bromverbindung ist mit Sicherheit bisher noch nicht beschrieben worden.

Nitrosylbromid, NOBr, das Bromid der salpetrigen Säure, bildet sich, wenn man auf abgekühltes Brom (— 7 bis — 15°) Stickoxyd einwirken läßt. Es bildet eine schwarzbraune, gegen kaltes Wasser beständige Flüssigkeit, die bei — 2° siedet. Bei weiterem Erhitzen auf 20° soll sie sich nach der Gleichung:

$$4NOBr = 2NO_2 + N_2O_2Br_4$$

zersetzen und es soll die sogenannte Bromuntersalpetersäure $N_2O_2Br_4$ entstehen, welche bei 40 bis 55° wiederum in Nitryltribromid $NOBr_3$ zerfällt. Vielleicht stellt das Nitryltribromid jedoch nur ein Gemisch von NOBr und Br_2 vor.

8e) Schwefelhaltige Bromverbindungen — Schwefelmonobromid, Schwefelbromür, S_2Br_2, entsteht am bequemsten, wenn man Brom mit Schwefel im Verhältnis S_2:Br_2 mehrere Stunden im geschlossenen Rohr auf Wasserbadtemperatur

erhitzt. Es bildet eine rote, ölige Flüssigkeit; $d^{20} = 2.6355$, Fp: —46°, Sdp: 57 bis 58° bei 0.22 mm Druck. S_2Br_2 leitet den elektrischen Strom nicht. Bildungswärme:

$S_{2\,(fest)} + Br_{2\,(fl.)} = S_2Br_{2\,(fl.)} + 2000$ g-cal.

Schwefelmonobromid wird namentlich von warmem Wasser leicht zersetzt, wobei als Zersetzungsprodukte Schwefel, Bromwasserstoff und Schwefeldioxyd auftreten.

SBr_2 und SBr_4(?). Andere Bromschwefelverbindungen, wie SBr_2 und SBr_4 wurden zwar beschrieben, jedoch haben Schmelzpunkts- und Dampfdruckbestimmungen an S-Br-Gemischen ihre Existenz sowohl bei tiefen Temperaturen als auch oberhalb 0° unwahrscheinlich gemacht.

Thionylbromid, $SOBr_2$, das Bromid der schwefligen Säure, bildet sich bei der Einwirkung von NaBr, HBr oder $AlBr_3$ auf $SOCl_2$ und stellt eine sehr hygroskopische orangegelbe Flüssigkeit vor; $d^{18} = 2.68$. Sdp.: 68° bei 40 mm Druck.

Sulfurylbromid, Bromsulfonsäure. Die Literaturangaben über die Bromide der Schwefelsäure, das Sulfurylbromid, SO_2Br_2, und die Bromsulfonsäure, $SO_3.HBr$, sind unsicher. Wahrscheinlich sind diese Verbindungen noch nicht rein isoliert worden.

8f) Selenhaltige Bromverbindungen. — Selenmonobromid, Se_2Br_2, und Selentetrabromid, $SeBr_4$, entstehen synthetisch aus den Elementen. Ersteres bildet eine dunkelrote Flüssigkeit, $d^{15} = 3.604$, letzteres ist fest und bildet ein hellrotbraunes, kristallinisches Pulver. Beide werden von kaltem Wasser allmählich zersetzt.

8g) Verbindungen von Brom mit Fluor und Chlor. — Bromtrifluorid, BrF_3, erhält man durch Einwirkung von Fluor auf Brom bei 0° als farblose, an der Luft stark rauchende Flüssigkeit. Durch Abkühlen wird sie fest und schmilzt bei 4 bis 5°. Bei der Zersetzung durch Wasser treten als Zerfallprodukte neben Sauerstoff und Bromwasserstoff auch unterbromige und Bromsäure auf (s. oben).

Die hellgelbe Färbung, die beim Versetzen von Brom mit überschüssigem Chlor auftritt, glaubte man früher allgemein auf die Bildung der chemischen Verbindung, Chlorbrom, ClBr, zurückführen zu müssen. Eine genaue Aufnahme der Abkühlungs- und Erstarrungskurven, sowie der Siedepunktskurven im System Chlor-Brom haben jedoch ergeben, daß zur Annahme einer chemischen Verbindung keinerlei Anhaltspunkte vorliegen. Die angeblichen Verbindungen entsprechen nur der Löslichkeit des Chlors in Brom.

9. Spektralchemie. Das Funkenspektrum des Broms in einer Geißlerschen Röhre besteht aus folgenden Linien:

rot:	700.0, 678.0, 663.0, 658.3, 655.9, 654.6;
orangegelb:	**635.3**, 614.8, 587.6;
gelb:	583.0;
gelbgrün:	572.3;
grün:	559.0, 550,9, 549.7, 549.1, 545.0, 542.3, **532.7**, 530.5, 524.0, 518.4, 516.6, 506.0, 493.0;
blau:	**478.8**, **470.5**, 467.7, 461.8;
indigo:	436.6;
violett:	398.0.

Bromdämpfe geben ein Absorptionsspektrum, das aus zahlreichen Linien, die zu Bändern gruppiert sind, besteht.

Ein Flammenspektrum liefert Brom nicht.

Literatur. *Gmelin-Krauts Handbuch der anorganischen Chemie, Bd. I, Abt. 2. Heidelberg 1909.*

F. Sommer.

d) Jod.

Atomgewicht: J = 126.92. Molekulargewicht: J_2 = 253.84.

1. Atomgewicht. 2. Vorkommen. 3. Geschichte. 4. Darstellung und Verwendung. 5. Formarten und physikalische Konstanten. 6. Valenz und Elektrochemie. 7. Analytische Chemie. 8. Spezielle Chemie. 9. Spektralchemie.

1. Atomgewicht. Das Atomgewicht des Jods besitzt nach der internationalen Tabelle 1912 den Wert 126,92.

2. Vorkommen. Jod ist in der Natur in freiem Zustande ganz vereinzelt in einer Quelle, Woodhall Spa bei Lincoln, als Jodwasserstoff in den Emanationen des Vesuvs beobachtet worden. Häufiger, allerdings nirgends in größeren Mengen, findet es sich als Jodid, Jodat, seltener als Perjodat, meist in Begleitung von Chloriden und Bromiden oder Nitraten. Im Mineralreiche findet es sich als Mercurijodid, HgJ_2, als Silberjodid, AgJ, als Jodobromid, 2Ag(Cl, Br), AgJ, ferner in geringen Mengen in manchen Weißbleierzen, in Malachiten und Zinkerzen. Im dolomitischen Kalkstein, ferner im Steinsalz fehlt es selten, während das Vorkommen in den Kalisalzlagern von manchen Seiten bestritten wird. Auch in Eruptivgesteinen (Graniten), ferner in Steinkohlen ist meistens Jod nachzuweisen. Das technisch wichtigste Vorkommen ist das in den chilenischen Salpeterlagern, wo es sich vornehmlich als Natriumjodat, $NaJO_3$, ferner in kleinen Mengen auch als Natriumperjodat und als Calciumjodat $Ca(JO_3)_2$ bis zu Mengen von 0,5‰ Jod findet. Im Meerwasser kommt das Halogen nur zum geringsten Teil als Jodid vor, hauptsächlich vielmehr in organischer Bindung durch Assimilation des

Jods im pflanzlichen und tierischen Organismus. Nach Gautier enthält Meerwasser kein Jod als Jodnatrium, organisches Jod dagegen bis 1.8 mg pro Liter in gelöster Form und 0.5—0.6 mg suspendiert. Von den Seepflanzen enthalten besonders Fucus und Ulva-Arten nennenswerte Mengen. Aber auch einige Landpflanzen, so z. B. die Runkelrübe, speichern Jod auf, und ferner hat man in Fröschen und Süßwasserkrebsen das Element nachweisen können. Im menschlichen Organismus findet sich Jod namentlich in der Schilddrüse als Thyrojodin. Den Jodgehalt der menschlichen Organe in $^1/_{100}$ mg pro 100 g Organ gibt die folgende Tabelle von Justus wieder.

Schilddrüse	976,0	Lymphdrüse	60,0
Leber	121,4	Milz	56,0
Niere	105,3	Testikel	50,0
Magen	98,9	Pankreas	43,1
Haut	87,9	Uterus (virginal)	41,3
Haar (Haupt)	84,4	Lunge	32,0
Nägel	80,0	Sehnen	20,0
Prostata	68,9	Dünndarm	11,9
Nebenniere	63,6	Fettgewebe	Spuren.

Erwähnenswert ist noch das Vorkommen von Jod in der Luft. Nach Gautiers Untersuchungen findet es sich dort nicht in Form von Jodiden, sondern in organischer Bindung wahrscheinlich maritimen Ursprungs. 100 Liter Luft enthalten in Paris 0.0013 mg, an der See 0.0167 mg Jod.

3. Geschichte. Das Jod wurde im Jahre 1812 von Courtois entdeckt und namentlich in den ersten Jahren von Gay-Lussac und Davy (Jodsäure und Jodate), ferner von Clément und Désormes (Jodwasserstoff) eingehender untersucht. Der Name Jod ist abgeleitet von ἰώδης = veilchenartig wegen der violetten Farbe des Joddampfes.

4. Darstellung und Verwendung. Für Laboratoriumszwecke und für die Darstellung sehr reinen Jods geht man zweckmäßig vom Kaliumjodid aus und zersetzt dessen wässerige Lösung mit Kaliumpermanganat oder Kaliumbichromat in saurer Lösung. Das ausgeschiedene Jod filtriert man, eventuell nach vorausgegangener Wasserdampfdestillation, trocknet es und sublimiert es noch einmal. Ein sehr reines Produkt erhält man auch durch trockene Destillation von 1 Teil Kaliumjodid und 1,5 bis 2 Teilen Kaliumbichromat. Nach der Gleichung $6KJ + 5K_2Cr_2O_7 = 8K_2CrO_4 + Cr_2O_3 + 6J$ erhält man das Jod in beinahe quantitativer Ausbeute.

Für die technische Darstellung kommt heutzutage fast ausschließlich die natriumjodathaltige Mutterlauge des Chilesalpeters in Betracht. Durchschnittlich enthalten die Mutterlaugen: 28% $NaNO_3$, 11% NaCl, 3% Na_2SO_4, 3% $MgSO_4$, 22% $NaJO_3$ und 33% H_2O. Die Abscheidung kann entweder mittels schwefliger Säure, Sulfiten oder Bisulfiten erfolgen, z. B. nach dem Schema: $2NaJO_3 + 3Na_2SO_3 + 2NaHSO_3 = 5Na_2SO_4 + J_2 + H_2O$ oder durch Einleiten von salpetriger Säure.

Auch die elektrolytische Abscheidung erweist sich als vorteilhaft, da das Abscheidungspotential des Jods um ca. 0,8 Volt unter dem des immer im Elektrolyten vorhandenen Chlors liegt, ferner infolge des niedrigen Potentials Stromverluste durch Sauerstoffentbindung bezw. Jodatbildung ausbleiben. Das anodisch abgeschiedene Halogen kann durch einfache Filtration dem Elektrolyten leicht entzogen werden.

In früheren Jahren war das technische Ausgangsmaterial hauptsächlich die durch Einäscherung der getrockneten Seepflanzen erhaltene jodhaltige Asche, Kelp oder Varec, genannt. Bei der allmählichen Erschöpfung der chilenischen Lager ist es auch nicht ausgeschlossen, daß diese Art der Jodgewinnung einmal wieder größere Bedeutung erlangen wird. Auch hier kann die Jodabscheidung auf verschiedenen Wegen erfolgen, entweder durch direktes Einleiten von Chlor in die angesäuerte Lösung oder, nach genügender Anreicherung der Lauge an KJ — durch oftmaliges Extrahieren der Asche und Kristallisation der beigemengten Salze — durch Destillation mit Braunstein.

Das gewonnene Rohjod ist stets unrein, vor allem enthält es Chlor und Cyan, letzteres in Form von JCN. Mehrfache Sublimation unter Zusatz von Kaliumjodid liefert ein technisch reines Produkt. Zur Gewinnung völlig reinen Halogens greift man vielfach auf das in sehr reiner Form erhaltbare Kaliumjodid zurück und zersetzt dies in der oben angegebenen Weise.

Verwendung. Jod findet in alkoholischer Lösung (offizinelle Jodtinktur, Tinctura jodi, besteht aus 1 T. Jod in 10 T. Alkohol), ferner als Kalium oder Natriumjodid und in organischer Bindung als Jodoform, Sajodin, in Form von Jodfetten usw. medizinisch vielfache Verwendung. Die Teerfarbenindustrie benötigt beträchtliche Mengen des Halogens. Die Jodide werden auch in der Photographie gebraucht. In der analytischen Chemie, speziell in der Maßanalyse, spielen Jodlösungen eine große Rolle.

5. Formarten und physikalische Konstanten. Das Jod besitzt schwarzgraue, dem Graphit ähnliche Farbe, die um so dunkler erscheint, je reiner das Halogen ist. Es kristallisiert rhombisch, jedoch wurden auch monokline Kristalle beobachtet. Der Geruch ist ein eigentümlicher, er erinnert etwas an Chlor. Das spezifische Gewicht beträgt bei 4°: 4.933, bei —184.5°: 3.706. Jod schmilzt bei 113° und siedet bei 183.05° unter 760 mm Druck, wobei es sich in einen

blauvioletten Dampf umwandelt. Der Dampfdruck beträgt beim Schmelzpunkt 87 mm.

Ueber die Dampfdichte und die Dissoziation, welche Joddampf bei hohen Temperaturen erleidet, gibt die folgende Tabelle Aufschluß:

J_2	$\longrightarrow$ 2 J
t	% (dissoziiert)
400°	0.0601
600°	4.71
800°	10.5
1000°	38.1
1200°	74.0

Bis 400° ist also die Dampfdichte normal.

Ueber die Molekulargröße des gelösten Jods ist viel diskutiert worden. Man glaubte aus der verschiedenen Farbe der Lösung auf einen verschiedenen Molekularzustand (J_2, J_4 usw.) schließen zu müssen. Demgegenüber wurde festgestellt, daß die rotvioletten Lösungen des Jods in CCl_4 und $CHCl_3$, die braunen in Aethylacetat und Methylal, sowie die roten in Benzollösung alle gemeinsam das Molekulargewicht 254, entsprechend J_2, besitzen. Viel wahrscheinlicher ist es daher, daß die verschiedenartige Färbung ihren Grund in Jod-Additionsverbindungen hat. So wurde darauf hingewiesen, daß gesättigte Lösungsmittel wie CCl_4, $CHCl_3$, CS_2 stets violette, ungesättigte Lösungsmittel wie Alkohol, Aether, Ester, Nitrile usw. immer braune Lösungen geben. In gewissem Widerspruch hierzu steht allerdings die Beobachtung, daß die Löslichkeitskurve von Jod in CS_2 (also einem gesättigten Lösungsmittel) merkwürdigerweise eine Anzahl von Knicken aufweist, die für eine Einwirkung von Gelöstem auf das Lösungsmittel sprechen. Weiter muß erwähnt werden, daß die violette Farbe der CS_2-Lösung beim Abkühlen mit fester Kohlensäure und Aether braun, andererseits die braune Jodlösung in Oxalsäureäthylester beim Erwärmen auf 80° violett wird.

Die spezifische Wärme des festen Jods ist 0.05412, des geschmolzenen 0.108, des Joddampfes (bei konstantem Druck) 0.03489, (bei konstantem Volumen) 0.02697. Das Verhältnis beider beträgt zwischen 220 und 275° 1.294.

6. Valenz und Elektrochemie. Ueber die dem Chlor und dem Brom völlig analogen Valenzverhältnisse des Jods siehe die Auseinandersetzungen im Artikel „Chlor", Abschnitt 6.

In wässeriger Lösung spalten der Jodwasserstoff und die Jodide das farblose, negativ geladene Jodion ab. Das Normalpotential des Jods, entsprechend der Anionenentladung $2J' \rightarrow J_{2\,(fest)}$, liegt um ca. 0,5 Volt niedriger als das des Broms bei +0,54 Volt. Es bezieht sich auf die Konzentration 126.92 g Jodion pro Liter, die Normalwasserstoffelektrode als Nullpunkt angenommen. Die Beweglichkeit des Jodions beträgt nach Kohlrausch 66.5 bei 18°, der Temperaturkoeffizient ist $\alpha_{18} = 0.0213$. Weiterhin muß man in den braunen Lösungen von Jod in Jodkalium oder Jodwasserstoffsäure ein komplexes Jodion annehmen. Wahrscheinlich besitzt dasselbe, wie aus dem Verteilungsverhältnis von Jod zwischen Jodkaliumlösung und Schwefelkohlenstoff zu schließen ist, unter Zugrundelegung der Verbindung HJ_3 bezw. KJ_3 die Zusammensetzung J_3'. Andererseits lassen Ueberführungsversuche und Leitfähigkeitsmessungen aber auch die Annahme eines Ions $KJ_2^{\cdot}$ zu. Bei den höheren Polyjodiden der Formel $Me^{II}J_4(J_6, J_8, J_{10})$ hat man es offenbar mit labilen Molekularverbindungen zu tun. Den Lösungen des Calciumtetrajodids, CaJ_4, lassen sich durch Ausschütteln mit CS_2 glatt 2 Atome Jod entziehen und die höheren Polyjodide dissoziieren schon in wässeriger Lösung in das Tetrajodid und freies Jod. Von anderen komplexen Anionen existieren auch hier, wie beim Chlor und Brom, die Jonen JO', JO_2', JO_3' und JO_4', ferner vermögen auch die Jodide, durch Zusammentritt mit HJ bezw. anderen Halogeniden, Jodosäuren und Jodosalze zu bilden (siehe den Artikel „Chlor", Abschnitt 6).

7. Analytische Chemie. 7a) Qualitative Analyse. α) Reaktionen auf freies Jod. Freies Jod ist leicht an seinem violetten Dampf, seinen braunen alkoholischen und rotvioletten Schwefelkohlenstofflösungen zu erkennen. Schwefelwasserstoff, schweflige Säure und Natriumthiosulfat entfärben die Lösungen momentan. Stärkekleister wird bei Gegenwart von HJ oder KJ prächtig blau gefärbt.

β) Reaktionen auf Jod-Ion. Silbernitrat erzeugt eine gelbe käsige Fällung von AgJ, das in Ammoniak sehr schwer und in Salpetersäure völlig unlöslich ist. Natriumthiosulfatlösung und Cyankalium lösen es dagegen leicht.

Palladiumchlorür fällt schwarzes Palladiumjodür (PdJ_2), das sich in überschüssigem Jodkalium löst (wichtiger Unterschied vom Chlor- und Brom-Ion).

Kupfersalze werden durch Jodide unter Jodabscheidung und Bildung von Kupfer(I)-jodid reduziert:

$$2CuSO_4 + 4KJ = 2K_2SO_4 + Cu_2J_2 + J_2.$$

Bleisalze fällen gelbes, in heißem Wasser lösliches Bleijodid (PbJ_2).

Mercurisalze geben scharlachrotes Mercurijodid, das im Ueberschuß von KJ löslich ist.

Kaliumbichromat in schwefelsaurer Lösung und salpetrige Säure scheiden selbst aus ganz verdünnten Jodidlösungen freies

Jod aus, das die oben beschriebenen Reaktionen zeigt (Unterschied von Brom).

Chlorwasser setzt aus Jodiden Jod in Freiheit, das durch überschüssiges Reagenz weiter zur farblosen Jodsäure oxydiert wird.

7b) Quantitative Analyse. *α*) Freies Jod. Die Bestimmung von freiem Jod kann maßanalytisch leicht durchgeführt werden, indem man entweder eine Thiosulfat- oder Arsenigsäurelösung genau bekannten Gehalts zur Jodlösung fließen läßt. Als Indikator benutzt man Stärkelösung. Beim Umschlag von blau in farblos ist die Titration beendet. Im ersten Falle erfolgt der Umsatz nach der für die Jodometrie grundlegenden Gleichung $2Na_2S_2O_3 + J_2 = 2NaJ + Na_2S_4O_6$. Bei Anwendung der Arsenigsäurelösung, die man in Bikarbonat-alkalischer Lösung verwendet, nach: $As_2O_3 + 2H_2O + 4J + 4NaHCO_3 = As_2O_5 + 4NaJ + 4H_2O + 4CO_2$.

β) Jod-Ion. Gravimetrische Bestimmung. Die Bestimmung von Jod-Ion erfolgt auf gravimetrischem Wege ganz analog wie beim Chlorion mittels Silbernitrat als AgJ (siehe oben „Chlor"). Bei der Bestimmung als Palladiumjodür fügt man zu dem schwach salzsauren Jodid Palladiumchlorürlösung, läßt 1 bis 2 Tage warm stehen und filtriert das braunschwarze PdJ_2 durch einen Goochtiegel. Man wäscht mit warmem Wasser aus und trocknet bei 100°. Eventuell kann man auch durch Erhitzen im Wasserstoffstrom PdJ_2 zu Metall reduzieren und Jod indirekt berechnen.

Titrimetrische Bestimmung. Titrimetrisch läßt sich Jod-Ion mittels Silbernitrat und Rhodanammon bestimmen. Man versetzt die Jodidlösung mit einem Ueberschuß von genau bekannter Silbernitratlösung, läßt das gebildete gelbe AgJ durch Schütteln sich gut zusammenballen und titriert jetzt unter Zusatz von Eisenammoniakalaun als Indikator das überschüssige $AgNO_3$ mittels Rhodanammonlösung zurück.

Elektroanalyse. Jod, in Form von Jodion, kann ganz analog wie das Bromion elektroanalytisch bestimmt werden. Man arbeitet ebenfalls in der Kälte mit einer Spannung von 1,94 bis 2 Volt und einer Stromstärke von 0,03 bis 0,07 Amp. Durch Prüfung mittels Kaliumnitrit und Schwefelsäure und darauf folgendem Ausschütteln mit Schwefelkohlenstoff stellt man die Endreaktion auf Jod an.

Sehr bequem läßt sich auch durch Abstufung der elektromotorischen Kraft die Trennung der drei Halogene Chlor, Brom und Jod durchführen. Man löst die Halogensalze unter Durchleiten von Wasserstoff — zwecks Vermeidung der polarisierenden Wirkung des entstehenden Sauerstoffs — in 100 ccm normaler Schwefelsäure. Arbeitet man nun mit einer Spannung von höchstens 0,13 Volt, so scheidet sich allein das Jod ab. Man reinigt die Anode, trocknet bei 120° und wägt sie. Hierauf elektrolysiert man von neuem mit einer Spannung von 0,35 Volt. Jetzt scheidet sich nur Brom ab, das Chlor bleibt in Lösung und kann durch Titration nach den bereits beschriebenen Methoden leicht bestimmt werden. Näheres siehe bei A. Classen, Quantitative Analyse durch Elektroanalyse, Berlin 1908.

8. Spezielle Chemie. 8a) Allgemeines Verhalten des Jods. Jod besitzt zwar geringere Reaktionsfähigkeit als F, Cl und Br, zeigt aber den meisten Elementen gegenüber noch beträchtliche Affinität. Jod und Wasserstoff vereinigen sich unter Bildung von Jodwasserstoff und zwar beginnt die Einwirkung in geringem Grade bereits bei 100°. Sie erweist sich als umkehrbare Reaktion, die in allen ihren Erscheinungen den Forderungen des Massenwirkungsgesetzes vollkommen entspricht und ausführlich studiert wurde. Der Vorgang zeigt sich in hohem Maße abhängig von der Temperatur und wird durch Druck beschleunigt. Die rein thermische Reaktion ist eine bimolekulare, entsprechend der Gleichung: $H_2 + J_2 \rightleftarrows 2HJ$. Das Verhältnis, das im Gleichgewichtszustand zwischen gebildetem HJ und unverbundenem Gasgemisch besteht, stellt sich ein, gleichgültig, ob man von fertig gebildetem HJ ausgeht oder von noch unverbundenem $J_2 + H_2$-Gemisch. Die folgende Tabelle gibt für verschiedene Temperaturen die Lage des Gleichgewichts an:

Temp.	Zersetzter HJ %
290°	16,37
310°	16,69
320°	16,01
340°	17,06
350°	17,63
394°	19,57
448°	21,43
518°	23,63

Durch Platinschwamm wird die Einstellung des Gleichgewichts katalytisch beschleunigt, eine Verschiebung des Gleichgewichts findet dabei selbstverständlich nicht statt. Gegen trockenen Sauerstoff scheint Jod indifferent zu sein, dagegen wird es von feuchtem Sauerstoff unter dem Einfluß der elektrischen Entladung zu den Sauerstoffsäuren des Jods oxydiert. Offenbar wirkt hierbei Sauerstoff in Form von Ozon auf das Jod ein. Mit den übrigen Halogenen tritt das Element in Reaktion. Beim Fluor erfolgt die Vereinigung unter heftiger Wärmeentwickelung und führt zur Bildung von JF_5. Ammoniak bildet Jodstickstoff. Hydrazin wird unter N_2-Entwickelung glatt oyxdiert, Schwefelwasserstoffwasser unter Schwefel-

abscheidung zersetzt. Völlig trockener H_2S wird dagegen von Jod selbst bei 500° nicht angegriffen. Ueber die direkte Vereinigung des Jods mit Kohlenstoff ist dasselbe zu sagen wie beim Brom (siehe dieses). Metallen gegenüber verhält sich Jod ganz verschieden. Auf Natrium wirkt es selbst bei 350° nicht ein, Kalium explodiert beim Zusammenschmelzen. Auch mit Quecksilber verbindet es sich leicht, ebenso wird Gold oberhalb 50° unter Bildung von Aurojodid angegriffen. Eisen, Nickel, Uran und Aluminium vereinigen sich bei höherer Temperatur mit Jod zu den wasserfreien Jodiden. Mit Metalloiden wie Phosphor, Arsen, Antimon und Silicium reagiert es ebenfalls unter Bildung der betreffenden Jodide.

An ungesättigte organische Verbindungen, wie Acetylen und Oelsäure, lagert sich Jod leicht an, andererseits kann es auch, wie die übrigen Halogene, substituierend in das Molekül eintreten.

Ueber den blaugefärbten Körper, den Jod mit Stärke bildet, sind die Meinungen geteilt. Man faßt ihn einmal als chemische Verbindung auf, oder aber als eine wohldefinierte feste Lösung von Jod und Stärke, deren Aufnahmefähigkeit für Jod von der Konzentration der sie umgebenden Jodlösung abhängt. Die Auffassung, welche die „Jodstärke" für eine chemische Verbindung hält, erteilt ihr die Formel: $(C_{24}H_{40}O_{20}J_4)$, HJ. Danach handelt es sich um die Jodwasserstoffverbindung eines Jodadditionsproduktes mit einem Jodgehalt von ca. 18%, also um eine Säure, die auch Salze zu bilden imstande ist. Das Ba-Salz wurde in der Literatur beschrieben. Diese rein chemische Auffassung baut sich vor allem auf der Tatsache auf, daß Jod nur bei Gegenwart von HJ bezw. seinen Salzen die Blaufärbung hervorruft. Auch durch Einwirkung von Jod auf basisches Lanthanacetat oder Praseodymacetat sind ähnliche Färbungen wie bei der Stärke beobachtet worden und als feste Lösungen bezw. Adsorptionsverbindungen beschrieben worden.

Jod löst sich in Wasser mit brauner Farbe auf. Es lösen 1000 Teile H_2O:

bei	15°	25°	35°	45°	55°	
	0,2765	0,3395	0,4661	0,6474	0,9222	g Jod

Im Sonnenlichte tritt bei längerem Stehen allmählich Entfärbung unter Bildung von HJ ein. Zusatz von HJ bezw. KJ zu Jodwasser bewirkt Bildung von HJ_3 bezw. KJ_3. Beim Schütteln mit HgO wird unterjodige Säure erhalten. Ueber die Löslichkeitsverhältnisse des Jods in anderen Lösungsmitteln gibt die folgende Tabelle Aufschluß:

100 g Lösungsmittel enthalten % Jod:

Chloroform	1.8	Teile	bei	10°
Schwefelkohlenstoff	23.0	„	„	25°
Bromoform	18.95	„	„	25°
Tetrachlorkohlenstoff	3.03	„	„	25°
Nitrobenzol	5.06	„	„	16 bis 17°
Glycerin	1.233	„	„	25°

8b) **Verbindung des Jods mit Wasserstoff, Jodwasserstoff, HJ.**

α) Gasförmiger Jodwasserstoff. Er bildet sich allgemein aus Jod und wenig Wasser bei Gegenwart von reduzierenden Stoffen, wie Schwefelwasserstoff, Phosphor, Stannosalzen usw. nach dem Schema:

$$2J + H_2O + R_{(red.)} = RO + 2\,HJ.$$

Darstellungsweisen: Man leitet ein äquivalentes Gemisch von Joddampf und Wasserstoff über erhitzten Platinasbest, der sich in einem Verbrennungsrohr befindet. Hierbei setzt sich bis 86% des angewandten Jods um. Das überschüssige Halogen kann leicht kondensiert werden. Der Jodwasserstoff wird in Wasser absorbiert und kann durch Erhitzen bequem wieder gasförmig erhalten werden. Auch mittels Jod, Phosphor und Wasser kann die Synthese durchgeführt werden. Dabei empfiehlt es sich, Jod im Ueberschuß zu verwenden, da sonst Bildung von H_3PO_3 eintritt, welches leicht in der Wärme Phosphorwasserstoff bildet. Man verwendet z. B. auf 100 Teile Jod und 10 Teile H_2O, die sich in einer Retorte befinden, 5 Teile roten P, der mit 10 Teilen H_2O zu einem dünnen Brei verrührt ist, und läßt denselben vorsichtig in die Retorte tropfen.

Auch die Zersetzung von festem KJ mit geschmolzener Phosphorsäure (nicht Schwefelsäure, da hier sekundär Jod, schweflige Säure und Schwefelwasserstoff auftreten würde) führt zur Bildung von HJ.

Hat man eine konzentrierte HJ-Lösung zur Verfügung, so läßt man diese vorsichtig auf Phosphorpentoxyd tropfen, und wäscht das Gas noch durch konzentrierte CaJ_2-Lösung.

Physikalische Eigenschaften. HJ bildet ein farbloses, saures, an der Luft weiße Nebel erzeugendes Gas. Die Dampfdichte scheint bis nahe zum Siedepunkte normal zu sein. Sie beträgt unter Normalbedingungen: 4.3757, bei — 17°: 4.569, bei — 24,9° 4.619. Ueber die Dissoziation bei höheren Temperaturen siehe 8a. Ein Zerfall von HJ findet auch unter dem Einfluß des Sonnenlichtes statt, und zwar verläuft die photochemische Zersetzung unabhängig vom Druck und in der Kälte monomolekular nach HJ = H + J, in der Wärme zwischen 300 bis 500° aber bimolekular.

Die spezifische Wärme bei konstantem

Volumen ist gleich: 0.174 (Luft = 0.1684). Das Verhältnis der spezifischen Wärme bei konstantem Druck zu der bei konstantem Volumen ist gleich: 1.40. Die Bildungswärme des gasförmigen HJ bei der Siedehitze des Jods ist gleich —436 cal. (Thomsen).

β) Flüssiger Jodwasserstoff. Durch Abkühlen mit fester Kohlensäure und Aether verwandelt sich der gasförmige Jodwasserstoff unter gewöhnlichem Druck in flüssigen HJ. Er hat farbloses Aussehen, siedet bei —35.7° und erstarrt bei —52° zu einer farblosen Masse. Die kritische Temperatur liegt bei +150.7°, D^{-51}: 2.863. Er ist ein schlechter Leiter der Elektrizität, die spezifische Leitfähigkeit beträgt ca. $0{,}2 \times 10^{-6}$.

γ) Fester Jodwasserstoff. Kühlt man flüssigen HJ auf Temperaturen unterhalb 52°, so erstarrt er zu einer klaren, eisartigen Masse: Fp. —51,5°.

δ) Wässerige Jodwasserstoffsäure. Die wässerige Säure erhält man durch Einleiten der gasförmigen in Wasser. Sie bildet eine farblose, in konzentriertem Zustande rauchende Flüssigkeit von zusammenziehendem saurem Geschmack. Das spezifische Gewicht bei 15° für verschiedenen %-Gehalt an HJ zeigt folgende Tabelle:

%HJ:	5,9	18,5	30,3	39,2	47,2	51,9
D^{15}:	1,053	1,175	1,297	1,442	1,551	1,608

Die konzentrierteste Säure besitzt ein spezifisches Gewicht von 1,99 bis 2,0.

Beim Destillieren einer starken oder schwachen Säure hinterbleibt stets als Rückstand eine solche vom spezifischen Gewicht 1,70, enthaltend 57,7% HJ.

Die Jodwasserstoffsäure ist eine starke einbasische Säure und besitzt ein molekulares Leitvermögen, das dem der Salpetersäure, der Salzsäure und dem Bromwasserstoff nahezu gleichkommt. Dasselbe (μ) beträgt für 1 g Molekül in v Litern:

v	μ	v	μ
2	364	128	405
4	376	256	406
8	384	512	406
16	391	1024	404
32	397		
64	402		

Siehe auch den Artikel „Säuren, anorganische Säuren".

Ein Molekül HJ gibt, ähnlich wie HBr, jedoch verschieden von HCl, bei der Absorption durch etwa 500 Moleküle H_2O eine Wärmeentwickelung von 19207 cal. (Thomsen).

Die Neutralisationswärme von HJ und NaOH in wässeriger Lösung entspricht 13676 cal.

Von den Hydraten der Säure sind das Di-, Tri- und Tetrahydrat beschrieben worden, die der Reihe nach die Schmelzpunkte —43°, —48° und —36,5° besitzen und aus der entsprechend zusammengesetzten Jodwasserstoffsäure durch Ausfrieren in Form weißer, sandiger Kristalle erhalten werden können.

Chemisches Verhalten der Säure. Infolge der geringen Verwandtschaft zum Wasserstoff wird HJ in jeder Form, gasförmig und in wässeriger Lösung, leicht durch Sauerstoff unter Jodabscheidung zersetzt. Wässerige Lösungen färben sich daher an der Luft allmählich braun: $2HJ + \frac{1}{2}O_2 = H_2O + J_2$. Durch Licht wird diese Oxydation stark begünstigt, besonders bei Gegenwart gewisser Katalysatoren wie salpetrige Säure. Die Kinetik dieser Reaktionen wurde genau studiert. Auch Radiumstrahlen, vornehmlich γ-Strahlen, wirken in gleicher Weise. Durch Zusatz von oxydierenden Agenzien, wie Peroxyde, Nitrite, Chromate, Permanganat in saurer Lösung vollzieht sich die Reaktion noch in ganz verdünnten Lösungen in der Kälte mit großer Leichtigkeit (Unterschied von Brom). Auch Ferrisalze wirken nach dem umkehrbaren Schema:

$$Fe^{\cdot\cdot\cdot} + J' \rightleftarrows Fe^{\cdot\cdot} + J$$

in genügend großer Konzentration oxydierend. Die Oxydation durch Ozon kann analytisch zur Bestimmung des Ozongehalts ausgenutzt werden. Ebenso oxydiert Wasserstoffsuperoxyd die Säure nach der eingehend studierten Reaktion:

$$H_2O_2 + 2HJ = 2H_2O + J_2.$$

Eisensulfat und Kupfersulfat, ferner Molybdänsäure (1 milliontel Mol. im Liter wirkt hier bereits verdoppelnd auf die Geschwindigkeit) katalysieren den Vorgang stark positiv. In Salzform katalysiert Jodion entsprechend seiner Konzentration den Zerfall von H_2O_2 in H_2O und O. Die genau untersuchte Reaktion verläuft unter intermediärer Bildung von JO' (meßbar langsam) nach der Gleichung:

$$H_2O_2 + J' = H_2O + JO',$$

das dann unmeßbar schnell wieder zerfällt nach:

$$JO' + H_2O_2 = H_2O + J' + O_2.$$

Chlor und Brom zersetzen HJ, infolge ihres höheren Lösungsdruckes, unter Bildung von HCl bezw. HBr und freiem Jod.

Mit Basen vereinigt sich HJ zu den Jodiden, den jodwasserstoffsauren Salzen. Auch die meisten Metalle werden von der Säure unter Wasserstoffentwickelung zu den betreffenden Jodiden gelöst. Mit flüssigem Jodwasserstoff konnte ein Umsatz in diesem Sinne mit folgenden Metallen erzielt werden: Ag, Hg, Cu, Sn, Fe, Cl, K, Na.

Die Jodide sind zum Teil prächtig gefärbte Salze. Ihre Löslichkeitsverhältnisse sind denen des Chlors und Broms bis auf wenige Ausnahmen analog. Zum Unterschied

von diesen ist das scharlachrote Mercurijodid und das braunschwarze Palladiumjodür in Wasser unlöslich.

8c) Verbindungen des Jods mit Sauerstoff. — Unterjodige Säure, HOJ. Diese Säure ist nur in verdünnten Lösungen und in Form ihrer Salze bekannt. Die einfache Darstellungsweise, Schütteln von Jodwasser mit HgO versagt auch hier, wie beim Chlor und Brom, nicht, nur sind die Ausbeuten an unterjodiger Säure wegen ihrer großen Unbeständigkeit viel schlechter. Es hat sich gezeigt, daß man am vorteilhaftesten arbeitet, wenn man gefälltes Jod in großem Ueberschuß zum angewandten Wasser verwendet, ferner den Umsatz mit HgO und das folgende Filtrieren mit großer Schnelligkeit ausführt. Es ist dann möglich, in das Filtrat 90 bis 95% vom angewandten Jod in Form von HOJ und nur 5 bis 10% als HJO_3 zu bekommen. Auch durch Hydrolyse des Triazojodids, N_3J, bildet sich HOJ nach der Gleichung:

$$N_3J + H_2O = JOH + N_3H.$$

Ferner findet bei allen Oxydationen des HJ durch Chlor, Brom, Ozon usw., welche zur Jodsäure führen, primäre Bildung von unterjodiger Säure statt.

Die Lösung der freien Säure ist meist grünlichgelb bis braun gefärbt und besitzt einen deutlichen Geruch nach Jodoform und Jod. Sie ist eine äußerst schwache Säure, wohl sicher schwächer als HOCl und HOBr, wie sich aus der besonders starken hydrolytischen Spaltung ihrer Salze schließen läßt. Ihre große Unbeständigkeit kann man wahrscheinlich dem Umstand zuschreiben, daß der Uebergang in Jodsäure, der sich auch hier wohl zweifellos nach dem Schema:

$$2HOJ + JO' \rightarrow JO_3' + 2J' + 2H^{\cdot}$$

vollzieht, mit noch viel größerer Geschwindigkeit verläuft als bei der unterbromigen Säure, wo die Bromatbildung die Chloratbildung bei 25° bereits um das 100fache übertraf.

Dieselbe Unbeständigkeit haftet auch den Salzen, den Hypojoditen, an, die aus Jod und Alkali hergestellt werden können. Bei der Wechselwirkung zwischen Jod und OH'-Ion nimmt man, wie beim Chlor und Brom, die beiden Gleichgewichte an:

$$J_2 + OH' \rightleftarrows HOJ + J' \quad \text{und}$$
$$HOJ + OH' \rightleftarrows JO' + H_2O,$$

wobei unter Anwendung äquivalenter Mengen beträchtliche Mengen freien Jods und Alkalis nebeneinander bestehen bleiben. Erst bei großem Ueberschuß von Alkali wird die Hydrolyse stark zurückgedrängt, ohne jedoch vollständig zu verschwinden. Auch hier tritt daher wegen der Existenz von JOH neben JO' nach dem oben angegebenen Schema mit bestimmter Geschwindigkeit Bildung von Jodat auf. Bei der elektrolytischen Darstellung liegen die Verhältnisse nicht viel anders. Man elektrolysiert in stark alkalischer Lösung, ohne indes über eine bestimmte Hypojoditkonzentration hinwegzukommen, wo der rein chemische Umsatz in Jodat mit derselben Geschwindigkeit verläuft wie die elektrolytische Neubildung von Hypojodit.

Andere Bildungsweisen sind z. B. die Zersetzung von Triazojodid mittels NaOH.

Die Hypojodite bläuen Stärkekleister infolge ihres steten Gehalts an freiem Jod und besitzen wie die freie Säure starkes Oxydationsvermögen.

Jodtrioxyd, J_2O_3, vielleicht als das Anhydrid der jodigen Säure aufzufassen, soll sich bei der Einwirkung von Ozon auf Jod als hellgelbes, sehr hygroskopisches Pulver bilden, das leicht in Jod und Jodsäure zerfällt.

Jodige Säure, HJO_2. Sie ist bisher weder in Salzform, noch in freiem Zustande isoliert worden. Die vorübergehende Bildung von HJO_2 kann man vielleicht bei der ausführlich untersuchten Reaktion zwischen HJO_3 und SO_2 annehmen, die offenbar stufenweise nach den Gleichungen verläuft:

$$SO_2 + HJO_3 = SO_3 + HJO_2$$
$$SO_2 + HJO_2 = SO_3 + HOJ$$
$$SO_2 + HOJ = SO_3 + HJ.$$

Jodtetroxyd, J_2O_4. Es entsteht beim Behandeln von fein verteiltem Jod mit konzentriertester Salpetersäure (D = 1,50) als schwefelgelbes Pulver, das in Wasser und Alkohol unlöslich ist.

Eine kristallinische sehr hygroskopische Verbindung der Zusammensetzung HJ_7O_3 wurde bei der Einwirkung von Jod auf wasserfreie Perchlorsäure erhalten. Beim Erhitzen gibt die Säure wieder Jod ab und es hinterbleibt J_2O_5.

Jodpentoxyd, Jodsäureanhydrid, J_2O_5. Es bildet sich beim Erhitzen von Jodsäure auf 180°. Auch mit Schwefelsäure erhitzt, verliert die Jodsäure ein Molekül Wasser. Ferner zerfällt die Ueberjodsäure bei 110° bereits unter Atmosphärendruck hauptsächlich unter Bildung von J_2O_5 (nicht J_2O_7). J_2O_5 stellt ein weißes, in Wasser leicht lösliches Pulver vor, das im Geruch an Jod erinnert. Es besitzt stark oxydierende Eigenschaften. Ammoniak, Schwefelwasserstoff, schweflige Säure, Kohlenoxyd, Aethylen usw. werden zum Teil unter äußerst heftigen Reaktionserscheinungen oxydiert.

Beim Erhitzen von HJO_3 auf 110° erhält man eine einheitlich kristallisierte Verbindung der Zusammensetzung $HJ_3O_8 = (HJO_3 . J_2O_5)$, die erst beim weiteren Erhitzen auf 190 bis 200° in J_2O_5 übergeht.

Jodsäure, HJO_3. Die Bildung des JO_3'-Ions wurde bereits erwähnt. Es

bildet sich auf chemischem Wege sekundär aus JO′-Ion nach dem Schema:

$$2JOH + JO' \rightarrow JO_3 + 2J' + 2H^{\cdot},$$

also bei der Einwirkung von unterjodiger Säure auf ihre Salze. Ferner entsteht es bei der Einwirkung von Jod auf ClO_3-Ion:

$$2ClO_3' + J_2 = 2JO_3' + Cl_2.$$

Auch halbstündiges Kochen von feingepulvertem Jod mit dem 10fachen Gewicht rauchender Salpetersäure gibt in fast theoretischer Ausbeute Jodsäure.

Darstellung der freien Säure. Die freie Säure stellt man sich am bequemsten aus ihren Salzen durch Zersetzung mit Schwefelsäure her. Man erhitzt z. B. eine Lösung von $NaJO_3$ mit überschüssiger Schwefelsäure $^1/_4$ Stunde bis zum beginnenden Sieden, kühlt ab, filtriert die Mutterlauge von der ausgeschiedenen Jodsäure und wäscht mit sehr wenig Wasser aus. Man erhält auf diese Weise schöne rhombische Kristalle der festen Säure. Sie ist leicht löslich in Wasser, unlöslich in absolutem Alkohol, Aether, Schwefelkohlenstoff und Chloroform. Die gesättigte wässerige Lösung enthält bei 0° 74,1%, bei 60° 80%, bei 85° 83,0%, bei 101° 85,2% HJO_3.

Die molekuläre Leitfähigkeit (μ) für 1 g Molekül in v Litern beträgt:

v	μ	v	μ
2	193	64	349
4	229	128	364
8	268	256	371
16	301	512	376
32	327	1024	377

Die Werte sind niedriger als die der Jodwasserstoffsäure und der Bromsäure. Die Molekulargewichtsbestimmungen durch Gefrierpunktserniedrigung ergaben bei zunehmender Verdünnung der Säure den normalen Wert für das vollständig dissoziierte Einzelmolekül, während bei höheren Konzentrationen offenbar infolge Polymerisation der Säure anomale Werte gefunden wurden. Die Bildungswärme einer wässerigen Säure (J, O_3, H, aq.) beträgt 55797 cal, diejenige der Säure selbst (J, O_3, H) 57963 cal.

Chemisches Verhalten der freien Säure. Für sich oder mit Schwefelsäure erhitzt, zerfällt HJO_3 in das Anhydrid J_2O_5 und H_2O. Chlor und Brom wirken auf HJO_3 nicht ein. Die Umsetzung mit SO_2 wurde schon erwähnt (s. bei jodiger Säure). Ebenso werden andere reduzierende Stoffe leicht oxydiert. Mit HJ stellt sich ein Gleichgewicht ein entsprechend der Gleichung:

$$HJO_3 + 5HJ \rightleftarrows 3J_2 + 3H_2O.$$

Dasselbe ist in saurer Lösung vollständig nach rechts verschoben, in alkalischer nach links. Mit Metallhydroxyden und Karbonaten bildet die Jodsäure Salze, die Jodate, die sich in der Natur im Chilesalpeter finden. Dieselben besitzen normale Zusammensetzung, doch kennt man von den Alkalien auch saure Salze, die Bijodate, die man entweder als molekulare Verbindungen oder aber nach anderen Auffassungen auch als Salze bestimmt zusammengesetzter Jodsäuren betrachten kann. Während den normalen Jodaten bei der Annahme 5wertigen Jods die Konstitution

$$MeO - J\begin{matrix}\nearrow O \\ \searrow O\end{matrix}$$

zukommt, ist für die Bijodate die Formel

$$MeO.J\begin{matrix}\nearrow O \\ - O \\ \searrow O\end{matrix}\;O \rightleftharpoons J.OH$$

aufgestellt worden.

Die Jodate, z. B. das Kaliumjodat, gewinnt man einfach durch Erhitzen von Jod mit Kalilauge oder durch Elektrolyse ca. 0,5-n. alkalischer Jodidlösung, die auf 15 bis 25 g KJ 0,2 g K_2CrO_4 in 100 ccm Flüssigkeit enthält. Als Anode benutzt man ein glattes Platinblech und arbeitet mit einer Stromdichte von 0,01 Amp./qcm. Die Jodate sind im allgemeinen gut kristallisierte Salze, die mit Ausnahme der Alkaliverbindungen in Wasser schwer löslich sind.

Beim Erhitzen der Jodate entweicht Sauerstoff, mitunter auch Jod, und es hinterbleibt je nach dem Salz, das zersetzt wurde, Jodid (beim K-Salz), ein Gemenge von Jodid und Oxyd (beim Na-Salz) oder Perjodat (beim Ba-Salz).

Perjodsäureanhydrid, J_2O_7. Dieses Oxyd kann nicht durch Entwässern von Perjodsäure hergestellt werden. Dabei bildet sich stets J_2O_5 und O_2, doch entsteht es vielleicht aus Cl_2O_7 und Jod. Ausführlich untersucht wurde dagegen die sich von diesem Oxyd ableitende Perjodsäure.

Perjodsäure, Ueberjodsäure, H_5JO_6, $HJO_4 . 2H_2O$. Sie findet sich in der Natur als Natriumsalz im Chilesalpeter und kann aus ihren Salzen durch Säuren in Freiheit gesetzt und abgeschieden werden. Man geht dabei zweckmäßig vom Na-Salz aus und löst dieses in möglichst wenig warmer HNO_3. Aus der Lösung fällt mit $Pb(NO_3)_2$ schwer lösliches Bleiperjodat, das möglichst schnell gewaschen und in Wasser fein verteilt wird. Durch Digestion mit etwas weniger als der berechneten Menge H_2SO_4 findet größtenteils Umsatz in $PbSO_4$ und freie Perjodsäure statt, die nach dem Abgießen vom $PbSO_4$ beim vorsichtigen Eindampfen schön kristallisiert (monoklin?) erhalten werden kann. Viel einfacher als das umständliche chemische Verfahren führt das elektrolytische zum Ziel. Man elektrolysiert bei 12 bis 13° in dem durch ein Tondiaphragma getrennten Anodenraum

eine 50% HJO_3-Lösung unter Verwendung von PbO_2-Anoden mit einer Stromdichte von D_A = ca. 0,28 Amp./qcm. Im Kathodenraum befindet sich verdünnte Schwefelsäure. Die Bildung von $HJO_4 . 2H_2O$, die beim Eindampfen auskristallisiert, findet in quantitativer Material- und guter Stromausbeute statt.

Die Perjodsäure schmilzt bei ca. 133° und ist in Wasser leicht löslich, weniger in Alkohol und noch weniger in Aether.

Das spezifische Gewicht bei 17° geht aus folgender Tabelle hervor:

Zusammensetzung der Lösung	d^{17}
$H_5JO_6 + 20 H_2O$	1,4008
,, + 40 ,,	1,2165
,, + 80 ,,	1,1121
,, + 160 ,,	1,0570
,, + 320 ,,	1,0288

Die molekulare Leitfähigkeit (μ) für 1 g-Mol. in v Liter beträgt:

v	μ	v	μ
4	108	128	312
8	139	256	348
16	179	512	374
32	223	1024	387
64	270		

Ein Vergleich mit den Zahlen für Jodsäure, wo bei v = 128 bereits nahezu vollständige Dissoziation eingetreten ist, zeigt deutlich, daß die Perjodsäure viel schwächer als die Jodsäure ist, es liegen hier also umgekehrte Verhältnisse wie zwischen der Chlorsäure und der Perchlorsäure (s. diese) vor. Die Bildungswärme (J, O_6, H_5) beträgt + 185780 cal, die Lösungswärme H_5JO_6, aq.: —1380 cal, die Neutralisationswärme (JO_6H_5 aq., KOH aq.): + 5150 cal., (JO_6H_5 aq., 2KOH aq.): 26590 cal.

Ueber die Basizität der Perjodsäure sind die Meinungen geteilt. Bei der Titration mit NaOH zeigt sie sich nur in Gegenwart von Methylorange einbasisch; bei Phenolphtalein, Lackmus, Rosolsäure und anderen Indikatoren tritt allmählich Farbenumschlag ein. Elektrometrisch titriert ist sie deutlich ein- und zweibasisch. Ebenso weisen die Leitfähigkeitswerte, die kalorimetrischen Messungen der Neutralisationswärme, wie auch die rein chemischen Untersuchungen, namentlich die Salzbildung mit schwachen Basen, z. B. mit Silber, und die komplexen Wolframperjodate, deutlich auf die mehrbasische Natur der Säure hin.

Die verschiedenen existenzfähigen Jodsäuren bezw. deren Salze gibt vielleicht am besten die Rammelsbergsche Auffassung wieder, nach welcher die folgenden Typen in Betracht kommen.

Normale Perjodate	$M^I JO_4$	(M^I_2O, J_2O_7)
Halb ,,	$M^I_4 J_2O_9$	$(2M^I_2O, J_2O_7)$
Drittel ,,	$M^I_3 JO_5$	$(3M^I_2O, J_2O_7)$
Viertel ,,	$M^I_8 J_2O_{11}$	$(4M^I_2O, J_2O_7)$
Fünftel ,,	$M^I_5 JO_6$	$(5M^I_2O, J_2O_7)$
Sechstel ,,	$M^I_{12} J_2O_{13}$	$(6M^I_2O, J_2O_7)$

Durch 20- bis 25stündiges Erhitzen der kristallisierten Säure H_5JO_6 im Vakuum auf 100° unter 10 mm Druck erhält man die normale Säure HJO_4, bei 138° tritt unter gleichen Bedingungen starke Bildung von J_2O_5 auf. Auch bei gewöhnlichem Druck beginnt der Uebergang in J_2O_5 bereits bei 110°.

Die Perjodsäure äußert ihr Oxydationsvermögen in sehr energischer Weise. SO_2, H_2S, HCl, HJ, P usw. werden momentan oxydiert. Metalle wie Zn, Fe, Cu, Hg, Mn usw. werden in Oxyde und Jodate verwandelt. Zu den Salzen der Perjodsäuren, den **Perjodaten**, kann man auf verschiedenen Wegen gelangen. Abgesehen von der Einwirkung von Metallhydroxyden, Oxyden und Karbonaten auf die freie Säure, führt die Einwirkung von Jod auf Superoxyde zum Ziel. BaO_2 und Jod, zunächst vorsichtig, später stärker erhitzt, geben beim Auflösen in Wasser das Baryumsalz, $Ba_5(JO_6)_2$. Aus Na_2O_2 und Jod entsteht das in H_2O schwer lösliche Salz $Na_2H_3JO_6$.

Auch für die Darstellung der Perjodate zeigt sich die elektrolytische Darstellungsweise als sehr geeignet. Man elektrolysiert eine 1-n alkalische Lösung von 30 g KJO_3 im Liter in Gegenwart von etwas Chromat bei ca. 10° mit einer mittleren Stromdichte D_A = 0,01 Amp./qcm unter Verwendung einer glatten Platinanode. Es findet dabei gleichzeitige Sauerstoffentbindung statt, da das Potential der Perjodatbildung höher als das der Sauerstoffentladung liegt. Wahrscheinlich erfolgt die Bildung gemäß dem Schema:

$$JO_3' + 2OH' + 2(+) = JO_4' + H_2O.$$

Beim Eindampfen des alkalischen Elektrolyten kristallisiert das leicht lösliche basische Kaliumperjodat, $K_4J_2O_9 . 9H_2O$, beim Neutralisieren des Elektrolyten mit Schwefelsäure dagegen fällt das sehr schwer lösliche normale Perjodat KJO_4 in Form eines feinen Kristallmehls aus. Weiter erhält man beim Elektrolysieren einer alkalischen **Natriumjodatlösung** bereits während der Elektrolyse das schwer lösliche basische Perjodat $4Na_3JO_5 . 5H_2O$.

Die Perjodate geben beim Erhitzen verschieden leicht, je nach der Base, die dem Salz zugrunde liegt, Sauerstoff ab und verwandeln sich in Jodate, die dann nach Art der Jodate (s. diese) weiter zerfallen.

8d) **Verbindungen des Jods mit Stickstoff.** In diese Gruppe gehören das Triazojodid und die sogenannten Jodstickstoffe. Sie alle stellen ihrer großen Explosivität wegen äußerst gefährliche Körper vor.

Triazojodid, N_3J. Als Jodid der Stickstoffwasserstoffsäure bildet es sich beim vorsichtigen Umsatz von Silberazid und Jod in ätherischer Lösung als schwach gelbliches, in reinem Zustande vielleicht farbloses Produkt:

$$N_3Ag + J_2 = N_3J + AgJ.$$

Mit Kalilauge entsteht wie beim N_3Cl nicht Triazohydrat, sondern primär Hypojodit, das sich rasch in Jodat umwandelt.

Jodstickstoffe, $NH_3.NJ_3$, NHJ_2 und NJ_3. Unter dieser Bezeichnung versteht man die verschiedenen braunschwarzen bis schwarzen Verbindungen, die bei der Einwirkung von Jod auf Ammoniak entstehen. Man kann zu ihrer Darstellung verschiedentlich verfahren. Entweder setzt man absolut alkoholische Lösungen von NH_3 und J miteinander in Reaktion und wäscht das entstandene Produkt mit absolutem Alkohol aus, oder man verwendet wässerige alkoholische Jodlösungen und setzt konzentriertes wässeriges Ammoniak hinzu. Auch aus in Königswasser gelöstem Jod und Ammoniak bildet sich Jodstickstoff. In allen diesen Fällen erhält man amorphe Produkte. In schön ausgebildeten Kristallen erhält man die Verbindungen, wenn man Ammoniak zu einer 0,02-n KOJ-Lösung setzt. Für die Bildungsweise des Jodstickstoffs sind verschiedene Erklärungen gegeben worden. Die einfachste ist die, wonach primär, analog der Bildung von Alkalihypojodit, das Ammoniumhypojodit entsteht, welches dann weiter zerfällt nach:

$$3NH_4.OJ = NH_3.NJ_3 + 3H_2O + NH_3.$$

Nun sind jedoch auch Jodstickstoffe der Zusammensetzung NHJ_2 und NJ_3 beschrieben worden. Man kommt daher den Tatsachen wohl am nächsten, wenn man von der Ueberlegung ausgeht, daß Ammoniak zunächst mit H_2O und J nach der umkehrbaren Gleichung

$$NH_3 + H_2O + J_2 \rightleftarrows NH_4J + HOJ$$

reagiert. Die unterjodige Säure kann nun mit NH_3 in folgenden Molekularverhältnissen in Wechselwirkung treten:

$$2NH_3 + 3HOJ = NH_3.NJ_3 + 3H_2O$$
$$NH_3 + 2HOJ = NHJ_2 + 2H_2O$$
$$NH_3 + 3HOJ = NJ_3 + 3H_2O,$$

alles Reaktionen, die durch besondere Gleichgewichtszustände festgelegt sind. Die Jodstickstoffe kann man vielleicht für Amide der unterjodigen Säure halten und ihnen die folgende Nomenklatur beilegen: $NH_3.NJ_3$ = Sesquijodylamid; NHJ_2 = Dijodylamid; NJ_3 = Trijodylamid. Für diese Auffassung spricht vor allem die Hydrolyse der Jodstickstoffe durch Salzsäure, die nach dem Schema vor sich geht:

$$NJ_3 + 3H_2O = NH_3 + 3HOJ;$$
$$3HOJ + 3HCl = 3H_2O + 3JCl.$$

Die Unbeständigkeit der Jodstickstoffe ist derart groß, daß bereits beim Trocknen an kalter Luft heftige Explosionen eintreten können. Durch Wärme, Stoß oder Schlag tritt augenblickliche Zersetzung ein. Ebenso wirkt das Licht. Jodstickstoff zersetzt sich momentan bei Belichtung mit brennendem Magnesium, durch Drummondsches Kalklicht erfolgt die Zersetzung erst nach einigen Minuten. In Ammoniak suspendierter Jodstickstoff zerfällt auf photochemischem Wege hauptsächlich nach der Gleichung

$$NH_3.NJ_3 = N_2 + 3HJ.$$

Besonders wirksam ist das langwellige Licht. Das Maximum der Zersetzungsgeschwindigkeit liegt im Rot, doch tritt im Blau noch ein sekundäres Maximum auf.

Eine andere Reihe von Jodstickstoffen, die sogenannten Jodstickstoffammoniake, wurden aus flüssigem Ammoniak und Jod hergestellt. Noch bei — 80° findet Bildung von Jodstickstoffammoniak statt. Je nach der Temperatur enthalten die entstandenen Produkte verschiedene Mengen Kristallammoniak. Isoliert wurden die Verbindungen.

$NJ_3.12NH_3$. Dasselbe bildet sich bei — 60° in Form grünlich schillernder, braunroter Blättchen.

$NJ_3.3NH_3$. Dieses Produkt kristallisiert bei ca. 0° in grünen Kristallen und geht bei —30° im Vakuum über in die Verbindung:

$NJ_3.2NH_3$, die aus gelben Kristallen besteht.

$NJ_3.NH_3$. Es entsteht aus der vorigen Substanz in feinen violetten Nadeln, wenn man sie einige Zeitlang im Vakuum bei 0° beläßt. Während die letztere Substanz auch in der Kälte explosive Eigenschaften besitzt, sind die ersteren drei bei niederer Temperatur nicht explosiv.

8e) Verbindungen des Jods mit Schwefel und mit Selen. Die in der älteren Literatur angeführten Schwefel- bezw. Selenjodide, die sich beim einfachen Zusammenschmelzen der Komponenten bilden sollen, stellen wahrscheinlich nur Lösungen der Elemente ineinander (Mischkristalle) vor. Die genaue Untersuchung der Schmelzpunkts- und Erstarrungsdiagramme der Systeme Jod-Schwefel und Jod-Selen spricht jedenfalls in keiner Weise für die Existenz von chemischen Verbindungen. Das Eutektikum der J-S-Mischung liegt bei einem S-Mol.-%-Gehalt von 81,3 und schmilzt bei 65,7°, das Eutektikum des Systems J-Se besitzt den Fp. 58° und entspricht fast genau der Verbindung Se_2J_2.

Die Jodide der schwefligen- bezw. der Schwefelsäure, ferner die Jodsulfonsäure scheinen nicht zu existieren.

8f) Verbindungen des Jods mit Fluor. — Jodpentafluorid, JF_5. Dieses Fluorid bildet sich bei der Einwirkung von Fluorgas auf Jod unter Wärmeentwickelung.

Es bildet eine farblose Flüssigkeit, die bei $+8^0$ zu einer kampferartigen Masse erstarrt und bei 97° ohne Zersetzung siedet.

8g) Verbindungen des Jods mit Chlor. Von dieser Gruppe existieren mit Sicherheit nur das Jodmonochlorid und das Jodtrichlorid, während die höheren Chlorierungsstufen, das Jodtetra- und Jodpentachlorid, zwar beschrieben, aber wohl kaum wirklich erhalten wurden.

Jodmonochlorid. Leitet man trockenes Chlorgas über Jod, bis die Masse flüssig geworden, so hat man in der rotbraunen Schmelze vorwiegend das Jodmonochlorid. In geschmolzenem Zustande ist $D^{16} = 3.2856$, der Sdp. liegt bei 101°, wobei teilweise Zersetzung eintritt. Kühlt man die Dämpfe plötzlich ab, so erhält man das sogenannte α-Jodmonochlorid in Form von langen, rubinroten Nadeln, die bei 27.16° schmelzen. Eine andere, labile Modifikation, das β-Jodmonochlorid, entsteht, wenn die Kristallisation zwischen +5 und —10° vor sich geht. Man erhält sodann braunrote Lamellen vom Fp. 13.92°, die allmählich wieder in die α-Form übergehen. Zwischen —10° und 0° ist das β-Chlorid am beständigsten. Das Molekulargewicht beider Formen ist wahrscheinlich das gleiche, nämlich JCl. Auch die Schmelze beider Modifikationen ist völlig identisch. Das α- und β-Chlorid sind monotrope Modifikationen.

JCl sinkt in Wasser als Oel zu Boden, es setzt sich mit KOH nach der Gleichung um: $JCl + 2KOH = JOK + H_2O + KCl$.

Spezifische Wärme von α-JCl: 0.083.

Spezifische Wärme von β-JCl: 0.102.

Molekulare Schmelzwärme von α-JCl: —2658 cal.

Molekulare Schmelzwärme von β-JCl: —2267 cal.

Bildungswärme: J (fest) + Cl (Gas) = JCl (fest) + 6700 cal.

Bildungswärme: J (Gas) + Cl (Gas) = JCl (fest) + 12100 cal.

Jodtrichlorid, JCl_3. Diese Verbindung bildet sich aus Jod oder JCl und überschüssigem Chlor in Form pomeranzengelber langer Nadeln, die an der Luft infolge der äußerst beträchtlichen Dissoziation in JCl und Cl_2 bereits bei ca. 25° (Fp. von JCl: 27,6°) erweichen. In Chlorgas schmilzt es nicht, sondern dissoziiert bei einem Druck von 1 Atmosphäre bei 67° in JCl und Cl_2, um sich bei 60° bereits wieder zu JCl_3 zu vereinigen. Es löst sich in vielen organischen Lösungsmitteln und scheint nach den vorliegenden Molekulargewichtsbestimmungen auch hier stark dissoziiert zu sein. So in Eisessig, vielleicht nach: $J_2 + 3Cl_2$ oder $JCl + Cl_2$, in $POCl_3$ nach $JCl_2 + Cl$. In Phosgen ist das Molekulargewicht normal. Dagegen scheint wieder in flüssigem SO_2, in $AsCl_3$ und SO_2Cl_2 Dissoziation vorzuliegen, wie Leitfähigkeitsbestimmungen bei verschiedenen Verdünnungen ergeben. In Wasser ist JCl_3 sehr schwer löslich, es zerfällt mit ihm bald in Cl_2 und JCl.

Bildungswärme: J (fest) + Cl_3 (Gas) = JCl_3 (fest) + 16300 cal.

Bildungswärme: J (Gas) + Cl_3 (Gas) = JCl_3 (fest) + 21700 cal.

Die Jodchloride finden ihrer antiseptischen Wirkung wegen medizinische Verwendung.

8h) Verbindungen des Jods mit Brom. Als einzige Verbindung dieser Reihe existiert JBr, erhältlich durch Zusammenschmelzen berechneter Mengen Jod und Brom. Es bildet eine kristallisierte Substanz von der Farbe des Jods mit dem Fp. 36° und sublimiert in farrenkrautähnlichen Kristallaggregaten. Bei der Destillation findet teilweise Zersetzung statt. $D^{50} = 3.7343$.

Bildungswärme: J (fest) + Br (fl.) = JBr (fest) + 2470 cal.

Bildungswärme: J (fest) + Br (fest) = JBr (fest) + 2340 cal.

9. Spektralchemie Jod gibt in einer Geißlerschen Röhre in der Wärme bei größerer Verdünnung ein Linienspektrum, bei niederer Temperatur ein Bandenspektrum.

Im Funkenspektrum hat man die folgenden Linien:

orangegelb:	625,8, 621,1, 612,6, 607,9, **595,3**.
gelb:	579,1, 577,4, 576,1.
gelbgrün:	**573,9**, **571,2**, 568,9, 567,4, 562,5.
grün:	**549,5**, **546,2**, **543,4**, **540,4**, **534,5**, **533,7**, 524,4, **516,3**, 501,6.
blau:	486,6, 467,8, 466,9, 463,4.

Die halbfett gedruckten Ziffern deuten besonders charakteristische Linien an.

Joddampf gibt ein Absorptionsspektrum, bestehend aus zahlreichen Linien. Namentlich wird Grün absorbiert, in dickeren Schichten auch Orange und Gelb, während andererseits violettes Licht durch dicke Schichten hindurchgeht.

Alkoholische Jodlösung zeigt selektive Absorption bei 215 μ; im langwelligen Ultraviolett beginnt kontinuierliche Absorption.

Literatur. *Gmelin-Kraut, Handbuch der organischen Chemie, Bd. I, Abt. 2. Heidelberg 1909.*

F. Sommer.

e) Mangan.

Mn. Atomgewicht: 54.93.

1. Atomgewicht. 2. Vorkommen. 3. Geschichte. 4. Darstellung und Verwendung. 5. Formarten und physikalische Konstanten. 6. Valenz und Elektrochemie. 7. Analytische Chemie.

8. Spezielle Chemie. 9. Thermochemie. 10. Spektralchemie. 11. Kolloidchemie.

1. Atomgewicht. Das Atomgewicht des Mangans beträgt nach der internationalen Atomgewichtstabelle 54,93.

2. Vorkommen. Das Mangan kommt in der Natur weit verbreitet in Oxydform vor. Das wichtigste Manganmineral ist der Pyrolusit, MnO_2, gewöhnlich Braunstein genannt, ferner findet sich das Element als Braunit, Mn_2O_3, Hausmannit, Mn_3O_4, und als Manganspat, $MnCO_3$, für welche als Fundort hauptsächlich Transkaukasien in Betracht kommt. Im Meteoreisen ist Mangan in geringen Mengen vorhanden, wie es überhaupt ein fast ständiger Begleiter des Eisens in seinen Mineralien ist. Eine Zusammenstellung der äußerst zahlreichen natürlich vorkommenden Manganverbindungen findet sich bei Groth, Tabellarische Uebersicht der Mineralien, IV. Auflage 1898.

Auch in vielen Mineralwässern, im Meerwasser, ferner in Pflanzenaschen und im tierischen Organismus hat man, wenn auch in geringen Mengen, das Element nachweisen können.

An dem Aufbau der Erdrinde nimmt es nach Clarke mit 0.08% Anteil.

3. Geschichte. In Form von Braunstein wurde das Mangan schon in alten Zeiten bei der Glasfabrikation zur Entfärbung der Gläser benutzt, allerdings glaubte man lange, es mit einem Eisenerz zu tun zu haben. Erst die Untersuchungen von Scheele und Bergmann (1774) stellten einwandsfrei fest, daß dem MnO_2 ein eigentümliches Metall zugrunde liege. Im Jahre 1807 isolierte Gahn als erster das neue Element.

4. Darstellung und Verwendung. Industriell wird das Mangan allgemein nach dem aluminothermischen Verfahren von Goldschmidt hergestellt. Eine Mischung äquivalenter Mengen von Mn_3O_4 mit Aluminiumgries wird durch eine Zündkirsche in Reaktion gesetzt und nach dem Erkalten ein sehr reiner Manganregulus unter einer Decke von kristallisiertem Korund gewonnen.

Andere weniger bequeme Darstellungsweisen sind die Destillation von Manganamalgam, das durch Elektrolyse konzentrierter gekühlter Mangan(II)chloridlösungen bei Anwendung einer Quecksilberkathode erhalten werden kann, ferner die Reduktion einer mit Kaliumchlorid versetzten Mangan(II)chloridschmelze mittels Magnesium. Das unter Verwendung des elektrischen Ofens durch Reduktion eines Gemisches von Mangan(II)oxyd und Kohle gewonnene Metall ist meistens durch Carbid stark verunreinigt.

Reines Mangan wird industriell nicht verwertet, dagegen spielen Legierungen mit Eisen in der Metallurgie bei den Spezialstählen eine große Rolle. Ein Zusatz von 6 bis 12% Mangan liefert einen zähen, harten Stahl von außerordentlicher Festigkeit und findet Verwendung zur Fabrikation von Schienen, Achsen, Geldschränken, Zerkleinerungsmaschinen usw. Die Wirkung des Manganzusatzes ist leicht zu verstehen, wenn man bedenkt, daß Mangancarbid, Mn_3C, im Gegensatz zum Eisencarbid ein äußerst stabiler Körper ist. Da beide Carbide in festem Zustande isomorphe Mischungen bilden, so tritt hier die allgemeine Erscheinung in Kraft, daß die Eigenschaften derartiger Mischungen sich aus den Komponenten additiv zusammensetzen. Die Beständigkeit des Mn_3C teilt sich also dem sonst labilen Fe_3C mit, d. h. Abscheidung von Kohlenstoff, die Bedingung für die Bildung von weichem Eisen beim Abkühlen der Eisenschmelze, tritt nicht oder nur in geringem Maße ein.

In Legierung mit Kupfer und Nickel (84% Cu, 12% Mn, 4% Ni) findet Mangan Verwendung zur Herstellung von Widerstandsdraht („Manganin"), der einen außerordentlich kleinen Temperaturkoeffizienten besitzt. Seine elektrische Leitfähigkeit bei verschiedenen Temperaturen zeigt die folgende Tabelle:

Temperatur	Leitfähigkeit
— 200.5°	2.21×10^4
— 100.6°	2.11×10^4
0°	2.10×10^4
+ 93.0°	2.10×10^4

Ueber die Verwendung des Braunsteins zur Chorfabrikation siehe oben den Artikel „Chlor".

5. Physikalische Eigenschaften und Konstanten. Reines Mangan, wie es nach dem Goldschmidtschen Verfahren gewonnen wird, besitzt das Aussehen von weißem Roheisen mit einem rötlichen Schimmer. Es ist metallglänzend, sehr politurfähig und von beträchtlicher Härte. Dieselbe besitzt im Rydbergschen System den Wert: 5,0. Das Metall ist außerordentlich spröde und läßt sich im Stahlmörser pulvern. Das spezifische Gewicht ist von der Art der Darstellung abhängig. Die Literaturangaben schwanken beträchtlich, die Werte variieren zwischen 7,2 und 8. Für geschmolzenes Metall wurde der Wert $d\frac{15}{4} = 7.376$ gefunden. Auch die Schmelzpunktsangaben differieren stark. Der wahrscheinlichste Wert liegt bei 1245° (der Nickelschmelzpunkt zu 1484° angenommen). Das angewandte Metall war 99.4-prozentig. Die spezifische Wärme beträgt bei 0° 0.1072, bei 100° 0.1143, bei 190 bis 200° 0.1214, bei 300° 0.1309, bei 500° 0.1652.

Reines Mangan ist völlig unmagnetisch, es zeigt sich jedoch die eigentümliche Er-

scheinung, daß Legierungen desselben resp. des Mangankupfers mit den ebenfalls unmagnetischen Elementen Al, Sn, As, Sb, Bi und Bor, falls sie einen Mindestgehalt von 9% Mn und 3% der genannten Elemente enthalten, stark ferromagnetisch sind. Es sind dies die sogenannten Heuslerschen Legierungen, bei denen der magnetische Charakter an das Vorhandensein von Mangan geknüpft ist. Von diesen Legierungen zeigen die Aluminium-Manganbronzen den bei weitem stärksten Magnetismus. Von den für dieses Phänomen gegebenen Erklärungen sei hier nur die Heuslersche angeführt, die der Entdecker speziell im Anschluß an seine eingehenden Untersuchungen der bereits erwähnten Aluminium-Manganbronzen gibt. Er nimmt an, daß Mangan mit den betreffenden Metallen Verbindungen eingeht, denen konstitutionell der Ferromagnetismus zukommt. Zum Beispiel kann in der Verbindung $AlCu_3$ das Kupfer durch Mangan isomorph ersetzt werden unter Bildung von Verbindungen $Al_x (Mn, Cu)_{3x}$ und diese sollen die Träger des Ferromagnetismus sein.

Im elektrischen Flammbogen ist Mangan leichtflüchtig, wie Moissans Versuche bewiesen haben. Bei Verwendung eines Stromes von 80 Volt und 380 Ampere destillierten in 10 Minuten fast 400 g allerdings carbidhaltiges Metall. Der Siedepunkt liegt nach optischen Messungen bei 1900°.

6. Valenz und Elektrochemie. Das Mangan tritt 2-, 3-, 6- und 7wertig auf. Zweiwertig ist es in den beständigen Mangan(II)salzen. Molekulargewichtsbestimmungen von $MnCl_2$ in Wismutchlorid und Urethan haben die monomolekulare Zusammensetzung ergeben. Die Isomorphie des $MnSO_4$ mit $MgSO_4$ und $ZnSO_4$, ferner die isomorphen Mischungen von Mangancarbonat mit den Carbonaten des Calciums und Magnesiums sind weitere Belege für die Zweiwertigkeit. Dreiwertigkeit herrscht in den Manganisalzen. Manganiacetylacetonat ist als Dampf, ferner in Benzollösung monomolekular. Man kennt außerdem Alaune von der Zusammensetzung $Mn_2(SO_4)_3$, K_2SO_4, $24H_2O$. Sechswertigkeit findet man bei den Manganaten, z. B. dem grünen Kaliummanganat, K_2MnO_4, das isomorph mit Kaliumsulfat kristallisiert. Siebenwertiges Metall enthalten die den Perchloraten isomorphen Permanganate.

Zweifelhaft ist das Vorkommen vierwertigen Mangans. Die Verbindungen $MnF_4.2KF$, $MnCl_4.2KCl$, ferner das Dioxyd deuten daraufhin, wenngleich die Lösungen des letzteren in Salzsäure kein $MnCl_4$, sondern $MnCl_3$ zu enthalten scheinen.

Ionen. Potential. Von Mangankationen existiert das sehr beständige, schwach rosa gefärbte $Mn^{\cdot\cdot}$-Ion, das nur wenig Neigung zeigt, unter Aufnahme einer weiteren elektrischen Ladung in das äußerst labile rotviolette, in der Farbe an das Permanganat-Ion erinnernde, $Mn^{\cdot\cdot\cdot}$-Ion überzugehen. Als Anion findet sich das Mangan an Sauerstoff gebunden in der Lösung der Manganate und Permanganate in Form des grüngefärbten zweiwertigen MnO_4''- und des einwertigen rotviolett gefärbten MnO_4'-Ions.

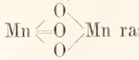
Das Mangan ist das positivste aller Schwermetalle, wie aus seiner Stellung in der Spannungsreihe hervorgeht. Es steht hier zwischen dem Magnesium und dem Zink, da das dem Vorgang $Mn \rightarrow Mn^{\cdot\cdot}$ entsprechende Normalpotential (bezogen auf die Einheitskonzentration, 1 g Formelgewicht im Liter, und auf die Normalwasserstoffelektrode $E_h = 0$) $E = +1{,}075$ Volt beträgt. Demgemäß verdrängt das Mangan die Schwermetalle, auch das Zink, aus den Lösungen ihrer Salze, während es umgekehrt selbst durch Magnesium gefällt wird. Auch die leichte Löslichkeit in verdünnten Säuren wird unter diesem Gesichtspunkte leicht begreiflich. Gemäß der beträchtlichen Elektroaffinität des $Mn^{\cdot\cdot}$-Ions sind die Mangan(II)salze nur in ganz geringem Maße hydrolysiert, während andererseits die Mangan(III)salze durch Wasser vollständig hydrolytisch gespalten werden.

Als stark positives Ion besitzt das Mangan nur in ganz untergeordneter Weise die Fähigkeit, Komplexionen zu bilden.

7. Analytische Chemie. 7a) Qualitative Analyse. *α*) Vorproben auf trockenem Wege. Manganverbindungen färben bei nicht allzu starker Konzentration in der Oxydationsflamme die Borax- und Phosphorsalzperle amethystfarbig. In der Reduktionsflamme wird die Manganperle farblos.

Schmilzt man eine Manganverbindung mit Alkalihydrat oder Carbonat bei Gegenwart Sauerstoff abgebender Substanzen wie Salpeter, so entsteht unter Bildung von Alkalimanganat, K_2MnO_4, eine grüne Schmelze. Diese Reaktion ist eine der charakteristischsten Proben auf Anwesenheit von Mangan.

β) Reaktionen auf Mangan(II)salze bezw. $Mn^{\cdot\cdot}$-Ionen. Schwefelammon erzeugt einen Niederschlag von fleischfarbenem, wasserhaltigem Mangansulfid.

Kalium- oder Natriumhydroxyd fällen weißes Manganhydroxyd, $Mn(OH)_2$, das sich an der Luft infolge Bildung von Manganomanganit,  rasch bräunt.

Ammoniak gibt entsprechend dem Gleichgewicht:

$$MnCl_2 + 2NH_3 + 2H_2O \rightleftarrows Mn(OH)_2 + 2NH_4Cl$$

eine unvollständige Fällung, die bei Zusatz von genügend Ammonsalz überhaupt ausbleibt. Bei längerem Stehen an der Luft fällt durch Oxydation die sehr schwer lösliche manganige Säure, $Mn \begin{matrix} OH \\ \leftarrow O \\ OH \end{matrix}$, aus, ein Vorgang, der durch die damit verbundene Verschiebung des Gleichgewichts nach entsprechender Zeit zur quantitativen Ausscheidung des Mangans in dieser Form führen kann.

Alkalicarbonat, ebenso Ammoncarbonat, selbst bei Gegenwart von Ammonsalzen, ferner Baryumcarbonat, letzteres allerdings nur in der Hitze, fällen weißes Mangan(II)carbonat, $MnCO_3$.

Natriumphosphat fällt weißes Mangan(II)phosphat $Mn_3(PO_4)_2$, löslich in Essigsäure und Mineralsäuren.

Ein sehr charakteristischer Nachweis ist die Volhardsche Reaktion: kocht man eine Lösung, die Spuren Mangan enthält, mit Bleisuperoxyd und konzentrierter Salpetersäure und verdünnt mit Wasser, so ist die Lösung nach dem Absitzen des überschüssigen Superoxyds infolge Bildung von Permangansäure rotviolett gefärbt:

$$\left.\begin{matrix} 2MnSO_4 + 5PbO_2 \\ + 6HNO_3 \end{matrix}\right\} = \left\{\begin{matrix} 2PbSO_4 + 3Pb(NO_3)_2 \\ + 2H_2O + 2HMnO_4. \end{matrix}\right.$$

Salzsäure oder Chlorverbindungen stören die Reaktion.

b) Quantitative Analyse. α) Gravimetrische Bestimmung. Bestimmung als MnS. Mangan, z. B. in einer Mangansulfatlösung kann in ähnlicher Weise wie das Zink mittels Schwefelammon als MnS gefällt werden. In üblicher Weise wird dasselbe im Goochtiegel durch Zusatz von Schwefel und Erhitzen im Wasserstoffstrom behandelt und als MnS gewogen.

Bestimmung als Mn_3O_4. Bequemer ist die Fällung des Mangans als Superoxyd. Man versetzt zu diesem Zweck die Lösung mit Bromwasser bis zur Braunfärbung, macht hierauf mit Ammoniak gerade alkalisch und erhitzt zum Sieden. Hat sich der Niederschlag zusammengeballt, so filtriert man, wäscht mit heißem Wasser und verglüht das Oxyd durch Erhitzen über einem Teclubrenner zu Mn_3O_4.

β) Kolorimetrische Bestimmung. Auch kolorimetrisch lassen sich geringe Mengen Mangan, wie sie beispielsweise im Eisen vorhanden sind, mit guter Genauigkeit bestimmen. Man führt hierzu das Mangan nach der Volhardschen Methode (s. den Artikel „Chemische Analyse“) in Permangansäure über und vergleicht ein bestimmtes Volumen mit einer Permanganatlösung entsprechenden genau bekannten Gehalts.

γ) Maßanalytische Bestimmung. Am schnellsten von allen Methoden führen wie gewöhnlich die titrimetrischen zum Ziel. Man kann einfach die Manganverbindung durch Lösen in konzentrierter Salpetersäure, darauffolgendes Eindampfen bis zur Bildung weißer Salpetersäurenebel und Zugabe von festem Kaliumchlorat in Mangandioxyd überführen. Nach dem Abfiltrieren und Auswaschen löst man den Niederschlag heiß in einer ausreichenden, bekannten Anzahl ccm $^1/_1$-n Oxalsäure und versetzt mit ca. 25 ccm verdünnter Schwefelsäure. Da das Dioxyd mit der Oxalsäure nach der Gleichung:

$$\left.\begin{matrix} MnO_2 + H_2SO_4 \\ + C_2H_2O_4 \end{matrix}\right\} = 2CO_2 + 2H_2O + MnSO_4$$

reagiert, also Oxalsäure verbraucht wird, kann man durch Rücktitration der überschüssigen Oxalsäure auf den Mangangehalt der Verbindung schließen. Ueber andere Bestimmungen siehe Treadwell, Kurzes Lehrbuch der analytischen Chemie, II.

δ) Elektroanalyse. Mangan kann elektrolytisch analog wie das Blei in stark salpetersaurer Lösung anodisch als MnO_2 bestimmt werden, doch besitzt diese Arbeitsweise kaum einen Vorzug vor der gewichtsanalytischen oder titrimetischen Bestimmung.

8. Spezielle Chemie. 8a) Allgemeines Verhalten des Metalls. Mangan löst sich als das positivste aller Schwermetalle mit größter Leichtigkeit in verdünnten Säuren, selbst in Essigsäure, unter Wasserstoffentwicklung auf. Konzentrierte Schwefelsäure greift das Metall in der Kälte nur schwierig an, in der Wärme dagegen leicht unter SO_2-Entwicklung. Konzentrierte Salpetersäure reagiert äußerst intensiv, mit pulverförmigem Mn sogar manchmal unter Feuererscheinung.

Das nach dem Goldschmidtschen Verfahren dargestellte Metall ist an trockener Luft unbegrenzt haltbar und wird von Wasser kaum angegriffen. Es legiert sich in dieser Form durch einfaches Verschmelzen sehr leicht mit den meisten Metallen. So lassen sich bequem Legierungen mit Fe, Cu, Ni, Zn, Sn, Al, Cr, Ti und anderen Metalle darstellen. In einer Stickstoffatmosphäre auf 1210—1220° erhitzt, verbrennt es mit stark rauchender Flamme zu Mangannitrid. Mit Wasserstoff dagegen scheint sich Mangan nicht zu verbinden. Viel reaktionsfähiger als das Goldschmidtsche Metall ist das aus Manganamalgam dargestellte und zwar besonders, wenn die Temperatur, bei der Quecksilber abdestilliert wurde, durch Arbeiten im hohen Vakuum möglichst niedrig gehalten wurde. Ein derartiges Metall besitzt pyrophorische Eigenschaften, verbrennt also unter Erglühen in Berührung mit Sauerstoff und vermag kochendes Wasser mit deutlich wahrnehmbarer Geschwindigkeit zu zersetzen. Während Kohlenoxyd

Goldschmidtsches Metall in der Glühhitze nicht angreift, reagiert das pyrophorische Metall bei 350° unter starker Wärmeentwicklung nach der Gleichung:

$$Mn + CO \rightleftarrows MnO + C.$$

Aehnlich reagiert auch Kohlensäure:

$$2Mn + CO_2 \leftrightarrows 2MnO + C.$$

Bei höherer Temperatur komplizieren sich bei dieser Reaktion die Verhältnisse, da als neue Gleichgewichtskomponente Kohlenoxyd auftreten muß. SO_2 verbrennt pyrophorisches Metall unter hellem Glanz zu MnS und MnO. Stickstoffdioxyd entzündet bei gelindem Erhitzen das Metall und liefert neben MnO und MnO_2 auch etwas Nitrid. Nitrosylchlorid, NOCl, greift das Element nur wenig an. Schwefelkohlenstoff reagiert bei hohen Temperaturen unter Bildung von Sulfid und Carbid. Auch die Halogene, ferner Phosphor, Bor, Kohlenstoff und Silicium reagieren in der Hitze unter Bildung der entsprechenden Metalloidverbindungen.

Daß fein pulverisiertes Mangan Schwermetalle, auch Zink und Cadmium, ferner Arsen und Antimon aus den wässerigen Lösungen ihrer Salze reduzieren kann, ist nach dem im Abschnitt **6** Gesagten nicht überraschend, sondern eine natürliche Folge seines hohen Lösungsdrucks.

8b) Verbindungen des zweiwertigen Mangans. Manganoverbindungen. — Manganooxyd, Mangan(II)oxyd, Manganoxydul, MnO, natürlich als Manganosit vorkommend, bildet sich aus pyrophorischem Mangan und Kohlenoxyd bei zirka 400° oder durch Erhitzen von getrocknetem Carbonat oder Oxalat unter Luftabschluß. Auch die Reduktion von Mangandioxyd und Mangan(II)mangan(III)oxyd durch Wasserstoff bei 260 bis 280° führt zur Bildung von MnO. Es besitzt je nach der Darstellungsart blaßgrünes bis blaßgraues Aussehen und bildet meist ein amorphes Pulver. Kristallisiert bildet es glänzende Oktaeder. Beim Glühen an der Luft geht es in Mn_3O_4 über. Bei 1200° wird es durch Wasserstoff zu Metall reduziert. Es löst sich leicht in verdünnten Säuren zu den entsprechenden Mangan(II)salzen.

Manganohydroxyd, Mangan(II)hydroxyd, $Mn(OH)_2$, bildet sich aus einer Mangan(II)salzlösung auf Zusatz von Natriumhydroxyd (s. oben 7a, β).

Manganosulfid, Mangan(II)sulfid, Mangansulfür, MnS, in der Natur als Alabandin oder Manganglanz vorkommend, läßt sich wasserfrei aus gefälltem, fleischfarbenem, getrocknetem MnS durch Erhitzen im H_2S-Strom darstellen. Auch kurze Reduktion von $MnSO_4$ entweder mittels der berechneten Menge Kohle im elektrischen Ofen oder mittels Wasserstoff führt zum Ziel. Das so erhaltene Produkt bildet ein lebhaft- bis dunkelgrünes Pulver, das beim Erhitzen an der Luft in Mn_3O_4 übergeht und in verdünnten Säuren unter H_2S-Bildung die entsprechenden Mangan(II)salze liefert.

Wasserhaltig kommt MnS in verschiedenen Modifikationen vor. Als fleischfarbenes Sulfid bildet es sich als an der Luft leicht oxydabler Niederschlag aus Mangan(II)salzlösungen und Alkalisulfiden (s. oben 7a, β). In der grünen, wasserärmeren Form entsteht es namentlich, wenn man mit einem Ueberschuß von Schwefelammon fällt und längere Zeit kocht. Dieses Sulfid ist weniger leicht oxydabel als die rote Form. Das Vorkommen anderer Modifikationen ist noch nicht einwandsfrei sichergestellt.

Mangan(II)selenid, MnSe, existiert wasserfrei, aus den Elementen synthetisiert, in einer grauschwarzen Form. Durch Fällung wird es wasserhaltig in einer blaßroten Modifikation erhalten.

Mangannitrid, Mn_3N_2, entsteht beim Abdestillieren des Quecksilbers aus Manganamalgam in einer Stickstoffatmosphäre. Es besitzt lebhaften Metallglanz, löst sich in der Wärme in Salpetersäure, Königswasser und in Salzsäure, allerdings nur bei Gegenwart von Platin. Mit Wasser in Berührung entwickelt sich allmählich Ammoniak.

Manganofluorid, Mangan(II)fluorid, Manganfluorür, MnF_2, fällt beim Abdestillieren der Lösung von $MnCO_3$ mit wässeriger Flußsäure in blaßroten, undeutlichen Kristallen aus, die fast unlöslich in Wasser, Alkohol und Aether, dagegen löslich in Salzsäure, Salpetersäure und Schwefelsäure sind.

Manganochlorid, Mangan(II)chlorid, Manganochlorür, $MnCl_2$, entsteht wasserfrei durch Verbrennen von Mangan in Chlorgas oder durch Erhitzen von $MnCO_3$ im Salzsäurestrom. Es besitzt rötliche Farbe und schmilzt bei Rotglut, ohne sich zu zersetzen. Das wasserhaltige, rosenrote, kristallisierte Salz, wie es beim Eindampfen der Auflösung des Metalls, seiner Oxyde oder Sulfide sich bildet, kommt in verschiedenen Hydratstufen vor. Die gewöhnlich vorkommende Phase ist das monokline, an der Luft zerfließliche 4-Hydrat. Man erhält es durch Abkühlen der heiß gesättigten Lösung oder durch freiwilliges Verdunsten einer $MnCl_2$-Lösung bei 15 bis 20°. Die Umwandlungspunkte der einzelnen Hydrate sind die folgenden:

Uebergang von 6- in 4-Hydrat; — 2°
" " 4- in 2-Hydrat: + 58.089°
" " 2- in 0-Hydrat: + 198°

Der Punkt + 58.089 wurde von Richards und Wrede als Standard-Fix-Punkt für die Thermometrie empfohlen.

Bei 25° sind 43.6% $MnCl_2$ in der gesättigten Lösung enthalten.

Manganobromid, Mangan(II)bromid, Manganbromür, $MnBr_2$, entsteht analog dem Chlorid wasserfrei synthetisch aus den Elementen und bildet eine rötliche Masse. Wasserhaltig bildet es mehrere Hydrate (1-, 4-, 6-Hydrat), von denen das äußerst zerfließliche, rosenrote, monokline 4-Hydrat wiederum das bei Zimmertemperatur kristallisierende vorstellt.

Manganojodid, Mangan(II)jodid, Manganjodür, MnJ_2, ist aus Mangancarbonat und Jodwasserstoffsäure leicht darstellbar. Das wasserhaltige Salz, ebenso die Lösung, ist farblos. Auch hier existieren mehrere Hydratstufen.

Manganosulfat, Mangan(II)sulfat, $MnSO_4$, kristallisiert in blaßrosagefärbten 4 Mol. Wasser enthaltenden Kristallen aus Lösungen von metallischem Mangan, Mangancarbonat, Manganoxyden in verdünnter Schwefelsäure. Beim gelinden Glühen hinterlassen die Kristalle weißes, wasserfreies Salz. $MnSO_4$ ist in Wasser leicht löslich. Die bei 25° gesättigte Lösung enthält 39.3% Mn SO_4.

Die Existenzgebiete der einzelnen Hydrate zeigt die folgende Tabelle:

7-Hydrat	— 10.5° bis + 9°	
5-Hydrat	+ 9° bis + 27°	
1-Hydrat	oberhalb 27°	

Manganonitrat, Mangan(II)nitrat, $Mn(NO_3)_2$, durch Auflösen von Mangan in Salpetersäure erhalten, kristallisiert wegen seiner großen Löslichkeit in Wasser nur schwierig. Aus der zur Sirupdicke eingeengten Lösung kann man beim Stehenlassen über Schwefelsäure unterhalb + 23.5° das 6-Hydrat in schönen, farblosen, monoklinen, an der Luft zerfließlichen Kristallen erhalten. Oberhalb dieser Temperatur kristallisiert das 3-Hydrat. Beim Entwässern zerfällt es leicht in MnO_2 und nitrose Dämpfe.

Manganocarbonat, Mangan(II)carbonat, $MnCO_3$, kommt wasserfrei in der Natur als Manganspat vor und kristallisiert isomorph mit Calcit. Wasserhaltig bildet es sich durch doppelte Umsetzung von Mangan(II)salzen mit Alkalicarbonat.

Einen Uebergang zwischen zwei- und dreiwertigem Mangan bildet das Oxyd Mn_3O_4, Mangan(II)mangan(III)oxyd bezw. Manganoxyduloxyd genannt. Mineralisch findet es sich als tetragonal kristallisierter Hausmannit, künstlich entsteht es allgemein beim heftigen Verglühen von MnO, MnO_2 oder Mn_2O_3 bis zur Weißglut. Es bildet ein zimmtbraunes bis braunschwarzes Pulver. Mit heißer Salzsäure oder konzentrierter Schwefelsäure bilden sich unter Chlor- bezw. Sauerstoffentwicklung die entsprechenden Mangan(II)salze. Mit verdünnter Schwefelsäure oder Salpetersäure gehen $^2/_3$ des Mangangehalts als Mangan(II)salz in Lösung, während $^1/_3$ als Mangandioxydhydrat (manganige Säure) zurückbleibt. Hieraus kann man den Schluß ziehen, daß das Mn_3O_4 als Derivat der orthomanganigen Säure $Mn(OH)_4$ aufzufassen ist. Manganoxyduloxyd besitzt demnach die Konstitution: $Mn\begin{matrix}O\\O\\O\\O\end{matrix}\begin{matrix}>Mn\\ \\>Mn\end{matrix}$

8c) Verbindungen des dreiwertigen Mangans. Manganiverbindungen. Die Mangani-, Mangan(III)-Verbindungen sind von weit untergeordneterer Bedeutung als die des zweiwertigen Metalls. Das dieser Reihe zugrunde liegende Oxyd, Mn_2O_3, in der Natur als tetragonaler Braunit vorkommend, bildet sich beim Erhitzen von künstlichem MnO_2 in trockenem Wasserstoff bei 183°. Auch MnO, Mn_3O_4 und Manganoxalat gehen durch Glühen in einer Sauerstoffatmosphäre in Mn_2O_3 über. An der Luft wandelt es sich bei 940° unter Sauerstoffentwickelung in Mn_3O_4 um. In konzentrierter Schwefelsäure oder in Salzsäure erhitzt bildet Mn_2O_3 unter Sauerstoff- resp. Chlorentwickelung die entsprechenden Mangan(II)-salze. In verdünnter Schwefel- oder Salpetersäure löst sich nur die eine Hälfte des Mangans auf, während die andere Hälfte als braunes Mangandioxydhydrat $Mn\begin{matrix}OH\\=O\\OH\end{matrix}$ zurückbleibt. Man kann daher das Mn_2O_3 als Mangan(II)salz der metamanganigen Säure auffassen. Andererseits betätigt sich das Mn_2O_3 auch als Basisanhydrid, es geht nämlich mit kalter konzentrierter Schwefelsäure vorsichtig verrieben in tief dunkelgrünes, sehr hygroskopisches Mangan(III)sulfat $Mn_2(SO_4)_3$ über. In Berührung mit Wasser zerfällt es entsprechend der geringen Elektroaffinität des $Mn^{\cdots}$-Ions sofort hydrolytisch in Schwefelsäure und MnO-haltige manganige Säure. Von Interesse sind auch die Alaune, die das Mangan(III)-sulfat zu bilden vermag, und die isomorph mit denen des Chroms, Aluminiums und Eisens kristallisieren. In dieser Isomorphie tritt die Dreiwertigkeit des Mangans klar zutage. Beschrieben sind der dunkelrote Ammoniummanganalaun und die korallenroten Kalium-, Caesium- und Rubidiummanganalaune. Sie alle werden am bequemsten aus dem verhältnismäßig leicht zugänglichen Mangan(III)acetat durch Umsatz mit den entsprechenden Alkalisulfaten in schwefelsaurer Lösung dargestellt und in der Kälte zur Kristallisation gebracht. Auch ihnen haftet in Berührung mit Wasser die große Unbeständigkeit an, die allgemein an das Auftreten von $Mn^{\cdots}$-Ion geknüpft ist.

Von den *Halogeniden* des dreiwertigen Mangans sind das Manganifluorid [Mangan(III)fluorid], MnF_3, und Derivate des *Manganichlorids* [Mangan(III)chlorid], $MnCl_3$, beschrieben worden. Ersteres bildet sich aus Mangan(II)jodid und Fluor und ist als weinfarbenes Salz beschrieben worden, das beim Erhitzen in MnF_2 und F dissoziert. Mangan(III)chlorid konnte dagegen, offenbar infolge seines hohen Dissoziationsdruckes, nicht isoliert werden, man kann es jedoch wohl mit Bestimmtheit in den braungefärbten kalten salzsauren Lösungen der höheren Manganoxyde annehmen. Durch Zusatz von NH_4Cl zu diesen Lösungen ist es gelungen, ein Doppelsalz des *Ammoniummangan(III)chlorids* von der Zusammensetzung $MnCl_3$, $2NH_4Cl$, H_2O zu isolieren.

Auch *Phosphate* des dreiwertigen Mangans wurden dargestellt.

8d) *Verbindungen des vierwertigen Mangans.* In die Gruppe der Verbindungen des vierwertigen Mangans gehört das *Mangandioxyd, Mangan(IV)oxyd,* MnO_2, das mineralisch als rhombischer Pyrolusit, Braunstein, vorkommt. Künstlich läßt es sich auf verschiedene Weise wasserfrei darstellen. Entweder durch vorsichtiges Erhitzen von Mangannitrat auf ca. 500° oder durch Zusatz von festem Kaliumchlorat zur Lösung eines Mangansalzes in konzentriertester Salpetersäure. MnO_2 bildet ein schwarzes Kristallpulver, das schon beim schwachen Glühen einen Teil seines Sauerstoffs verliert und in Mn_2O_3 übergeht; bei starkem Glühen bildet sich unter weiterem Sauerstoffverlust Mn_3O_4. Beim Erhitzen mit konzentrierter H_2SO_4 auf zirka 110° entwickelt sich zunächst $^1/_4$ des im MnO_2 enthaltenden Sauerstoffs unter Bildung von $Mn_2(SO_4)_3$, das beim weiteren Erhitzen unter Sauerstoffabspaltung in Mangan(II)sulfat übergeht. Von Salpetersäure oder verdünnter Schwefelsäure wird Mangandioxyd kaum angegriffen. Bei Gegenwart organischer Substanzen, wie Zucker oder Oxalsäure, welche das zweite Sauerstoffatom aufnehmen, erfolgt jedoch unmittelbar Lösung. Salzsäure löst in der Kälte MnO_2 zu einer dunkelbraunen Lösung, die $MnCl_3$ und vielleicht auch Mangantetrachlorid, Mangan(IV)chlorid, $MnCl_4$, enthält. In der Wärme entwickelt sich Chlor. $MnCl_4$ konnte ebenso wie $MnCl_3$ bisher noch nicht isoliert werden, wohl aber die Doppelverbindung $MnCl_4 . 2KCl$, die ein fast schwarzes kristallinisches Pulver vorstellt und in feuchter Luft Chlor abspaltet. Auch eine entsprechende Fluorverbindung ist bekannt. Während sich MnO_2 bei diesen Reaktionen wie ein Basisanhydrid verhält, kann es andrerseits auch als Säureanhydrid fungieren. Die ihm zugrunde liegende Säure ist die manganige Säure, $Mn\begin{smallmatrix}\diagup OH\\ = O\\ \diagdown OH\end{smallmatrix}$ oder $Mn\begin{smallmatrix}\diagup OH\\ \diagup OH\\ < OH\\ \diagdown OH\end{smallmatrix}$ das wasserhaltige Mangandioxyd. Es bildet sich allgemein beim Zersetzen von Mn_2O_3 und Mn_3O_4 mit verdünnter Schwefelsäure oder Salpetersäure (siehe die betreffenden Oxyde), ferner durch anodische Oxydation bei der Elektrolyse von Mangannitrat und bei der Fällung von Mangan(II)salzen durch Brom oder Wasserstoffsuperoxyd in schwach ammoniakalischer Lösung. Von den Salzen der manganigen Säure wäre außer den Mangan(II)manganiten, Mn_2O_3 und Mn_3O_4, das *Calciumbimanganit* zu erwähnen, welches den wesentlichen Bestandteil des Weldonschlamms ausmacht (siehe oben den Artikel „*Chlor*"). Seine Konstitution ist $\begin{smallmatrix}OH\diagdown\\ O\diagup\!\!\!\diagup\end{smallmatrix}\!\!C{-}O{-}Ca{-}O{-}C\!\!\begin{smallmatrix}\diagup OH\\ \diagdown\!\!\!\diagdown O\end{smallmatrix}$. Es stellt also ein saures Salz der metamanganigen Säure vor.

Die chemischen Eigenschaften des Mangandioxydhydrates entsprechen im übrigen denen des wasserfreien Oxyds. Es spaltet leicht Sauerstoff ab und oxydiert Salzsäure zu Chlor. Ueber die technische Bedeutung des MnO_2 bei der Chlordarstellung siehe den Artikel „*Chlor*".

8e) *Verbindungen des sechswertigen Mangans.* In diese Reihe würde das Oxyd MnO_3, Mangan(VI)oxyd, gehören. Es konnte jedoch bisher noch nicht dargestellt werden. Auch die freie *Mangansäure* $\begin{smallmatrix}O\diagdown\\ O\diagup\!\!\!\diagup\end{smallmatrix}\!\!Mn\!\!\begin{smallmatrix}\diagup OH\\ \diagdown OH\end{smallmatrix}$ wurde in reinem Zustande nicht erhalten, da sie beim Ansäuern ihrer Salze schnell in Permangansäure und manganige Säure zerfällt:

$$3H_2MnO_4 = 2HMnO_4 + H_2O + Mn\begin{smallmatrix}\diagup OH\\ O\\ \diagdown OH\end{smallmatrix}.$$

Dieser Vorgang vollzieht sich so leicht, daß eine grüne Manganatlösung bereits durch die Kohlensäure der Luft in dieser Weise zersetzt wird. Beständiger als die Säure sind die Salze, deren Lösung wie die der Säure infolge des ihnen zugrunde liegenden MnO_4'' Anions grün gefärbt sind. Sie entstehen leicht beim Glühen von Mangan, Manganoxyd oder Sulfid mit Alkali bei Gegenwart von Sauerstoff oder salpetersauren bezw. chlorsauren Salzen und kristallisieren aus einer alkalischen wässerigen Lösung isomorph mit den rhombischen Sulfaten, Selenaten und Chromaten. Die Salze sind meist von dunkelblaugrüner Farbe. In wässeriger Lösung halten sie sich wegen der Zersetzlichkeit der freien Säure nur in alkalischer Lösung. Dargestellt wurden Man-

ganate des Cs, Rb, K, Na, Li, Tl, Ag, Ba, Sr und Ca. Alle Manganate sind starke Oxydationsmittel. Leitet man Chlor in Kaliummanganat, so verwandelt es sich nach der Gleichung:

$$K_2MnO_4 + Cl \rightarrow KCl + KMnO_4$$

in Kaliumpermanganat, das Mangan geht von dem sechswertigen in den siebenwertigen Zustand über.

8f) Verbindungen des siebenwertigen Mangans. Die dem Kaliumpermanganat zugrunde liegende Säure konnte, obgleich sie viel beständiger als die Mangansäure ist, in freiem Zustande nicht dargestellt werden. Isoliert wurde dagegen ihr Anhydrid, das Manganheptoxyd.

Mangan(VII)oxyd, Manganheptoxyd, Mn_2O_7. Es entsteht leicht, wenn man in 25 bis 50 ccm konzentrierte H_2SO_4 25 bis 50 g gepulvertes reines Kaliumpermanganat einträgt. Nach einiger Zeit scheidet sich beim Stehenlassen, zweckmäßig im Exsikkator, das Anhydrid als dickes, grünlichschwarzes, nach Ozon riechendes Oel ab. Dasselbe ist stark hygroskopisch und äußerst zersetzlich. Als Zersetzungsprodukte treten Sauerstoff und Manganoxyde auf. Reduzierenden Stoffen gegenüber besitzt Mn_2O_7 ein enormes Oxydationsvermögen. Schwefel, Phosphor, Schwefelkohlenstoff, Alkohol, Aether, Zucker, Cellulose (Papier), Fett usw. werden äußerst heftig, häufig sogar explosionsartig, zersetzt. Durch vorsichtiges Eintragen in Wasser erhält man eine wässerige Lösung von Uebermangansäure.

Permangansäure, Uebermangansäure $HMnO_4$. Man kann die Uebermangansäure auch durch Umsetzung von Bariumpermanganat mit der berechneten Menge Schwefelsäure erhalten. Diese Lösungen besitzen prächtige Färbungen, herrührend von dem Anion MnO_4'. Bei auffallendem Licht sind sie dunkelkarminrot, bei durchfallendem dunkelviolett, bei größerer Verdünnung werden sie rötlichblau und schließlich karminrot. Die Permangansäure ist eine starke Säure. Einblick in ihre Dissoziationsverhältnisse geben die folgenden molekularen Leitfähigkeitswerte:

v	16	32	64	128	256	512	1024
μ	352.3	361.3	371.6	375	374.7	376.6	377.3

Auch der wässerigen Lösung ist ein äußerst starkes Oxydationsvermögen eigen. Je nachdem, ob die Oxydation in saurer oder alkalischer Lösung vor sich geht, bildet sich MnO oder MnO_2 nach dem Schema:

$$2KMnO_4 = K_2O + 2MnO + 5O \quad \text{(sauer)}$$
$$2KMnO_4 = K_2O + 2MnO_2 + 3O \quad \text{(alkalisch).}$$

Man sieht, daß die Ausnützung des aktiven Sauerstoffs in saurer Lösung vorteilhafter ist als in alkalischer, da das siebenwertige Mangan bis zum zweiwertigen reduziert wird. Da diese Reaktionen sich in vielen Fällen quantitativ vollziehen, spielt die Permangansäure, in Form ihres Kalisalzes, des Kaliumpermanganats, bei der Maßanlayse eine hervorragende Rolle. Wichtige analytisch ausnutzbare Oxydationen sind unter anderem die Oxydationen von Ferrosalz zu Ferrisalz (Bestimmung von Fe), die Oxydation von Oxalsäure zu Kohlensäure, die Gehaltsbestimmung des Wasserstoffsuperoxyds bezw. der echten Persäuren, wie Perkohlensäure oder Perborsäure usw., ferner die Oxydation der salpetrigen Säure zu Salpetersäure (Bestimmung der nitrosen Schwefelsäure).

Ueber die Darstellung besonders reinen Chlors aus Permanganat und Salzsäure siehe den Artikel „Chlor".

Die wässerige Lösung der Permangansäure, zersetzt sich besonders, wenn sie konzentriert ist, allmählich unter Abgabe von Sauerstoff und Ausfällung niederer Oxyde. Gegenwart von Schwefelsäure ($H^{\cdot}$-Ionen) macht die Lösung beständiger, vermag jedoch nur die Zersetzungsgeschwindigkeit zu verringern, völlig haltbar sind auch solche Lösungen nicht. Fein verteiltes Platin katalysiert den Zerfall stark positiv.

Die Salze der Permangansäure sind die den rhombischen Perchloraten isomorphen Permanganate, von denen die Cs, Rb, Li, K, NH_4, Ag und Ba-Salze gut kristallisieren während sich das Natriumsalz, $NaMnO_4 \cdot 3H_2O$, an feuchter Luft nicht hält. Die Salze der Uebermangansäure mit Cs, Rb, K, NH_4 und Ag kristallisieren wasserfrei. Die weitaus größte Bedeutung besitzt das Kaliumsalz.

Kaliumpermanganat, übermangansaures Kali, $KMnO_4$, kristallisiert in schönen dunkelpurpurfarbenen grünlich schimmernden Prismen. In Wasser ist es leicht löslich. Bei 25° lösen sich 7,53 Teile $KMnO_4$ in 100 Teilen H_2O. Diese Lösungen sind praktisch vollkommen beständig, sobald man dafür Sorge trägt, daß sie nicht mit reduzierenden Substanzen in Berührung kommen. Auch gegen Licht sind sie relativ unempfindlich.

Die Darstellung des Kaliumpermanganats erfolgt heute fast ausschließlich auf elektrolytischem Wege. Von dem früheren Verfahren, dem Einleiten von Kohlensäure in Manganatlösungen, ist man abgegangen, weil hierbei einmal $^1/_3$ des Mangans als Braunstein abgeschieden wird, und ferner $^2/_3$ des Alkalis durch Uebergang in Alkalicarbonat verloren gehen entsprechend dem Vorgang:

$$3K_2MnO_4 + 2CO_2 = \begin{cases} 2KMnO_4 + MnO_2 \\ + 2K_2CO_3. \end{cases}$$

Beim elektrolytischen Verfahren bringt man die alkalische Manganatschmelze in den Anodenraum, der durch ein Zement-

diaphragma vom Kathodenraum getrennt ist. Bei mäßiger Stromdichte vollzieht sich der Vorgang

$$2MnO_4'' + O + H_2O \rightarrow 2MnO_4' + 2OH'$$

bei gewöhnlicher Temperatur fast quantitativ. Badspannung 4 Volt. Durch Zugabe von frischem Manganat kann das in Alkali schwer lösliche Permanganat direkt kristallisiert erhalten werden.

9. Thermochemie. Die Bildungswärmen der wichtigsten Manganverbindungen pro Gramm-Molekül in kg-cal betragen:

		kg-cal
$Mn + O$	$= MnO$	90.8
$Mn + O + H_2O$	$= Mn(OH)_2$	94.77
$Mn + S + xH_2O$	$= MnS + xH_2O$	44.39
$3Mn + C$	$= Mn_3C$	9.9
$Mn + 2F + Aq.$	$= MnF_2.aq.$	156.8
$Mn + 2Cl$	$= MnCl_2$	111.99
$Mn + 2Cl + 4H_2O$	$= MnCl_2.4H_2O$	126.46
$Mn + 2Br + Aq.$	$= MnBr_2.aq.$	107.0
$Mn + 2J + Aq.$	$= MnJ_2.aq.$	76.2
$Mn + SO_2 + 2O$	$= MnSO_4$	178.79
$Mn + C + 3O$	$= MnCO_3$	210.84
$MnO + CO_2$	$= MnCO_3$	27.6
$Mn + 2O$	$= MnO_2$	126.0
$Mn + 2O + H_2O$	$= H_2MnO_3$	116.33
$3Mn + 4O$	$= Mn_3O_4$	324.9
$K + Mn + 4O$	$= KMnO_4$	194.82

10. Spektralchemie. Mangan(II)chloridlösung liefert mit Hilfe des elektrischen Funkens im Fulgurator ein charakteristisches Spektrum mit den folgenden wichtigen Linien:

orangegelb 601.7; grün 542.0, 541.3, 537.7, 534.1; vier blaue intensive besonders auffällige Linien [482.4, 478.4, 476.6, 475.4]; schließlich eine indigoblaue Linie 446.2.

Das Bandenspektrum des Manganoxyds spielt beim Bessemerprozeß zur Bestimmung des Entkohlungspunktes eine wichtige Rolle.

Während die schwach rosaroten Lösungen der Mn-Salze kein verwendbares Absorptionsspektrum liefern, ergeben verdünnte Kaliumpermanganatlösungen ein äußerst charakteristisches Spektrum. Es besteht aus 8 Absorptionsstreifen, 571.0, 547.3 (Hauptstreifen), 525.6, 505.4, 487.0, 470.7, 454.4, 439.5. Noch bei einer Verdünnung von 1 : 20 000 sind die ersten 5 Streifen deutlich zu beobachten.

11. Kolloidchemie. Kolloidales Metall läßt sich wegen des hohen Lösungsdruckes des Mangans nicht darstellen. Wohl aber lassen sich Kolloidlösungen von Manganoxyden bereiten. Versetzt man protalbin- oder lysalbinsaures Natrium mit einer Lösung von Mangan(II)salz und löst den entstandenen Niederschlag in überschüssigem NaOH, so erhält man nach dem Dialysieren und Eindampfen ein festes wasserlösliches hydratisches MnO-Gel.

Auch MnO_2 geht leicht in die kolloidale Form über, wenn man es z. B. aus Mangan(II)hydrat und unterchloriger Säure bereitet und gut auswäscht. Man erhält tiefbraune Lösungen von Mangandioxydhydrat.

Literatur. ***Gmelin-Kraut***, *Handbuch der anorganischen Chemie, Bd. III, Abt. 2, Heidelberg 1908.*

F. Sommer.

Fluormineralien

siehe den Artikel „Mineralien, Optisch-wichtige Mineralien".

Flückiger

Friedrich August.

Geboren am 15. Mai 1828 in Langenthal bei Bern. Er hörte, obwohl für den Kaufmannsstand bestimmt, von 1845 ab in Berlin Chemie und war dann von 1847 bis 1849 in einer Apotheke in Solothurn beschäftigt. Darauf studierte er zunächst vorübergehend in Bern und Genf und danach in Heidelberg Chemie, wo er 1852 promovierte. Nach einjährigem Aufenthalt in Paris war er zunächst als Apotheker tätig, habilitierte sich im Jahre 1861 für Pharmakognosie in Bern und wurde 1870 daselbst außerordentlicher Professor. 1873 siedelte er nach Straßburg als Ordinarius für Pharmakognosie und Pharmacie über. Im Jahre 1892 gab er diese Stellung auf und kehrte nach Bern zurück, wo er am 11. Dezember 1894 starb.

Seine wissenschaftlichen Arbeiten behandeln

eine große Zahl chemischer und z. T. auch botanischer Einzelfragen. Bei weitem am meisten verdankt ihm die Pharmakognosie, die er nicht nur von der chemischen, sondern auch von der botanischen Seite mehr als einer seiner Vorgänger förderte und zu einem selbständigen Forschungsgebiete zu entwickeln bestrebt war. In weiteste Kreise, auch des Auslandes, drang seine „Pharmakognosie des Pflanzenreichs“ (Berlin 1867, 2. Aufl. 1883, 3. Aufl. 1891) und die „Grundlagen der pharmazeutischen Warenkunde, Einleitung in das Studium der Pharmakognosie“ (Berlin 1873). Seine pharmazeutisch-chemischen Arbeiten behandelten hauptsächlich die ätherischen Oele, die Harze und Balsame, die Alkaloide und verwandte Körper; andere Arbeiten sind den Chinarinden, der Geschichte der Drogen usw. gewidmet.

Literatur. *A. Tschirch, F. A. Flückiger mit Bildnis, Berlin 1895 (auch in den „Berichten der pharmazeutischen Gesellschaft“ V, 1895, S. 3 bis 46; dort auch ein ausführliches Literaturverzeichnis).*

W. Ruhland.

Flüsse.

1. Entstehung von Flüssen; das Stromgebiet. 2. Der Wasserhaushalt der Flüsse. 3. Das Flußwasser, Temperatur, Farbe, Gehalt an gelösten Stoffen. 4. Die Bewegung des Wassers in Flüssen. 5. Die Arbeit des fließenden Wassers. 6. Der Transport der Sinkstoffe. 7. Die Erosion des fließenden Wassers. 8. Die Ablagerung. 9. Das Erosionstal, das Längsprofil. 10. Störungen des normalen Gefälls. 11. Hängende Täler. 12. Das Querprofil. 13. Verschiebungen des Flußlaufes. 14. Flußschlingen oder Mäander. 15. Terrassen. 16. Veränderungen des Flußlaufes und der Flußsysteme, Verlegung der Wasserscheide. 17. Die Systematik der Täler. 18. Der geographische Zyklus und das Maß der Destruktion. 19. Flußmündungen und Deltas.

1. Entstehung von Flüssen; das Stromgebiet. Wasser gelangt durch drei Vorgänge auf die Erdoberfläche, durch Niederschläge, Schmelzen von Eis und Schnee und durch Quellen. Davon kommt nur ein Teil zum Abfluß, ein zweiter verdunstet und der dritte versickert in den Boden. Das oberflächlich abrinnende Wasser fließt dem Gesetz der Schwere folgend vom höheren nach dem niederen Ort und zwar auf einer geneigten Fläche aus gleichförmigem Material in dicht beieinander liegenden parallelen Rinnen. Jede Abweichung von der Gleichmäßigkeit des Bodens veranlaßt eine Ablenkung und dadurch ein Zusammenfließen einzelner Adern zu größeren Rinnsalen. Durch eine trichterförmige oder amphitheatralische Fläche wird dies unterstützt, da hier von vornherein ein Zusammenlaufen nach einem Punkt oder einer Mittellinie stattfinden muß. In derselben Weise treten Rinnsale zu Bächen, Bäche zu Flüssen und diese zu Strömen zusammen; sie alle stellen ein sich nach oben verzweigendes System von Wasseradern dar. Jeder Wasserlauf hat einen Ursprung und ein Ende, das als Mündung bezeichnet wird, wenn er sich mit einem anderen Wasserlauf oder einem stehenden Gewässer vereinigt, als Stromende, wenn der Lauf durch Versickern oder Verdunsten endet. Zwischen Ursprung und Ende spannt sich der Wasserlauf an seiner Oberfläche in einer stetig absteigenden Kurve aus. Diese Strecke wird nie auf dem kürzesten Weg zurückgelegt; das Verhältnis der Länge zur kürzesten Entfernung ist die Stromentwickelung. Das Gebiet, aus dem ein Wasserlauf sein Wasser bezieht ist sein Einzugs- oder Stromgebiet, auch Stromsystem, das von einer Wasserscheide umgrenzt wird und eine gleichsinnige Abdachung haben muß. Mehrere Stromgebiete vereinigen sich zu Abdachungsgebieten einzelner Meere oder abflußloser Becken, sie werden durch Hauptwasserscheiden getrennt. Die Größe der Stromgebiete, die nicht mit der Länge eines Stromes zusammenfällt, ist abhängig von der Form der Abdachungen und der Menge der Niederschläge.

In der Tabelle sind die größten Stromgebiete der Erde mit der Länge des Hauptflusses angegeben.

	Millionen km²	km
Amazonas (mit Tocantins)	7,0	5500
Kongo	3,7	4200
Mississippi	3,25	6530
La Plata (mit Uruguay)	3,1	4700
Ob	2,95	5200
Nil	2,9	5590
Jenissei	2,6	5200
Lena	2,4	4600
Niger	2,1	4160
Amur	2,0	4480
Jang-tsze-kiang	1,8	5100
Ganges-Brahmaputra	1,7	3000
Im Vergleich dazu:		
Rhein	0,224	1320
Elbe	0,144	1112
Rhone	0,099	759
Po	0,069	680
Themse	0,013	405

In jedem Stromsysteme unterscheidet man einen Hauptfluß, der aus Quellflüssen zusammentritt, und seine Seiten- oder Nebenflüsse. Der Sprachgebrauch hat öfter einen anderen Fluß als Hauptfluß bezeichnet, als den, der es nach den morphologischen Bedingungen sein müßte. Der Form nach sind die Flußsysteme meist mehr oder minder birnenförmig gestaltet, so daß die Breite gegen die Mündung hin geringer wird. Je nachdem die Nebenflüsse von den beiden Seiten in gleicher Ausbildung oder aber von einer in stärkerem Maße kommen, spricht man von einem symmetrischen (Po) oder

einseitigem Bau (Tigris). Abdachungsflüsse sind solche, die auf einseitig geneigten Landabdachungen parallel oder strahlig angeordnet fließen, und ihre Nebenflüsse meist unter spitzen Winkel aufnehmen (Flüsse von Nordschweden). Unregelmäßiger gestaltet sind Gehängeflüsse. Durch Bodengestalt und inneren Bau bedingt münden hier die Nebenflüsse mehr in senkrechter Richtung (Var bei Nizza). Saumflüsse fließen am unteren Ende einer Abdachung oder eines Gehänges entlang. Ihr Stromsystem ist meistens einseitig (Ganges am Südrand des Himalaya).

In größeren Mulden zwischen zwei gegeneinander geneigten Abdachungen mit meist symmetrischem Bau entwickeln sich Flachmuldenflüsse (Amazonas).

Je nach der Lage zur Hauptabdachung und zur Wasserscheide endlich spricht man von *Längs- und Querflüssen*. Ein Längsfluß ist der Mississippi, ein Querfluß der Rhein.

Die *Dichte des Flußnetzes* ist abhängig vom Niederschlag und vom Untergrund. So hat nach *Mayr* der Böhmerwald auf der Südwestseite eine Dichte von 1,15 km Flußlänge auf den km², auf der Nordseite nur 0,89, bei einem Niederschlag von 900 bis 1650 und von 650 bis 1550 mm. In regenarmen Gebieten kommen etwa vorhandene Flüsse aus anderen Klimaregionen (Nil von 18° N. B. bis 31° N. B.). Das durchlässige Elbsandsteingebiet hat 0,99 km auf den km², das undurchlässige Lausitzer Granitgebiet 1,43. Eine unbestimmte Entwässerung mit dem Fehlen ausgeprägter Wasserläufe und von Wasserscheiden entsteht beim Fehlen von oberflächlichem Gefäll (Njem-Plateau in Südkamerun). Eine vollständige Ausnahme bilden Gebiete mit unsichtbarer oder unterirdischer Entwässerung, wie sie am ausgeprägtesten in Kalksteingebieten vorkommt. Hier verschwinden die Wasserläufe zum Teil nach kurzem Lauf von der Oberfläche und treten an anderer Stelle wieder zu Tage. Ein Beispiel bieten die Karstgebiete von Istrien. Unterbrechungen der Umrahmung der Stromgebiete entstehen durch Wasserteilung und Flußvermischung. Die *Wasserteilung* tritt ein, wenn die Wasserscheide im Quellgebiet über ebenen Boden mit Sümpfen oder Seen hinweggeht, und diese ihr Wasser nach zwei Abdachungen senden. So geben die Rokitnosümpfe ihr Wasser zur Weichsel und zum Dnjepr, und ein See in 625 m in Gudbrandsdalen in Norwegen an den Rauma- und den Laagen Elf. Treten dagegen zwei Flüsse während ihres Laufes miteinander in Verbindung, so spricht man von *Flußvermischung*, Bifurkation oder Gabelung. Der Orinoco z. B. sendet einen Arm zum Rio Negro, also in das Amazonasgebiet. Die Donau verliert unterhalb von Tuttlingen einen Teil ihres Wassers, der 15 km südlich davon im Quelltopf der Aach (die zum Bodensee geht) wieder zutage tritt. Häufig ist eine Flußvermischung im Unterlauf, besonders bei Deltabildungen. Es ist dann eine Trennung der einzelnen Gebiete nicht mehr möglich, und es entstehen Flußpaare, wie Ganges und Brahmaputra, Amazonas und Tocantins.

2. Der Wasserhaushalt der Flüsse. Das Wasser der Flüsse stammt aus Quellen, von Niederschlägen und der Eis- und Schneeschmelze. Im allgemeinen findet durch das Zusammentreten verschiedener Wasseradern flußabwärts eine Zunahme der Wassermenge statt. Eine Ausnahme hiervon bilden nur niederschlagsarme, trockene Gebiete, in denen die Verdunstung größer ist als die Zufuhr. Als verstärkend treten außerdem gerade in solchen Gegenden Bewässerungsanlagen hinzu. Als Beispiel können dienen der Nil, die Wolga, der Amu- und Syr-darja, wie überhaupt alle Steppenflüsse. Aehnlich ist das Verhältnis bei Flüssen mit sehr starker Versickerung in den umgebenden Boden, zum Beispiel beim Tagliamento.

Die *Abflußmenge* ist abhängig vom Niederschlag und von der Verdunstung im Einzugsgebiet, oder gleich der Differenz von Niederschlag und Verdunstung. Das Verhältnis ist aber nicht konstant, da der Abfluß auch relativ, nicht nur absolut, mit der Niederschlagsmenge wächst. Außerdem kommen noch eine ganze Reihe von Faktoren hinzu, so daß eine allgemein gültige nur auf den Niederschlag bezogene Formel kaum aufgestellt werden kann. So vermindert feuchte und kühle Luft die Verdunstung und steigert damit den Abfluß; im Gegensatz dazu verringert ihn warme und trockene Luft durch Verstärkung der Verdunstung. Daneben kommen in Betracht Form und jahreszeitliche Verteilung des Niederschlags. Fällt dieser in fester Form, im Winter oder in Gletschergebieten, so wird er für längere Zeit aufgestapelt und kommt dem Abfluß erst in der Schmelzperiode zugute. Es folgt schon daraus, daß durchaus nicht immer der in einem Jahr fallende Niederschlag auch in diesem zum Abfluß kommen muß. Verschiedenheiten ergeben sich auch aus den Abdachungsverhältnissen des Einzugsgebietes, mit zunehmender Steilheit wird der Abfluß beschleunigt. Aus durchlässigem Boden fließt im allgemeinen mehr Wasser ab, weil es durch Versickerung der Verdunstung entzogen wird. Hingegen dürfte auf undurchlässigem Boden der Abfluß schneller vor sich gehen, da natürlich das Bodenwasser langsam fließt. Wichtig ist endlich die Vegetationsdecke. Pflanzenarmer Boden beschleunigt das oberflächliche Abfließen

und verstärkt deshalb in der niederschlagsreichen Zeit die Wassermenge; dagegen vermindert er den Abfluß in der trockenen Zeit oder hebt ihn ganz auf. Eine dichte Vegetationsdecke hält das Wasser zurück und gibt es nur langsam ab. Sie dient also als eine Art Speicher, bei dem allerdings die Verdunstung durch den Verbrauch der Pflanzen sehr groß ist.

Entsprechend der jährlichen Periode des Niederschlages und dem Ineinandergreifen der genannten Faktoren haben die Flüsse eine jährliche Periode der Wasserführung. Es lassen sich hierbei eine Anzahl von Typen aufstellen.

In den Tropen überwiegt im allgemeinen der Einfluß des Niederschlages, die Hochwasserstände folgen dementsprechend den Regenzeiten. Die Schwankungen zwischen Hoch- und Niedrigwasser sind im einzelnen davon abhängig, ob eine ausgeprägte Trockenzeit vorhanden ist oder nicht. Fällt die Regenzeit, wie beim blauen Nil, mit der Schneeschmelze zusammen, so werden die Unterschiede gesteigert; sie vermindern sich, wenn, wie bei den Aequatorialströmen, dem Amazonas und Kongo, die Nebenflüsse aus Gegenden verschiedener Regenzeit kommen. Beim Ganges bewirkt dasselbe die Tatsache, daß er auch im Winter vom Himalaya durch den Antipassat Niederschläge erhält.

In den subtropischen Winterregengebieten mit ihren regenarmen Sommern haben die Flüsse ihr Hochwasser im Winter. Hier liegt auch die Gegend der stärksten Schwankungen, weil im Sommer mit der intensiven Erwärmung eine sehr große Verdunstung eintritt. Es führt dies zur Erscheinung der nur zeitweise fließenden oder intermittierenden Flüsse (Fiumaren). Am ausgeprägtesten macht sich dies bei den Wadis der nordhemisphärischen Wüsten und den Rivieren von Südafrika geltend. Es gibt hier Flüsse, die jahrelang gar kein oberflächlich abfließendes Wasser führen, so kommt der Swakop in Deutsch-Südwestafrika nur ungefähr alle sieben Jahre zum Meere ab. Eine Ausnahme machen in dieser Zone im allgemeinen nur die Flüsse, deren Quellflüsse aus höheren Gebirgen kommen, wie der Guadalquivir und der Po.

Mittel- und Westeuropa ist charakterisiert durch nicht allzu große Schwankungen und durch den starken Einfluß der Schneeschmelze auf die Jahreskurve. Im Mittelgebirge und im Flachland fällt das Hochwasser gewöhnlich in den Frühling, in die Zeit des Schmelzens des Winterschnees, das Minimum des Wasserstandes wird am Ende des Sommers erreicht, wenn die Verdunstung, der Verbrauch durch die Vegetation und die Aufnahmefähigkeit des Bodens am größten ist. Trotzdem sind die Niederschlagsmengen auch gerade in dieser Zeit am bedeutendsten. In den Alpen tritt das Maximum etwas später ein (April und Mai), entsprechend der verspäteten Schneeschmelze, und derselbe Grund führt auch in Skandinavien zu einem sommerlichen Hochwasser. Das Minimum fällt in den Alpen auf den Februar, da im Sommer der Einfluß der Verdunstung durch den Abfluß der Gletscher ausgeglichen wird. Im allgemeinen sind die mittel- und westeuropäischen Flüsse im Winter nicht sehr wasserarm, weil dann die Verdunstung gering ist. Dies ist anders bei den Flüssen von Rußland und Sibirien, die im Winter sehr wasserarm sind, weil aller Niederschlag in fester Form aufgespeichert wird. Das Hochwasser kommt mit der Schneeschmelze im Spätfrühjahr, der Sommer hat ebenfalls geringere Wassermengen als im Westen, weil hier nun die Verdunstung besonders intensiv ist.

Der Abflußfaktor, das heißt der Abfluß in Prozenten des Niederschlages, ist in Mitteleuropa, den Nordalpen und Osteuropa der folgende:

	Winter	Frühling	Sommer	Herbst
Deutsche Mittelgebirge	44,4	43,6	13,8	22,7
Nordalpen	54,4	76,0	42,8	51,9
Osteuropa	28,5	76,2	11,2	11,9

Das Minimum des Abflusses fällt also überall in den Sommer, ist in den Alpen wegen des Schmelzwassers am wenigsten ausgeprägt, in Osteuropa dagegen durch die große Verdunstung am stärksten. Das Maximum fällt überall in die Zeit der Schneeschmelze.

Bei vielen Strömen tritt eine Mischung der verschiedenen Typen und dadurch ein teilweiser Ausgleich der Schwankungen ein. Die Wahrscheinlichkeit dazu ist um so größer, je ausgedehnter das Stromgebiet ist. So vereinigt der Rhein das Bild eines Alpen-, Mittelgebirgs- und Ebenenflusses, der Po das eines alpinen und eines mediterranen, und, wie schon erwähnt, der Amazonas den Charakter der tropischen Flüsse der Nord- und Südhemisphäre. Damit hängt es zusammen, daß im allgemeinen bei großen Flüssen die Schwankungen geringer sind als bei kleinen.

So verhält sich die Menge des wasserreichsten zum wasserärmsten Monat beim Rhein wie 1:1,46, bei der Elbe wie 1:1,52. Ebenso tritt eine Dämpfung der Unterschiede vom Oberlauf gegen die Mündung ein.

Die außergewöhnlichen Hochwasser, die bei flachen Ufern mit ausgedehnten Ueberschwemmungen verbunden sind, entstehen durch plötzliche Vermehrung des Zuflusses und werden dann Schwellhochwasser genannt, oder durch Verminderung

der Abflußmöglichkeit, die **Stauhochwasser**. Der Zufluß kann plötzlich stark vermehrt werden durch außergewöhnlich starke Niederschläge, oder durch plötzlich einsetzende heftige Schneeschmelze. Dasselbe bewirken unvorhergesehene rasche Entleerungen von aufgestauten Wasserbecken durch Dammbrüche (Durchbruch des vom Vernagtgletscher aufgestauten Abflusses der Rofener Ache). Stauhochwasser dagegen sind besonders häufig bei Flüssen mit Eisgang, wenn irgendwelche engen Stellen leicht durch das abwärts treibende Eis verstopft werden (Rhein, Elbe, Weichsel). Wenn durch klimatische Bedingungen die Eisdecke im Unterlauf später aufgeht wie im Mittel- und Oberlauf, so pflegen solche Stauhochwasser meist im Frühjahr einzutreten, wie bei den von Süden nach Norden fließenden Flüssen von Sibirien. Bei starker Steigerung der Wassermenge kann auch in Gebirgsengen eine Anstauung eintreten, wie sie bei der Donau und der Theis durch die Engen zwischen Bazias und Orsova oft hervorgerufen worden ist. Endlich sind plötzliche Absperrungen durch Erdrutsche oder Bergstürze, in den Tropen Verstopfungen durch Pflanzenbarren häufig die Ursache.

Neben den jahreszeitlichen Schwankungen gehen solche von Jahr zu Jahr einher, die besonders in Gegenden mit starken Unterschieden in der jährlichen Niederschlagsverteilung und in solchen mit unregelmäßig fallenden Niederschlägen bemerkbar sind. Es scheint bei ihnen ein gewisser Zusammenhang mit den von E. Brückner konstatierten Klimaschwankungen vorzuliegen.

3. Das Flußwasser. 3a) **Temperaturverhältnisse.** Nur über die Temperaturverteilung in den mitteleuropäischen Flüssen ist man nach Untersuchungen von Forster genauer unterrichtet. Es ergeben sich folgende allgemeine Tatsachen: Infolge der fortdauernden Mischung kommen Temperaturunterschiede in dem Körper des Flusses kaum vor, es herrscht von der Oberfläche bis auf die Sohle im großen und ganzen dieselbe Temperatur. Für das thermische Verhalten sind maßgebend die Wärmeverhältnisse der Umgebung und die Ursprungstemperatur des Wassers. Es herrscht eine gewisse Uebereinstimmung mit der Lufttemperatur, die nur gestört wird durch das Verhalten des Wassers gegen Erwärmung. So tritt eine Verspätung des Maximums und Minimums am Tage und eine Herabminderung der Schwankungen ein. Auch der jährliche Gang entspricht dem der Luft. Abweichend verhalten sich Gletscherflüsse, die im Winter wärmer, im Sommer kühler sind als die umgebende Luft. Seeabflüsse ähneln in ihrer Temperatur der der Seen, sie sind vom April bis Juni kälter als die Luft, und erreichen im Winter ein Maximum des Wärmeüberschusses. Während sich diese Einflüsse weithin bemerkbar machen, im Rhein etwa bis nach Speyer, hören sie bei Quell- und Gebirgsflüssen ziemlich rasch auf. Auch diese sind im Sommer, besonders im Juli und August kühler, im Winter besonders im Dezember und Januar wärmer als die Luft. Flachlandflüsse endlich haben im ganzen Jahr einen Wärmeüberschuß.

In der Tabelle sind für 4 Monate die Unterschiede gegen die Lufttemperatur für einzelne typische Fälle zusammengestellt:

	Januar	April	Juli	Oktober
Sill b. Innsbruck	+ 3,6	— 2,9	— 7,8	— 2,2
Rhone b. Genf	+ 4,9	— 0,5	— 1,3	+ 3,8
Ach bei Memmingen . . .	+ 5,0	— 2,9	— 7,0	— 2,5
Oder b. Breslau	+ 2,1	+ 1,1	+ 1,2	+ 0,8

Im einzelnen wechseln natürlich die Flüsse auf ihren verschiedenen Laufstrecken ihr Verhalten. So ist der Rhone im Oberlauf ein Gebirgsfluß, im Mittellauf ein Seeabfluß und im Unterlauf ein Flachlandstrom. Ebenso bedingen Nebenflüsse gewisse Abweichungen: Die Donau bei Dillingen hat den Charakter eines Flachlandflusses, bei Wien durch die vielen alpinen Zuflüsse den eines Gletscher- oder Gebirgsflusses. Der Gang der Temperatur im Lauf des Jahres ist annähernd derselbe wie bei der Luft, nur bei Seeabflüssen tritt eine Verspätung ein.

3b) **Eisbildung.** Bedingung für eine Eisbildung auf Flüssen ist, daß die Wassertemperatur auf 0^0 herabgeht. Dazu wieder ist es notwendig, daß die Temperatur der Luft den ganzen Tag unter 0^0 liegt oder doch mindestens im Tagesmittel niedriger ist als 0^0. Je höher die Wassertemperatur in dem Augenblicke ist, in dem die der Luft unter 0^0 herabgeht, desto strengere und lang andauernde Kälte wird bei dem thermischen Verhalten des Wassers notwendig sein, um dieses auf 0^0 abzukühlen. Bei der Eisbildung selbst sind zu unterscheiden: das gewöhnliche, harte und glatte Oberflächeneis, das auf fließenden Gewässern nur bei großer Kälte entsteht, das bei Schneefall und Frostwetter durch Zusammenfrieren treibenden Schnees gebildete Schneeeis, und das Grundeis. Das Grundeis kommt dadurch zustande, daß auf oder unter den Gefrierpunkt abgekühltes Wasser durch Berührung mit festen Körpern erstarrt. Es setzen sich dann Eiskristalle an, die wieder Kerne für größere Massen von Grundeis bilden. Steigt dieses endlich an die Oberfläche, so entstehen nach und nach tellerförmige Schollen von bröckeliger Beschaffenheit. Die Bildung einer zusammenhängenden Eisdecke kann auf zweierlei Weise vor sich

gehen. Bei langsam fließenden Flüssen wächst zuerst am Ufer entstandenes Eis gegen die Strommitte vor und schließt sich zu einer meist glatten Oberfläche zusammen. Bei stärkerer Strömung spielt das Treibeis, das aus Schnee- oder Grundeis besteht, die Hauptrolle. Die treibenden Massen stauen sich dann irgendwo zu einer unebenen Decke zusammen. Für den ersten Fall sind die großen, russischen Ströme, für den zweiten die meisten mitteleuropäischen Flüsse charakteristisch.

Der Augenblick, die Art und die Dauer des Gefrierens hängt vollkommen von klimatischen Bedingungen, das heißt vom Eintritt, der Dauer und der Richtung der Frostperiode ab. So frieren die russischen Flüsse, die nach Norden fließen von der Mündung, die nach Süden gehenden von der Quelle an zu. In Europa und Nordasien nimmt im allgemeinen die Dauer der Eisbedeckung auch von Westen nach Osten zu: Eisbedeckung der Weichsel im Mittel 64 bis 67 Tage, der obersten Wolga 130, der unteren 93, des Ob 168 und der Lena 203 Tage.

3c) Die Farbe des Flußwassers. Die Farbe des Flußwassers ist von Natur aus, wie die allen anderen Wassers, blau. Mit zunehmender Tiefe des Wassers nimmt die Intensität dieser Eigenfarbe immer mehr zu. Daneben entsteht durch die Spiegelung der Umgebung eine scheinbare Farbe. Die Eigenfarbe des Wassers, die in den Flüssen kaum irgendwo vorhanden ist, wird nun abgeändert durch Beimengung von schwebenden Partikeln und durch Auflösung von färbenden Substanzen. Von besonderem Einfluß sind die schwebenden Teilchen, die zum Beispiel vom Löß der Umgebung stammend dem gelben Fluß von China, dem Hwang-ho seine Farbe verleihen, oder die als schwarzer Schlamm dem Rio negro in Patagonien seinen Namen gegeben haben. Der Red-River und der Rio Tinto in Spanien führen im Wasser suspendierte Kupferverbindungen und die vielen roten Flüsse Mitteldeutschlands kommen meist aus Gegenden mit einem rötlich-gelblich verfärbten Lehm. Bei Flüssen aus Kalkgebieten nimmt mit wachsender Schlammführung die Helligkeit der Farbe zu. So hat die Isar bei München bei niederem Wasserstand eine dunkelgrüne Färbung, die bei hohem Wasserstand in ein trübes Gelbgrün und endlich in ein schmutziges Gelb übergeht. Daneben bewirken besonders feine, suspendierte organische Bestandteile von unsichtbarer Größe Verfärbungen des Wassers nach grün hin.

Unter den färbenden gelösten Substanzen verstärkt Kochsalz, wie im Meer, die blaue Farbe. Einen schwarzen Ton verleihen dem Wasser die Huminsäuren. Ihnen verdanken die meisten sogenannten schwarzen Flüsse, die gewöhnlich aus Moor oder Sumpfgebieten kommen, ihre Färbung. Es scheint aber nach Versuchen von Reindl, daß dazu auch ein Gehalt an Alkalien notwendig ist, wie dieser den aus Urgebirgsformationen kommenden Flüssen eigentümlich ist. Es bilden sich dann lösliche humussaure Alkaliverbindungen, während die Kieselsäure als weißer Niederschlag auf dem Flußbett zurückbleibt. Enthalten Flüsse dagegen kohlensauren Kalk und kohlensaure Magnesia, so gehen diese mit den Humussäuren unlösliche, sich ausscheidende und am Boden niederschlagende Verbindungen ein. Genau dasselbe tritt ein, wenn Schwarzwasserflüsse auf Kalkboden übertreten. Befördert wird die Schwarzfärbung durch kohlensaures Eisenoxydul, durch Diatomeen und durch das auffallende Fehlen von suspendierten Teilchen in solchen Flüssen.

3d) Gehalt an gelösten Stoffen. Das Flußwasser ist niemals vollkommen rein, sondern enthält immer Beimengungen in der Form gelöster Substanzen. Je nach der Beschaffenheit der Gesteine des Quellgebietes wechselt deren Beschaffenheit. Es sind im allgemeinen alle auch im Quellwasser vorkommenden Bestandteile vertreten, nur ist das Flußwasser durchschnittlich ärmer daran, weil ihm viel mehr oberflächliches, verhältnismäßig noch reines Wasser zugeführt wird.

Am allgemeinsten und in größter Menge kommt kohlensaurer Kalk vor, in geringerem Maße ist kohlensaure Magnesia vertreten. Eine Ausnahme hiervon bilden nur Flüsse, die durch Gegenden mit dolomitischen Gesteinen fließen. Aehnlich verhalten sich die Sulfate von Kalk und Magnesia. Unbedeutend ist die Menge der Chloride, wenn auch Chlornatrium ziemlich allgemein verbreitet ist, und die der Kieselsäure, die nur etwas zunimmt bei Flüssen, die aus Gebieten mit Silikatgesteinen kommen.

Die Elbe entführt aus dem 48453 km² großen böhmischen Flußgebiet in 6 Milliarden m³ Wasser 662,68 Mill. kg gelöste Substanzen, davon sind 140,38 Mill. kg Kalkerde, 28,13 Mill. kg Bittererde, 54,52 Mill. kg Kali, 39,6 Mill. kg Natron, 25,32 Mill. kg Chlornatrium, 45,69 Mill. kg Schwefelsäure und 1,5 Mill. kg Phosphorsäure.

Häufig sind organische Substanzen in der Form von Humussäuren vorhanden. Im allgemeinen hat man gefunden, daß Flüsse aus Gebieten, in denen silikatreiche Gesteine oder Sandsteine vorwiegen, ärmer an gelösten mineralischen Bestandteilen sind, als die aus Gegenden mit Kalksteinen. Solche, die Stellen mit reicher Humusbildung durchfließen, sind arm an gelösten

mineralischen Substanzen und reich an Humussäuren: So enthalten die Flüsse des bayerischen Waldes, die Urgebirgsformationen entstammen, in 1 l Wasser im Mittel 87 mg, die aus der Keuper- und Triasgegend von Oberfranken dagegen 248 mg Trockenrückstände.

Für die Menge finden sich unter anderen folgende Angaben:

Rhein bei Köln	200 g in 1 cbm
Elbe bei Hamburg	237 g in 1 cbm
Rhone bei Lyon	145 g in 1 cbm
Donau bei Pest	187 g in 1 cbm
Nil bei Kairo	231 g in 1 cbm
Chéliff bei Orléansville	780 g in 1 cbm
Orinoco	72 g in 1 cbm
Amazonas	66 g in 1 cbm
Parana	101 g in 1 cbm

Es ergibt sich, daß die Summe der in das Meer geführten gelösten Substanzen sich etwa auf $^1/_{6000}$ des Wassergewichtes beläuft, und jährlich auf etwa 4,1 Billionen kg geschätzt werden darf.

Im einzelnen schwankt die Menge mit dem Wasserstand, sie nimmt mit steigender Wassermenge ab, weil das Hochwasser meist von oberflächlich ablaufenden Regenwasser herrührt, die gelösten Bestandteile aber aus Quellwasser stammen. So hatte der Rhein bei einer Hochflut im März 1851 in 100000 Teilen Wasser 11,23, in einer Trockenperiode im März 1852 dagegen 17,08 Teile gelöster Bestandteile. Aus demselben Grund nimmt der Gehalt in der nassen Jahreszeit ab, im Winter dagegen im allgemeinen zu.

4. Bewegung des Wassers in Flüssen. Die Bewegung des Wassers, das Fließen, wird bedingt durch die Wirkung der Schwerkraft, und zwar ist sie als ein Fall auf einer schiefen Ebene aufzufassen. Die Geschwindigkeit muß also abhängig sein vom Gefäll und es muß die Formel $v = \sqrt{2 . g . h}$, wobei h der Höhenunterschied auf einer bestimmten Strecke ist, anzuwenden sein. Danach müßte nun die Geschwindigkeit von der Quelle bis zur Mündung zunehmen. Daß dies nicht der Fall ist, liegt an dem Vorhandensein von Reibungswiderständen, die durch eine äußere und innere Reibung hervorgerufen werden.

Die äußere Reibung entsteht an den Wandungen des Flußbettes, wozu natürlich auch die Sohle gehört. Sie wird verstärkt durch besondere Rauheiten des Bettes, wie Klippen, seitliche Vorsprünge, Sand- und Kiesbänke. Gering, wenn auch nicht ganz ohne Bedeutung, ist die Reibung mit der über dem Fluß liegenden Luft.

Die innere Reibung wird bedingt durch das Aneinandervorbeigleiten von einzelnen Wasserfäden, die verschiedene Geschwindigkeit haben, und sie wird durch Wirbelbildungen infolge von Unebenheiten des Flußbettes wesentlich verstärkt.

Diese Reibungswiderstände zehren im allgemeinen die gesamte Beschleunigung auf, so daß gewöhnlich eine Geschwindigkeitsverminderung von oben nach unten eintritt.

Im einzelnen entstehen folgende Geschwindigkeitsverteilungen:

Es ist klar, daß die Reibung an den Wandungen des Bettes am größten sein wird, hier also die stärkste Verzögerung und die geringste Geschwindigkeit sein muß. Daraus ergibt sich eine Zunahme der Geschwindigkeit von den Seiten nach der Mitte und von der Sohle nach oben. Das Maximum wird aber nicht an der Oberfläche, sondern etwas unterhalb derselben, infolge der Reibung an der Luft, erreicht. Im allgemeinen liegt diese Stelle etwa bei $^3/_{10}$ der Tiefe von der Wasseroberfläche an gerechnet. Die Isotachen, die Linien gleicher Geschwindigkeit, verlaufen etwa in der in der Figur angegebenen Weise.

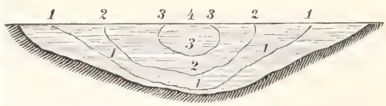


Fig. 1a. Linien gleicher Geschwindigkeit im Querschnitt. Aus Supan, Grundzüge der physischen Erdkunde.

Das Mittel aus den Geschwindigkeiten aller in einem Querschnitt gelegenen Wasserteilchen bildet die mittlere Geschwindigkeit des Stromes. Das Produkt mit dem Areal dieses Querschnittes gibt dann die Wassermenge des Stromes. Im allgemeinen beträgt die mittlere Geschwindigkeit $^4/_5$ der an der Oberfläche gemessenen und das doppelte der Bodengeschwindigkeit. Sie erreicht bei großen Flüssen selten mehr als 3 m und steigert sich bei Wildwassern auf 5 bis 6 m.

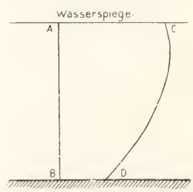


Fig. 1b. Linien gleicher Geschwindigkeit i. Längsprofil. v. Z. nach Brückner.

Die größte Geschwindigkeit wird nach dem Gesagten über dem tiefsten Punkt liegen, wenn der Querschnitt symmetrisch sein sollte, also über der Mitte. Die Verbindungslinie aller größten Geschwindigkeiten auf der Oberfläche wird der Stromstrich genannt, er verläuft gewöhnlich über der

Verbindungslinie der tiefsten Stellen im Flußbett, dem Talweg. Bei Krümmungen des Flusses drängt der Stromstrich an das konkave Ufer (a), also an die konvexe Seite des Flusses, heran und entfernt sich vom konvexen Ufer (b). Im einzelnen findet nun aber kein geradliniges der Flußrichtung parallel folgendes Fortschreiten der Wasserteilchen statt, also kein Gleiten der einzelnen Wasserschichten übereinander, sondern eine Bewegung in Spiralbahnen, das heißt, es vereinigt sich mit der stromabwärts fortschreitenden Bewegung eine transversale. Durch die Verzögerung am Ufer muß eine Art von Stauung eintreten, diese führt zu einer Erhebung des Wasserspiegels an dieser Stelle und demnach zu einem Gefäll nach dem tiefer liegenden Stromstrich. Zum Ausgleich tritt an der Sohle eine entgegengesetzte Bewegung ein, das heißt, in der Richtung nach dem Ufer. Beide Bewegungen haben eine stromabwärts gerichtete Komponente, und zu jeder Seite des Stromstriches liegt ein System von Spiralen. Tritt aber eine Vermehrung der Wassermenge bei steigendem Wasserstand ein, so liegt nun der Stromstrich höher, und die ganzen Verhältnisse drehen sich um. Neben diesen regelmäßigen Bewegungen sind noch wirbelförmige, auf- oder absteigende vorhanden, die sich in Wirbeltrichtern oder Aufwallungen bemerkbar machen. In abwärts fortschreitender Form entstehen sie an der Grenze von Wasserfäden mit verschiedener Geschwindigkeit oder verschiedener Richtung; an Unebenheiten des Flußbettes dagegen sind sie stationär. Je nach ihrer Höhe und der Geschwindigkeit des Wassers werden diese entweder einfach umflossen oder sie erzeugen einen Aufstau des Wassers und eine Welle über sich. Ragen sie über den Wasserspiegel empor, so wird hinter und vor ihnen die Geschwindigkeit vermindert, an den Seiten gewöhnlich unter Strudel- oder Wellenbildung vermehrt. Ebenso stauen seitlich vorspringende Hindernisse das Wasser an, das dann am Ufer stromaufwärts zurückfließt. Die unterhalb desselben befindlichen Wassermengen werden vom Strom gleichsam mit fortgesaugt, sodaß am Ufer ebenfalls eine rückläufige Bewegung einsetzen muß. Es sind das die sogenannten Gegenströmungen oder Widerströme (Fig. 3).

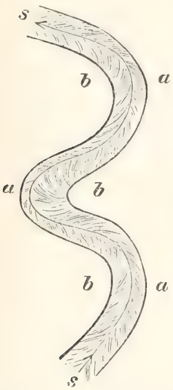


Fig. 2. Lage des Stromstrichs in Krümmungen. Aus Supan, Grundzüge der physischen Erdkunde.

Der Grad der Geschwindigkeit. Die Geschwindigkeit (V) wird bedingt durch die Beschleunigung (G) durch die Schwerkraft, ihr wirkt entgegen die Reibung (R), die wiederum mit zunehmender Geschwindigkeit wächst (Fig. 3).



Fig. 3. Gegenströmung an einem Vorsprung. Aus v. Neumayr, Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtungen auf Reisen.

Es sind drei Beziehungen möglich:

1. $G > R$, in diesem Fall nimmt V zu, damit aber wächst R.

2. $G < R$, hier nimmt V ab, damit aber auch R.

3. $G = R$, dann wird V gleich bleiben.

Fall 1 und 2 führen also immer zu Fall 3, bei dem die ganze Beschleunigung zur Ueberwindung der Reibung verbraucht wird. Die Beschleunigung ist durchaus abhängig vom Gefäll, die Reibung dagegen vom Querprofil. Während mit wachsendem Gefäll die Geschwindigkeit zunimmt, ergeben sich beim Querprofil folgende Beziehungen. Je

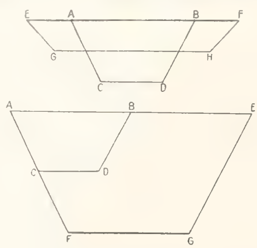


Fig. 4. Abhängigkeit der Geschwindigkeit vom Querschnitt.

größer der sogenannte benetzte Umfang des Querschnittes, das heißt je größer die Berührungsfläche zwischen Wasser und Bett ist, desto größer muß auch die Reibung sein.

Sie wird also bei schmalen, aber tiefen Flüssen geringer sein als bei breiten und flachen. Neben der Form ist natürlich auch die Größe des Querschnittes von Bedeutung. Mit der Größe des Querschnittes wächst der benetzte Umfang, aber nur in arithmetrischer Progression, während die Fläche in geometrischer wächst. Es ist dann also der unter Reibung stehende Teil des Querprofils kleiner als beim kleineren Querprofil. Bei ähnlicher Form muß demnach im größeren Querschnitt die Geschwindigkeit größer sein als im kleinen (Fig. 4).

Da nun weiter die Querschnittsgröße abhängig ist von der Wassermenge, so folgt daraus, daß die Geschwindigkeit um so größer ist, je bedeutender die Wassermenge ist.

Aus der gegenseitigen Beeinflussung der in Betracht kommenden Faktoren ergibt sich etwa folgendes Bild. Im Oberlauf überwiegt bei großem Gefäll und kleiner Wassermenge der Gefällsfaktor, die Geschwindigkeit ist also hier am größten. Analoges tritt im Unterlauf ein, bei dem kleinsten Gefäll und der größten Wassermenge, so daß die Geschwindigkeit hier am geringsten ist.

Im einzelnen treten natürlich starke Abweichungen auf. Der Rhein hat bei Mannheim mit kleinem Gefäll eine Geschwindigkeit von 1,5 m, im Bingerloch, wo jenes wächst, 3,4 m, und bei Koblenz wieder 1,9 m. Der Einfluß der Wassermenge macht sich bei Hochwasser geltend. So beträgt die Geschwindigkeit im Rhein bei Straßburg bei Niedrigwasser 1,50 m, bei Mittelwasser 2,15 m, bei Hochwasser 2,85 m.

5. Die Arbeit des fließenden Wassers. Wie jeder in Bewegung befindliche Körper besitzt auch das Wasser lebendige Kraft und ist imstande Arbeit zu leisten.

Da die Kraft gleich ist dem halben Produkt aus der Masse und dem Quadrat der Geschwindigkeit, so folgt, wenn man für die Geschwindigkeit den Wert von $\sqrt{2 . g . h}$ einsetzt,

$$K = M . h . g.$$

Es wird also die Arbeitsleistung bestimmt durch Wassermenge und Fallhöhe. Die Arbeitskraft wird aufgewendet zum Transport von losem Material, zum Angriff des Flußbettes durch die Erosion nach der Tiefe und nach der Breite, und zum Aufbau neuer Teile aus dem transportierten Material, zur Ablagerung.

Das fließende Wasser ist also in dieser Hinsicht den anderen Kräften, dem fließenden Eis, der fließenden Luft und der Brandung vollkommen gleich.

Das Verhältnis der drei Arbeitsweisen kann nun das folgende sein:

Die Last des zu transportierenden Materials ist kleiner als die Wasserkraft, dann wird alles transportiert und es bleibt ein Kraftüberschuß für die Erosion.

Die Last ist gleich der Wasserkraft, dann wird nur transportiert.

Die Last ist größer als die Wasserkraft, dann wird nur ein Teil transportiert und der Rest abgelagert.

Aus den früher behandelten Verhältnissen der Wassermenge und Geschwindigkeit folgt, daß im allgemeinen im Oberlauf die Erosion, im Unterlauf die Anhäufung überwiegt, daß dagegen im Mittellauf beide gleich stark sind. Jede Veränderung der Geschwindigkeit und der Wassermenge ruft natürlich Veränderungen dieses Schemas hervor.

6. Der Transport der Sinkstoffe. Die sogenannten Sinkstoffe eines Flusses bestehen aus dem Zerstörungsmaterial der in der Umgebung anstehenden Gesteine, die in grober Form als Geschiebe oder Gerölle, in feinerer als Kies und Sand, und in feinster Form als Schlamm auftreten. Mit ihnen vereinigen sich die schon besprochenen gelösten Bestandteile.

Die gröberen Teile — Gerölle und ein Teil des Sandes — werden auf dem Boden des Flusses, die feineren — der andere Teil des Sandes und der Schlamm — schwebend im Wasser weiter befördert.

Das mitgeführte feste Material kann aus folgenden Quellen stammen.

1. aus dem Flußbett selbst;
2. aus Material, das durch die Zerstörung der Uferwände entsteht, und unmittelbar in den Fluß fällt;
3. aus Trümmermassen, die außerhalb des Flusses entstanden sind und ihm durch Rinnsale, Wildbäche, Lawinen, Gletscher und durch das Gekriech zugeführt werden;
4. aus feinen vom Wind transportierten und in den Fluß gewehten Bestandteilen.

Die ersten drei Quellen liefern Material jeglicher Größe, die vierte natürlich nur feinen Sand und Staub.

Im Fluß selbst tritt eine weitere Umwandlung des Materials ein, das Geröll wird abgenutzt und unter Umständen gelöst, so daß im Lauf der Zeit Sand und Schlamm aus ihm entsteht. Während die Gerölle natürlich allen Gesteinen entstammen können, besteht der Sand fast immer nur aus Quarz, da fast alle anderen Mineralien vorher zerstört oder gelöst werden. Im Schlamm überwiegen tonige Bestandteile.

Die Bewegung der Gerölle erfolgt durch die Stoßkraft des Wassers bei frei liegenden Geröllen im allgemeinen in einer rollenden Bewegung. Die Größe und das Gewicht der gerade noch transportierten Gerölle wird bedingt durch die Geschwindigkeit des Wassers an der betreffenden Stelle. Es hat sich dabei gezeigt, daß im allgemeinen eine geringere Geschwindigkeit notwendig ist,

um Gerölle, die schon in Bewegung sind, weiter zu verfrachten, als um diese überhaupt in Bewegung zu versetzen.

Es kann entweder das gesamte Geschiebe der Flußsohle in Bewegung versetzt werden, wie es in Gebirgsflüssen und bei Hochwasser der Fall ist, so daß also eine Art von Geröllstrom entsteht, oder aber der Transport erfolgt stoß- oder ruckweise in der Form von Kies- oder Sandbänken. Diese haben gewöhnlich eine längliche, zum Teil dreieckige Gestalt, wechseln zu beiden Seiten des Stromstriches ab (Fig. 5), und fallen stromaufwärts sanfter ab als stromabwärts. Der Stromstrich wird durch sie an das entgegengesetzte Ufer gedrängt, so daß hier gewöhnlich

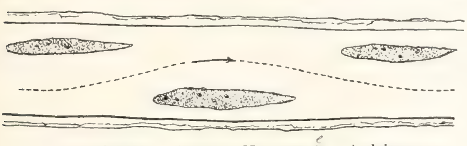


Fig. 5. Sandbänke. Aus v. Neumayr, Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtungen auf Reisen.

tiefere Stellen entstehen, während die Bänke durch eine Art Schwelle miteinander verbunden sind. Eine Ausnahme hiervon bilden verwilderte Stromstrecken (Fig. 6), hier sind die Bänke unregelmäßig angeordnet, so daß der Strom in einzelne Arme zerlegt wird. Das Geröll wird am oberen Ende der Bänke ergriffen, über die Bank hinwegtransportiert und häuft sich dann am unteren Ende wieder an. So wandert langsam die ganze Reihe der Bänke flußabwärts, mit einer Geschwindigkeit, die natürlich langsamer ist als die des Wassers, aber im gleichen Sinn mit dieser sich verändert. Im mittleren Rhein wandern die Bänke etwa 200 bis 400 m im Jahr, in der regulierten Donau 100 bis 150 m.

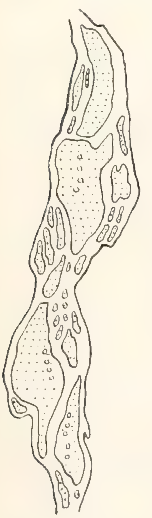


Fig. 6. Verwilderte Flußstrecke (Isar bei Tölz).

Während der Sand in Flüssen mit Geröllbänken gewöhnlich mit dem Wasser abwärts bewegt wird, bildet er in solchen, in denen Gerölle nicht mehr vorkommen, Bänke von derselben Form und Art wie die Geröllbänke. Unter dem Einfluß des darüber hinfließenden Wassers wird deren Oberfläche gewöhnlich in Rippelmarken oder Wellenfurchen gelegt.

Das Wandern des Gerölls und Sandes hängt in seinem Ausmaß von der Wassermenge ab, bei Hochwasser wird mehr und rascher transportiert als bei Niedrigwasser. Nimmt die Wassermenge ab, so wird zuerst das grobe Geröll abgesetzt, und so weiter mit abnehmender Größe bis zum Sand. Eine neue Steigerung der Transportkraft kann dann darüber wieder grobe Gerölle ablagern, so daß eine Lage von Geröll und Sandschichten von wechselnder Korngröße übereinander zu liegen kommen. Die einzelnen Lagen sind mit unvollkommener Schichtung etwas stromabwärts geneigt. Man pflegt diese dem fließenden Wasser eigentümliche Art des Absatzes als Uebergußschichtung zu bezeichnen (Fig. 7). Bei gewöhnlichen Flüssen wird der Transport des Gerölls hauptsächlich durch die Hochwässer besorgt, in periodisch fließenden ausschließlich durch diese. Es werden dann aber gewöhnlich sehr große Mengen auf einmal befördert, wie zum Beispiel beim sogenannten „Abkommen“ der südwestafrikanischen Flüsse. Bei der Wanderung nützt sich das Geröll nach und nach ab, so daß, wenn nicht eine

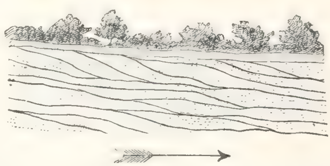


Fig. 7. Uebergußschichtung. Aus Kayser, Lehrbuch der allgemeinen Geologie.

neue Zuführung, etwa in Strecken von stärkerem Gefäll, erfolgt, seine Größe allmählich abnehmen muß. Im Rhein beträgt bei Basel das Gewicht des größten Gerölls 5,9 kg, bei Mannheim 0,1 kg, dann erscheinen wieder solche von größerem Gewicht, erst an der deutschen Grenze ist wieder dasselbe Maß erreicht wie bei Mannheim. Dabei konnte festgestellt werden, daß die Abnutzung bis zur Abrundung der Gerölle rascher als später erfolgt.

Ueber die Größe der Geschiebemenge liegen einige Beobachtungen vor.

So schaffte die Reuß jährlich von 1851 bis 1879 bei einer Wassermenge von 750000000 cbm etwa 146000 cbm Geschiebe in den Vierwaldstätter See, der Rhein 47000 cbm, die Bregenzer Ache 87000 cbm in den Bodensee, und die Ache 142000 cbm in den Chiemsee. Bei Flüssen außerhalb der Gebirge sind diese Mengen geringer,

für den Rhein bei Germersheim werden 278000 cbm, für die Donau bei Wien 465000 bis 894500 cbm im Jahre angenommen. Der Schlamm fließt mit dem Wasser, das heißt, er wird schwebend transportiert, sein allmähliches Sinken wird durch aufsteigende Strömungen in Wirbeln verhindert. Daraus folgt, daß um so mehr Schlamm und um so größere Bestandteile schwebend erhalten werden können, je größer die Wirbelbewegung ist, daß also in rasch fließenden Flüssen und bei Hochwasser der stärkste Transport auch hier stattfindet. Daneben macht sich hier der Einfluß der Zusammensetzung des Wassers geltend, indem mit zunehmendem Gehalt an Salzen ein rascherer Niederschlag erfolgt. Die schwebenden Teilchen sind nicht gleichmäßig im Fluß verteilt, sie sind in der Nähe des Bodens am reichlichsten vorhanden. So wurden im Mississippi bei Carrolton (bei New-Orleans) festgestellt an der Oberfläche 558 g in 1 cbm, in mittlerer Tiefe 652, in der Nähe des Bodens 677.

Die Schlammführung folgt im allgemeinen den Bewegungen des Wasserstandes, so ist sie in den Alpenflüssen im Sommer sehr viel stärker als im Winter. Sie unterliegt begreiflicherweise auch starken zeitlichen Schwankungen.

Die Menge des Schlammgehaltes in den einzelnen Flüssen ist je nach ihrem Charakter, ihren Wasserstandsbewegungen, dem Einzugsgebiet und auch nach ihren Vereisungsverhältnissen sehr verschieden. Im allgemeinen ist sie größer als die Menge der transportierten Geschiebe, übertrifft diese etwa um das 10 bis 15fache, und schwankt zwischen mehreren Hunderttausendsteln und einigen Tausendsteln des Wassergewichtes.

Die Flüsse von Mitteleuropa sind ziemlich schlammarm, sie haben gewöhnlich weniger als 100 g in 1 cbm

Elbe bei Geesthacht	etwa 32 g
Maas bei Lüttich	etwa 43 g
Rhone bei Lyon	etwa 75 g

Viel größere Mengen erreichen die Alpenflüsse:

Durance	etwa 1450 g
Var (Franz. Alpen)	etwa 3580 g

Hohe Zahlen haben alle Flüsse in Gebieten mit ausgesprochenen Regen- und Trockenzeiten:

Irawadi	766 g
Tiber	1189 g
Amu-Darja	1500 g
Ganges	1982 g

Neben dem Wasserstand wirkt der Charakter des Einzugsgebietes je nach der schwereren oder leichteren Verwitterbarkeit der Gesteine. So sind im allgemeinen die Ströme der großen Alluvialebenen sehr reich an mitgeführtem Schlamm, z. B. der Indus und Ganges. Im Gebiet der Donau macht sich dies darin geltend, daß ihr Schlammgehalt an der Mündung im Verhältnis größer ist als bei Buda-Pest. Andere Flüsse dagegen sind an der Mündung ärmer als im Mittel- und Oberlauf. So bringt die Durance etwa 17,2 Millionen Tonnen in den Rhone, der an der Mündung nur 7,06 Millionen Tonnen aufweist.

In Gebirgsgegenden werden bei starken Regengüssen mit nachfolgenden Hochwassern zuweilen ganz enorme Mengen befördert. So transportierte die Rienz bei Bruneck im Pustertal vom 16. bis 19. September 1882 im Mittel 47,9 kg in 1 cbm, im Maximum 75,5, in den folgenden Tagen nur 6,6 kg. Dies führt endlich zu den Muren, wo eine Art Schlammbrei herabfließt, wie beim Wildbach von Sanières, der bei einem Regen in 97920 cbm Wasser 30000 cbm Gestein zu Tal geschafft hat.

Das Transportvermögen wird gesteigert durch Eis, besonders durch das Grundeis, dessen Schollen oft bis zu $^1/_{15}$ des Volumens an festem Material enthalten. Dies macht sich besonders geltend bei einem Eisstau mit einem nachfolgenden Hochwasser. In ähnlicher Weise endlich wirken schwimmende Gras- und Holzmassen in den Flüssen waldreicher tropischer Gegenden.

Es sei hier noch darauf hingewiesen, daß selbst langsam fließende Ströme in Tiefländern noch Material transportieren können. Es liegt das daran, daß sie gewöhnlich auch noch hier im Unterlauf Nebenflüsse aufnehmen. Es ist aber auch stets die Breite des Strombettes unterhalb des Zusammenflusses kleiner als die Summe der Breiten des Haupt- und Nebenflusses. Es muß sich infolgedessen die vergrößerte Wassermenge rascher bewegen und kann wieder stärker transportieren.

7. Die Erosion des fließenden Wassers. Die Erosion des fließenden Wassers, das heißt seine zerstörende Arbeit an seiner Umrahmung, einschließlich des Bodens, kann von zweierlei Art sein.

Es können erstens schon gelockerte feste Stoffe abgelöst werden. Dies geschieht durch die lebendige Kraft des Wassers allein und ist in gewissem Sinn der spülenden Tätigkeit des Regens zu vergleichen. Man pflegt diese Tätigkeit Ablation zu nennen.

Zweitens kann das Bett des Flusses abgenutzt werden. Diese sogenannte Korrasion zerfällt wieder in eine chemische durch Auflösung des Gesteins und in eine mechanische durch Abscheuern des Untergrundes. Diese Tätigkeit vollführt das Wasser mit Hilfe eines Werkzeuges, mit dem mitgeführten Geschiebe oder Sand.

Die Erosion kann endlich nach zwei

Richtungen wirken, nach der Tiefe als sogenannte **Tiefenerosion**, sodann in die Breite als **Seiten- oder laterale Erosion**.

Die Ablation wird unterstützt durch mitgeführte Geschiebe, die gleichsam wie ein im Wasser schwimmender Balken wirken, weil die lebendige Kraft der ganzen Masse des Geschiebes zum Stoß des Wassers hinzukommt. Die chemische Korrasion wirkt natürlich vor allem in Flußbetten in leicht löslichem Gestein, also ganz besonders in Kalksteinen. Es werden dann zum Teil karrenartige Formen, Rinnen und Löcher, herausgearbeitet.

Am wirksamsten ist die mechanische Korrasion. Sie besteht erstens in einer einfachen Abschleifung und Glättung der Felsen, in ähnlicher Weise, wie bei der Arbeit des Windes, ohne daß jedoch dabei eine ähnliche Politur erreicht wird, wie bei dieser. Der abgeschliffene Fels hat eine matte Oberfläche, vergleichbar der der Flußgerölle, oft mit flachmuschelförmigen Vertiefungen.

Daneben geht zweitens eine bohrende Tätigkeit einher, die sich an die wirbelförmige Bewegung des Wassers knüpft, und der mit Recht besonders von **Brunhes** ein bedeutender Anteil an der Erosion zugeschrieben worden ist. Sie erzeugt mit Hilfe von Schleifmaterial, das übrigens auch aus Sand, durchaus nicht nur aus Rollsteinen zu bestehen braucht, mehr oder minder kreisförmige Vertiefungen, die zum Teil als sogenannte Riesentöpfe bezeichnet werden. Die Wandungen sind meist glatt und mit spiralig gedrehten Eintiefungen versehen, in dem stumpfen, schüsselförmigen Ende wird gewöhnlich Geröll abgelagert. Sie kommen in verschiedenem Ausmaß, mit Tiefen bis zu 15 m, nicht nur im festen Flußbett, sondern sehr häufig auch auf Blöcken im Flußbett vor. In großen Flüssen tritt diese bohrende Tätigkeit hinter der

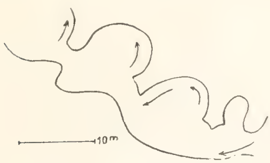


Fig. 8. Flußbett bei Lärdalen in Norwegen. Aus Penck, Morphologie der Erdoberfläche.

anderen zurück, sie fehlt aber nicht vollständig, wie zum Beispiel ihr zuzuschreibende Formen im felsigen Bett der Elbe bei Cossebaude unterhalb von Dresden beweisen. Dagegen steht sie durchaus im Vordergrund bei rasch fließenden Flüssen, deren Bett dann aus einer Reihe von rundlichen Weitungen besteht, die oft überhängende Wände haben, und im Anfang durch relativ schmale Oeffnungen miteinander verbunden sind. Nach und nach werden diese schärferen Vorsprünge zurückgearbeitet und abgerundet, dann zeigen beide Seiten des Flußbettes eine Folge von rundlichen Einwaschungen, wie sie in fast allen Klammen der Alpen an den Wänden, als Zeichen einer früheren höheren Lage des Bachbettes beobachtet werden können (Fig. 8). Das Flußbett des Isonzo bietet zwischen St. Lucia-Tolmein und Salcano bei Görz ebenfalls ein Beispiel dieser Aneinanderreihung solcher Kessel.

Bei größeren Flüssen bilden sich derartige Erscheinungen nur an Stellen, die eine Wirbelbildung hervorrufen, meistens also an Stromschnellen oder Wasserfällen. Bekannt sind sie in jeder Ausbildung von den Granitinseln des ersten Nilkataraktes. Am Rheinfall bei Schaffhausen und beim Niagarafall sind Vertiefungen von 10 m Tiefe und von 50 m Breite eingearbeitet worden.

Beispiele für die Geschwindigkeit der Erosionsarbeit sind des öfteren bei Flußkorrektionen beobachtet worden. So wurde 1714 die Kander direkt in den Thunersee geleitet. Bis etwa 1870 hatte sie ihr Bett an der Ableitungsstelle um 45 m vertieft.

Der Lech wurde 1852 bis 1867 zwischen Schwabstadel und Meitingen gerade gelegt, was die Folge hatte, daß er bis 1884 sein Bett um 5,2 m tiefer legte. Der Simeto hat am Aetna in 200 Jahren ein Bett von 15 bis 100 m Breite und 12 bis 15 m Tiefe in einen Lavastrom eingeschnitten.

Besonders starke Wirkungen werden bei Hochfluten erreicht. Das Kanabcañon, ein Nebental des Colorado-Cañon, wurde 1883 bis 1885 wiederholt von starken Fluten durchflossen, dabei entfernte der Fluß aus seinem Tal Alluvionen von etwa 9 Millionen cbm, und schuf ein neues Tal von 18 m Tiefe, 21 m Breite und 24 km Länge. Die Schlocke, ein in den Rigaischen Meerbusen mündendes Flüßchen, wurde am 14. und 15. April 1900 durch Eisstau aufgedämmt und an einer Stelle zum Ueberlaufen gebracht; in 34 Stunden grub sie sich in Dolomitmergel und Ton eine Schlucht, die oben 5,5 m Breite und 3,7 m Tiefe, und unten 8 m Breite und 1,75 m Tiefe hatte, wobei 2250 cbm Gesteinsmaterial fortgeschafft wurden.

Dasselbe kann beobachtet werden an Erosionsspuren in Klammen und Cañons. So hat die Liechtensteinklamm, die in das Salzachtal mündet, eine Schlucht von nur 2 bis 4 m Breite, aber mit Wänden von über 300 m Höhe, die überall Spuren der Erosion zeigen.

Das Coloradocañon stellt das größte Beispiel seiner Art dar, indem sich hier der

Fluß 1800 m tief durch Ablagerungen des Tertiär, der Kreide, des Jura, der Trias und des Karbon bis in die granitische Unterlage eingeschnitten hat.

8. **Die Ablagerung**. Die Ablagerung von mitgeführtem Material setzt ein, wenn aus irgendwelchen Gründen, die Kraft des Wassers zu klein zum Transport des gesamten Geschiebes geworden ist.

Hierher gehören die bereits besprochenen Geröll- und Sandbänke. Daneben treten Ablagerungen besonders auf an Stellen, an denen eine plötzliche Verminderung der Geschwindigkeit eintritt.

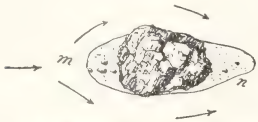


Fig. 9. Ablagerungen an einer Klippe. Aus v. Neumayr, Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtungen auf Reisen.

So finden sich gewöhnlich unterhalb von Wirbeln Anhäufungen von Geröll oder Sanden. Das konnte im Ziskauertal bei Jena beobachtet werden, wo nach einem starken Gewitterregen unterhalb jedes Strudelloches eine Geröllbank aufgehäuft war.

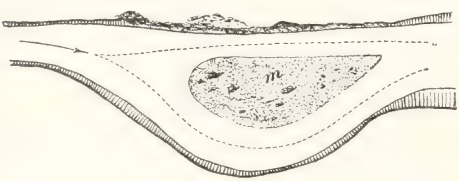


Fig. 10. Ablagerung in einer Flußweitung. Aus v. Neumayr, Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtungen auf Reisen.

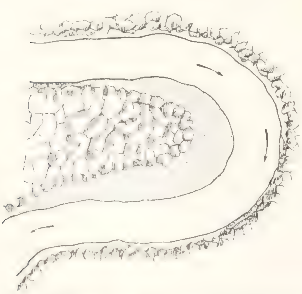


Fig. 11. Ablagerung in einer Flußkrümmung. Aus v. Neumayr, Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtungen auf Reisen.

Ebenso wird an Klippen im Flußbett an der oberen Seite durch den Rückstau, an der unteren in Lee der Klippen abgelagert. In Weitungen des Flusses bilden sich Bänke in der Mitte, die gewöhnlich eine Teilung desselben in zwei Arme hervorrufen. Bei Flußkrümmungen wird an der konvexen Seite, von der sich der Stromstrich entfernt, häufig eine halbscheibenförmige Bank angesetzt (Fig. 9 bis 11).

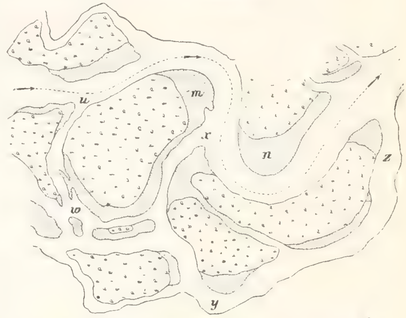


Fig. 12. Donau in Ungarn. Aus v. Neumayr, Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtungen auf Reisen.

Am ausgeprägtesten bilden sich Bänke in verwilderten Flüssen, die in leicht beweglichem Material, zum Beispiel in breiten Hochwasserbetten, fließen. Hier tritt gewöhnlich eine weitgehende Teilung des Flusses in mehrere Arme, mit einer Fülle von Krümmungen in den verschiedensten Richtungen auf (Fig. 12). An allen konvexen Strecken wird dann abgelagert, während die konkaven angegriffen werden. Bei Hochwässern werden häufig alle solchen Bänke weggeschafft, aber dann große Mengen an den Ufern angesetzt. Dadurch werden diese nach und nach erhöht, so daß der Fluß in Niederungen endlich in einem höheren Niveau als die Umgebung zwischen selbst geschaffenen Dämmen fließt. Wird durch künstliche Dammbildung eine Ausbreitung des Wassers bei Hochwasser verhindert, so muß unter gewissen Umständen alles Material im Flußbett zurückbehalten werden und es wird dieses dadurch ebenfalls nach und nach erhöht. Bei der Einmündung von Nebenflüssen wird gewöhnlich deren Wasser angestaut und sie werden durch die damit verbundene Geschwindigkeitsverminderung gezwungen, ihre Sinkstoffe im inneren Winkel der Mündung, also an der stromaufwärts gelegenen Seite abzulagern. Sie verschieben dadurch ihre Mündung immer weiter stromabwärts, während sich an der oberen Seite landzungenähnliche Bildungen entwickeln.

Wachsen diese mehr und mehr an, so kann endlich ein dem Hauptfluß paralleles Laufstück des Nebenflusses entstehen. Das ist der Fall bei den nördlichen Nebenflüssen des Po, unter denen die Etsch eine besondere Stellung einnimmt, weil die Landzunge zwischen ihr und dem Po bereits soweit vorgeschoben ist, daß die Etsch heute selbständig geworden ist. (Fig. 40.

Gebirgsbäche, die aus steilen und engen Tälern herauskommen und nun plötzlich Raum finden sich auszubreiten, lagern ihr meist reichlich vorhandenes Material in der Form von Schuttkegeln ab. Je nach der Größe des Gewässers und der dadurch bedingten Größe des transportierten Materials ist ihr Abfall mehr oder minder steil. Begrenzt werden sie gewöhnlich durch eine annähernd halbkreisförmige Linie. Treten große Ströme aus Bergländern in offene Landschaften hinaus, so bauen sie aus dem feinen Material ebenfalls Schuttkegel auf, die man ihrer Größe wegen mit Braun besser als Schuttfächer bezeichnet. Das größte Beispiel der Art ist nach Richthofen der des Hwang-ho, die große Ebene in Nordchina.

Vereinigungen mehrerer Schuttfächer in einem Tiefland bilden eine vom Bergland aus sanft abfallende Ebene und werden von Braun und Davis als Flußaufschüttungsebenen bezeichnet.

Der Rest der mitgeführten Sedimente endlich bleibt am Stromende, zum Teil in Form eines Schuttkegels, liegen oder er wird an der Mündung in einem See oder im Meer abgelagert. Die hierbei entstehenden Formen der Deltas werden später besprochen werden.

9. Das Erosionstal. Das Ziel der Arbeit des fließenden Wassers sind linienhafte Eintiefungen oder Rinnen, die Flußtäler.

Sie entstehen durch das Einschneiden und den Transport des Wassers, das als Bach, Fluß oder Strom die Verbindungslinie der tiefsten Punkte des Tales, die Talsohle, einnimmt. Zu beiden Seiten steigt das Gelände, als Zeugnis der Vertiefung in den Gehängen oder Talwänden an. Unter dem Wasserspiegel liegt das Flußbett, in dem die Arbeit weiter fortgesetzt wird, die Gehänge sind ihrer direkten Einwirkung mit Ausnahme der Unterschneidung entzogen. Sie werden allerdings indirekt sehr stark beeinflußt, da an ihnen die übrigen zerstörenden Kräfte des Landes angreifen. Durch Bodenbewegungen, zum Teil in der Form des Gekriechs, durch Abspülung durch das auffallende Regenwasser und unter Umständen durch den Wind nehmen sie die ihrem inneren Bau und der Lage des Flußbettes entsprechenden Formen an.

Für die Ausbildung der Talformen im einzelnen sind folgende Gesetze maßgebend.

9a) Das Längsprofil des Erosionstales. Erosion und Akkumulation beeinflussen stets benachbarte Stellen, und es stehen deshalb alle Strecken eines Flußlaufes in Abhängigkeit von einander.

Wird etwa auf einer Strecke stark erodiert, so wird dadurch der Höhenunterschied gegen das weiter oben liegende Stück gesteigert, also eine Gefällsvermehrung hervorgerufen, so daß dann oben ebenfalls erodiert wird.

Ist dagegen an einer Stelle aufgeschüttet worden, so wird der Höhenunterschied gegen ein weiter oben liegendes Stück vermindert, das Gefäll verringert und dadurch dort unter Umständen ebenfalls eine Ablagerung bedingt.

Es schreiten also Erosion und Aufschüttung nach aufwärts, oder nach rückwärts fort. Die Erosion aber hat nun insoweit eine untere Grenze, als das Oberflächengefäll einer Flußstrecke nicht aufgehoben werden kann. Es bezieht sich das natürlich nicht auf das Flußbett. Es kann demnach eine Strecke eines Flußlaufes nicht unter das Niveau von flußabwärts gelegenen vertieft werden, oder aber, durch eine Strecke, in der nicht oder nur in geringem Maß vertieft wird, wird auch die Vertiefung oberhalb gelegener Strecken aufgehalten oder verzögert, selbst wenn die Kraft dazu vorhanden wäre.

Solche Stellen können sein ein in den Flußlauf eingeschalteter See, eine besonders widerstandsfähige Gesteinsmasse, oder die Mündung eines Nebenflusses in einen nicht mehr oder nur noch wenig erodierenden Hauptfluß.

Die überschüssige Kraft wird dann dazu verwendet durch Seitenerosion einen längeren Flußlauf herzustellen und so das Gefäll zu vermindern. Endlich muß in diesem Fall die Erosion aufhören und eine Ablagerung eintreten, die eine Erhöhung des Flußbettes zur Folge hat. Dadurch aber wird wieder das Gefäll gegen die festgelegte Strecke, die als gleichbleibend gedacht ist, gesteigert, die Transportkraft vermehrt und die Ablagerungsmöglichkeit vermindert.

Es sind also Flüsse im Stande, durch Erosion und Akkumulation ihr Gefäll zu regulieren. Zwei Punkte sind dabei stets festgelegt, der, an dem das Fließen beginnt, die Quelle, und der an dem es aufhört, die Mündung. An beiden ist die Arbeitsleistung gleich Null und zwischen beiden ist der Flußlauf gleichsam eingespannt. Der Fluß hat dabei das Bestreben, einen seinem Charakter angemessenen Gleichgewichtszustand herzustellen, oder aber, ein ausgeglichenes, normales Gefäll zu erreichen. Dies wird

dargestellt durch eine von der Quelle bis zur Mündung stetig gekrümmte Kurve, die sich erst rasch, dann immer langsamer gegen die Mündung hin senkt. An keinem Punkt darf ein größeres Gefäll herrschen als an einem weiter aufwärts gelegenen, und das Gefäll muß sich allmählich, nicht sprungweise vermindern (Fig. 13).

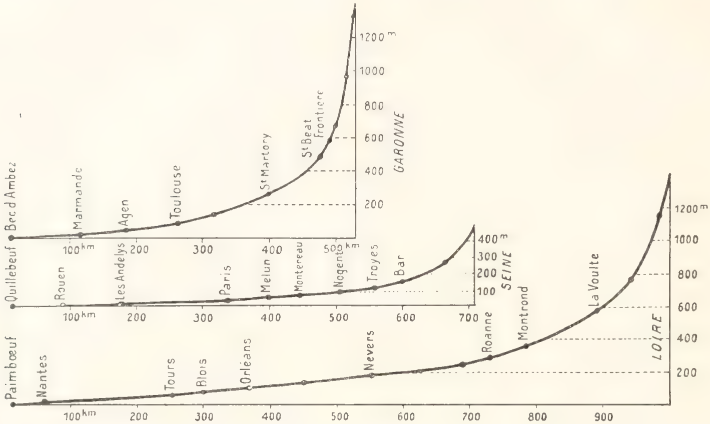


Fig. 13. Längsprofile der Seine, Loire und Garonne. Aus de Martonne, Traité de géographie physique.

Wird etwa in der nach Penck gezeichneten Figur 14 ein Wasserverlauf von A bis H angenommen, bei dem Stellen mit stärkerem und solche mit geringerem Gefäll abwechseln, so wird eine Gleichgewichtskurve von der Lage AH angestrebt werden. Es wird deshalb an den Punkten B, D und F erodiert werden, bei C, E, G aufgeschüttet werden.

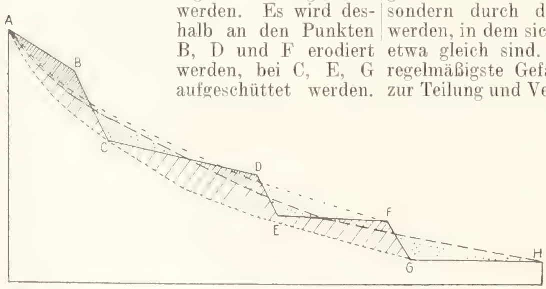


Fig. 14. Herstellung der Normalgefällskurve. Nach Penck, Morphologie der Erdoberfläche.

Ist aber unter Umständen bei F eine Vertiefung sehr erschwert, so wird erst eine ausgeglichene Kurve A bis F angestrebt werden. Erst nach der Beseitigung des Hindernisses bei dem als Erosionsbasis bezeichneten Punkte F wird eine weitere Ausgleichung möglich sein.

Ist umgekehrt eine Ablagerung bei G nicht möglich, so wird versucht werden, die Linie AG zu erreichen.

Mit der Verteilung der Wassermenge und des Gefälls hängt es zusammen, daß bei jedem normalen Fluß in der Nähe seines Ursprungs erodiert, in der Nähe der Mündung abgelagert wird. Man teilt deshalb den Fluß in eine Strecke mit Erosion, den Oberlauf, und in eine mit Akkumulation, den Unterlauf, die gewöhnlich aber nicht zusammenstoßen, sondern durch den Mittellauf getrennt werden, in dem sich Erosion und Ablagerung etwa gleich sind. Der Unterlauf hat das regelmäßigste Gefäll, aber mit der Neigung zur Teilung und Verwilderung infolge der Ablagerungen, dem Mittellauf mit ebenfalls regelmäßigem Gefäll fehlt diese Eigenschaft, während der Oberlauf meistens Ungleichheiten des Gefälles aufweist.

Bei einem Stromsystem ist für das Gefäll aller seiner einzelnen Wasseradern die Mündung des Hauptstromes maßgebend, und es müssen sich also bei eingetretener normaler Gefällsentwickelung alle Kurven asymptotisch, das heißt so vereinigen, daß die Gefällskurve unterhalb des Zusammentretens von zwei Flüssen die

Fortsetzung der Kurven dieser beiden Flüsse ist.

Bei einem noch nicht ausgeglichenen Gefäll wird das regelmäßige Bild der Aufeinanderfolge von Ober-, Mittel- und Unterlauf gewöhnlich nicht vorhanden sein, sondern durch das stufenförmige Gefäll eine Wiederholung von verschiedenen Strecken eintreten.

Die Wirkung auf den Untergrund ist also nicht beendet, wenn ein Fluß sein Gefäll ausgeglichen hat und seine normale Kurve oder die Erosionsterminante erreicht hat (M_1—Q_1 der Figur 15). Im Oberlauf wird gewöhnlich noch erodiert (von Q_1 nach Q_3), im Unterlauf die Mündung durch Ablagerungen vorgeschoben (von M_1 nach M_3). Dann muß hier aufgeschüttet werden, damit das zum Transport notwendige Gefäll entsteht. Es sinkt demnach nach ihrer Erreichung die Normalkurve im Oberlauf und hebt sich im Unterlauf.

Diese Veränderungen werden so lang andauern, bis an jedem Punkt das Gefäll gerade noch hinreicht, um das Fließen ohne Transport zu ermöglichen.

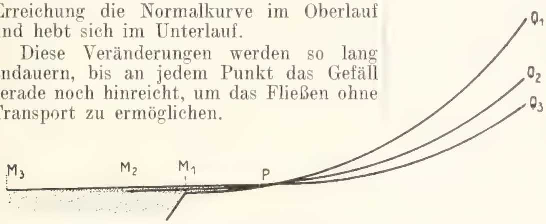


Fig. 15. Aenderung des Normalgefälles. Aus Penck, Morphologie der Erdoberfläche.

Nun ist aber eine Tiefenerosion nur solange nicht möglich, als sich die zur Verfügung stehende Kraft und die zu transportierende Last das Gleichgewicht halten. Diese aber wird nun durch Erniedrigung der Gehänge und Wasserscheiden und durch Verringerung der Abspülung geringer. Dadurch wird ein Teil der Kraft überflüssig und kann wieder zur Erosion verwendet werden. So ist die wirkliche Erosionsterminante eine Kurve, die ohne Gefäll ist, also die Gerade, die aber natürlich niemals erreicht werden wird.

10. Störungen des normalen Gefälles. 10a) Wasserfälle. Wasserfälle, Kaskaden, Katarakte oder Stromschnellen sind Stellen im Flußlauf, an denen durch eine Stufe das regelmäßige Gefäll durch ein stärkeres unterbrochen wird und an denen lebhaft erodiert wird.

Sie entstehen entweder durch einen ursprünglichen stufenförmigen Abfall des Geländes oder durch eine nachträglich entstandene Stufe infolge des Wechsels der Widerstandsfähigkeit des Gesteines: Ursprüngliche oder nachträgliche Wasserfälle.

Die ersteren wiederum können gebildet werden durch Verwerfungen (ein wahrscheinlich sehr seltener Fall bei deren langsamer Entstehung) oder durch Uebertiefung des Haupttales durch den Hauptfluß oder seinen Gletscher. Endlich kann auch eine Stufe durch die Abrasion der Brandungswelle erzeugt werden. Die Voraussetzung ist hierbei immer, daß der betreffende Fluß sich nicht rasch genug einarbeiten kann.

Durch eine widerstandsfähige Gesteinspartie in einer leichter zerstörbaren Umgebung wird eine Stufe dadurch hervorgerufen, daß unterhalb natürlich rascher erodiert werden kann, wie in ihr selber, so daß dort eine Vertiefung entsteht (Fig. 16).

Im allgemeinen schreiten die Wasserfälle flußaufwärts zurück. Im einzelnen entstehen hier wieder durch die verschiedene Lagerung des Gesteins Unterschiede. Sind die Schichten stark geneigt oder aber findet bei schwach geneigten oder horizontalen Schichten keine Aenderung der Widerstandsfähigkeit oder eine Zunahme von oben nach unten statt, so wird die Neigung der Sohle des Flußbettes nach und nach vermindert und die eine große, senkrecht abstürzende Stufe in eine ganze Reihe von kleineren aufgelöst. Es bilden sich Kaskaden und Katarakte und endlich wird nur noch eine Stromschnelle übrig bleiben. Im Gegensatz dazu wird die Stufe mit fast gleichbleibender Höhe zurückgehen, wenn über weniger widerstandsfähige Schichten eine widerstandsfähigere gleichsam als Decke liegt. Jene werden dann ausgewaschen und die Decke unterhöhlt, so daß sie endlich abbrechen muß. Sehr häufig tritt bei Wasser-

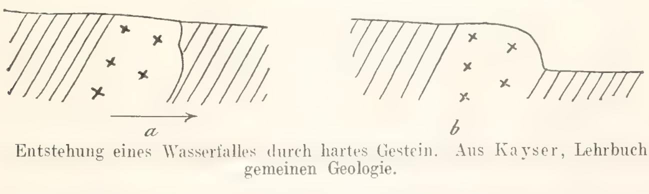


Fig. 16. Entstehung eines Wasserfalles durch hartes Gestein. Aus Kayser, Lehrbuch der allgemeinen Geologie.

fällen durch verschiedenes Angreifen der Erosion eine Teilung des Flusses in mehrere Arme ein, es bilden sich dann Klippen im Flußbett, wie sie besonders für ältere Wasserfälle und Katarakte charakteristisch sind. Ein Beispiel der ersten Art sind die Katarakte des Nil, eines der zweiten der Niagarafall. oder der Rheinfall bei Schaffhausen (Fig. 17).

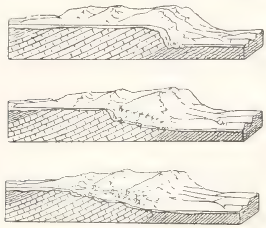


Fig. 17. Umwandlung eines Wasserfalles. Aus de Martonne, Traité de géographie physique.

Beim Niagarafall bildete sich nach glazialer Verschüttung des alten Erieseeabflusses eine Stufe durch den Abbruch der silurischen Tafel gegen den Ontariosee. Eine harte Bank von Kalk liegt über weicheren Sandsteinen, Schiefern und Mergeln. So ist eine Talschlucht entstanden, während der Fall nach Beobachtungen von 1875 bis 1890 um 1,65 und 1890 bis 1905 um 0,7 m zurückgegangen ist (Fig. 18).

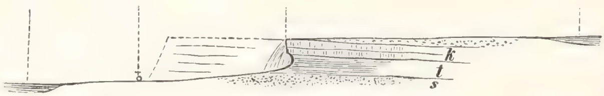


Fig. 18. Der Niagarafluß und seine Fälle Aus Supan, Grundzüge der physischen Erdkunde.

Nach Gilbert und Woodward würde der Fall von Queenstown bis zur heutigen Lage etwa 7000 Jahre gebraucht haben und würde wenn seine Wassermenge gleich geblieben wäre, den Eriesee in 14000 Jahren erreicht haben.

Selten und wohl auch zeitlich begrenzt ist der Fall, der in Karstgebieten vorkommt, daß ein Wasserfall durch Abscheidung von Kalktuff stationär bleibt oder sogar etwas vorschreitet.

10b) Gefällsstörungen durch Massenbewegungen. Stufenartige Unterbrechungen können auch durch Massenbewegungen hervorgerufen werden. So kann durch Unterschneidung eines Ufers ein Bergsturz gebildet werden, dessen Trümmermassen nun erst wieder vom Fluß beseitigt werden müssen. So hat die Etsch unterhalb von Rovereto den Bergsturz der Lavini di San Marco zu überwinden. Bei dauernder Zufuhr von Trümmern in sehr brüchigem Gestein können diese Erscheinungen sehr lang andauern. Muren und schuttbeladene Lawinen haben dieselbe Wirkung; diese können übrigens auch, besonders häufig natürlich in Hochgebirgen und anderen Gegenden starker Zerstörung, wie in Gebirgen der Wüsten, durch Schuttkegel von Nebenflüssen hervorgerufen werden.

10c) Gefällsstörungen durch Krustenbewegungen. Tritt an irgendeinem Punkt eines Flußlaufes eine Hebung oder Aufwölbung ein, so wird es auf die Kraft des Flusses und die Geschwindigkeit der Hebung ankommen, ob der Fluß mit ihr annähernd gleichen Schritt halten kann. Es wird dann eine gewisse Stauung und Ablagerung oberhalb und eine Gefällssteigerung und Vermehrung der Erosionskraft unterhalb eintreten. Natürlich muß die Ablagerung sich immer unter dem niedrigsten Punkt der Umgebung oberhalb der Hebungsstelle halten, da sonst ein Ueberlaufen nach einer anderen Stelle stattfindet.

Ein Beweis für das Vorkommen dieser antezedenten Talstrecken kann aus den Ablagerungen gefunden werden. Es muß nämlich dann vor den Vorketten, die sich vor einer Hauptkette aufgewölbt haben und die in der geschilderten Weise durchbrochen worden sind, über dem verhältnismäßig feinen Material der Hauptkette, das aus größerer Nähe stammende, also gröbere Material der Vorketten abgelagert sein. Ist das umgekehrte der Fall, liegen also die feineren Absätze der Hauptkette über den gröberen, so kann das Tal nur durch zurückschreitende Erosion eines Flusses, der sich an den Vorketten entwickelt hat, entstanden sein. Antezedente Täler sind bekannt in den südlichen Vorketten des Himalaya, die aus den Sedimenten der Flüsse bestehen, die sie auch heute noch durchbrechen.

Supan gibt eine schematische Darstellung der Talbildung nach der Antezedenztheorie (Fig. 19). In I ist das Vorstadium dargestellt, a, b, c, d ist der Talweg; in II wird eine Auffaltung gebildet, bei c^1—d^1 wird abgelagert, von c^1 bis b^1 stärker erodiert,

in III ist das Endstadium erreicht, in dem nur der Talrand die Aufwölbung erkennen läßt

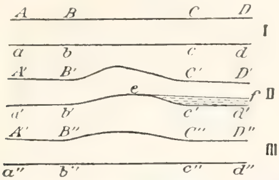


Fig. 19. Durchbruchbildung. Aus Supan, Grundzüge der physischen Erdkunde.

11. Hängende Täler. Im allgemeinen münden die Nebentäler gleichsohlig in das Haupttal. Es bezieht sich diese Bezeichnung natürlich nur auf den Wasserspiegel und die Talböden. Im Flußbett ist eine gleiche Höhe der Sohle nur dann vorhanden, wenn sich Flüsse von gleicher Größe und gleicher Erosionskraft miteinander vereinigen. Sonst wird das Bett des kleineren und schwächeren Zuflusses immer eine geringere Tiefe haben, es wird also eine Stufe unter dem Wasserspiegel vorhanden sein. In besonderen Fällen ist aber auch die Gleichsohligkeit nicht vorhanden, die Nebentäler enden in einer gewissen Höhe an den Wänden des Haupttales und die Flüsse stürzen in Wasserfällen in das Haupttal herab. Diese „hängenden" Täler treten dann auf, wenn aus irgendeinem Grunde der Hauptfluß sich so rasch in die Tiefe einarbeitet, daß die Nebenflüsse nicht nachkommen können. Es wird allerdings dieser Zustand nicht allzu lang dauern, da dem Nebenflusse an der Stufe eine erhöhte Erosionskraft innewohnt, und beim Hauptfluß die Vertiefung nach und nach verlangsamt wird. Aus den Wasserfällen werden sich dann Strecken mit einem stärkeren Gefäll herausbilden, wie es bei den kleinen Nebenflüssen des Rheins im rheinischen Schiefergebirge der Fall ist. In den durch die Erosion der diluvialen Gletscher übertieften Haupttälern der Alpen sind ebenfalls, wenn auch hier aus anderem Grunde, hängende Täler vorhanden, die gewöhnlich mit einer Klamm enden.

12. Das Querprofil. Den verschiedenen Laufstrecken sind nun auch verschiedene Formen im Querprofil eigentümlich

Im allgemeinen beginnt der Oberlauf mit einem Quelltrichter, das heißt mit einer trichterförmigen Erweiterung, an deren Ende sich die verschiedenen einander radial zufließenden Quellbäche vereinigen. Es folgt dann gewöhnlich ein engeres Abflußrohr, indem, dem Charakter des Oberlaufes entsprechend, erodiert wird. Die meist aus frischem Gestein bestehenden Wände haben die größte mögliche Steilheit, das heißt die dem einzelnen Gestein entsprechende Maximalböschung. Ein ebener Talboden und Schutthalden sind hier ausgeschlossen, und über dem Bach- oder Flußbett hat das Tal einen V-förmigen Querschnitt (Fig. 19a, 1). Am ausgesprochensten tritt dieser Charakter in den Abzugsrinnen der Wildbäche auf, deren Lauf mit dieser Strecke gewöhnlich sein Ende findet, da sich bei ihrem Austritt in größere Täler nur noch ein Mündungsschuttkegel anschließt.

Tritt bei einem ausgebildeteren Fluß dann die Tiefenerosion gegen die Seitenerosion zurück, so werden nach und nach die Talwände, vor allem auch durch die Mäanderbildung, zurückgeschoben und es schaltet sich nun zwischen sie ein ebener Talboden ein, der oft noch durch die Aufschüttung ausgeebnet wird. Das Tal wird breit und meist nur noch bei starkem Hochwasser vollkommen vom Fluß eingenommen. Der Querschnitt erhält dann die in Figur 19a, 2 dargestellte Form. Nach und nach verlieren die Gehänge ihre Maximalböschung, da sie nicht mehr dauernd unterwaschen werden. Der Schutt, der nicht mehr vollkommen dem Fluß zugeführt und von ihm fortgeschafft wird, häuft sich zum Teil in Schutthalden an den Seiten an. So geht dann auch der Knick zwischen der Flußebene und den Gehängen mehr und mehr verloren, und es wird die in Figur 19a, 3 abgebildete Form erreicht, die schließlich durch fortgesetzte Abtragung in die Formen 4 und 5 übergeht.

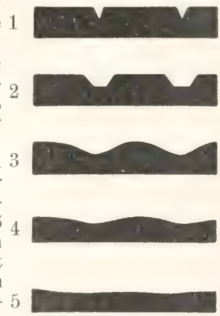


Fig. 19a. Umwandlung von Firstformen. Aus Penck, Die Erdoberfläche, in Scobels Geographischem Handbuch.

Diese Formen schreiten, genau wie beim Längsprofil die Vertiefung, von unten nach oben fort.

Einfluß von Gestein und Klima auf die Talform. Auf die Talformen üben die Unterschiede in dem durchflossenen Gestein einen bestimmten Einfluß aus.

Im allgemeinen sind in widerstandsfähigerem Gestein die Täler enger und steilwandiger als in weniger widerstandsfähigem. Durchschneidet ein Fluß flachliegende Ge-

steine von wechselnder Härte, so erhalten die Gehänge eine gestufte Form. Den harten Schichten entsprechen steilere Abfälle, den weichen dagegen sanftere.

In undurchlässigem Gestein, wo eine starke Abspülung durch das in großer Menge abfließende Wasser erfolgt, sind die Gehänge flacher und die Täler breiter als in durchlässigem Gestein. Hier gelangt nur eine geringere Menge zum Abfluß, so daß die Abspülung weniger wirkt. Es werden infolgedessen in durchlässigem Gestein wenige, aber tiefere und steilere Täler ausgebildet als in undurchlässigem.

Von Einfluß ist auch die Lagerung der Gesteine. In horizontal lagernden Schichten werden die beiden Gehänge dieselbe Form haben. Neigen sich die Schichten von beiden Seiten dem Talweg zu, wie es in den Synklinal- oder Muldentälern der Fall ist, so werden die Gehänge von den Schichtflächen gebildet, sie werden also relativ sanft und gleichmäßig abfallen. Im Antiklinal- oder Satteltal mit einem Absinken der Schichten von beiden Seiten nach außen, bilden die Schichtköpfe die Talwände, die dem zufolge steiler und vor allem ungleichmäßiger sein werden. Die Isoklinaltäler mit einer einseitigen Neigung der Schichten haben verschiedene Gehänge. Eines entspricht denen der Mulden-, das andere denen der Satteltäler, und eine Asymmetrie der Talgehänge wird die notwendige Folge sein.

Der Einfluß des Klimas läßt sich dem der Durchlässigkeit der Gesteine vergleichen. In trockenen Gegenden spielt die oberflächliche Abspülung eine geringe Rolle, es werden sich also ähnliche enge, steilwandige Talformen bilden, wie im durchlässigen Gestein. Als Beispiel kann das Colorado-Cañon dienen, dessen Formen in gewissem Sinne dem des Elbedurchbruchs in dem durchlässigen Quadersandstein vergleichbar sind. In feuchten Gegenden dagegen wirkt die stärkere oberflächliche Abspülung abschrägend auf die Gehänge ein.

13. Verschiebungen des Flußlaufes.

Unterschiede in der Widerstandsfähigkeit der Gesteine üben einen Einfluß auf die



Fig. 20. Seitenverschiebung eines Flusses. Aus v. Richthofen, Führer für Forschungsreisende.

Richtung der Flußläufe aus. In Gesteinen von gleichbleibender Widerstandsfähigkeit arbeitet der Fluß immer senkrecht in die Tiefe. Fallen aber verschiedene parallel zur Laufrichtung streichende Schichten schräg ein, und kommt dabei der Fluß von leichter zerstörbaren auf eine widerstandsfähigere Schicht, so wird das Einarbeiten erschwert, er gleitet dann gleichsam auf dieser in der Fallrichtung ab, und sein Bett wird nach dieser Seite hin verlegt. Kommt umgekehrt ein Fluß aus widerstandsfähigeren Schichten von demselben Bau in leichter zerstörbare, so wird er senkrecht weiter arbeiten, es wird aber sein Tal einseitig nach den weicheren Schichten hin ausgeweitet werden (Fig. 20).

Durch diese Erscheinung können an sich schwer verständliche Laufstrecken erklärt werden. Wenn in der Figur 21 ein Fluß a, b, c, d an der Grenze von harten und weichen, schräg einfallenden Schichten fließend, in der ersten Anlage sich auf der Strecke b—c in das harte Gestein eingearbeitet hat, so werden sich bei einer Tieferlegung seines Bettes die einzelnen Strecken verschieden verhalten. Die Strecke b—c wird senkrecht eingetieft werden, die Abschnitte a—b und c—d dagegen werden nach Erreichung der harten Schichten auf diesen abwärts gleiten und sich also mehr und mehr von b—c entfernen. Es müssen dann Verbindungsstrecken eingeschaltet werden, b—b¹ und c—c¹, und es wird endlich eine anscheinend unmotivierte weit in das harte Gestein eingearbeitete Laufstrecke vorhanden sein.

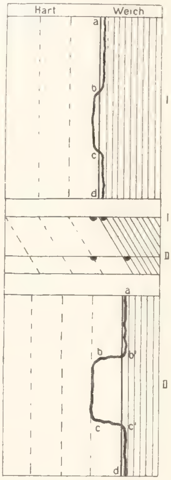


Fig. 21. Seitenverschiebung eines Flusses. v. Zahn. Nach v. Richthofen.

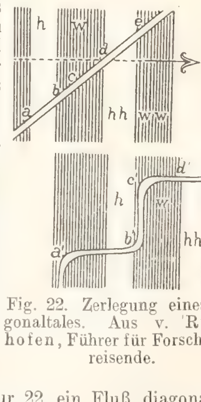


Fig. 22. Zerlegung eines Diagonaltales. Aus v. Richthofen, Führer für Forschungsreisende.

Fließt endlich in der Figur 22 ein Fluß diagonal zu einem System schräg einfallender härterer

und weicherer Schichten von a über b, c, d nach e, so wird jede Strecke in der eben geschilderten Weise beeinflußt und der Flußlauf in zweierlei verschiedenartige Strecken zerlegt werden.

Die Strecken im weichen Gestein haben das Bestreben, sich der Streichrichtung anzuschmiegen und in ihr zu beharren, wenn sie beim senkrechten Einschneiden auf die harte Schicht gestoßen sind und nun auf ihr hinabgleiten.

Im Gegensatz dazu versucht der Strom die Strecken des harten Gesteines auf dem kürzesten Weg, also rechtwinklig zu ihrem Streichen zu durchfließen. Es wird also in einem tieferen Niveau der aus Längs- und Querstrecken zusammengesetzte Flußlauf $a^1 b^1 c^1 d^1 e^1$ erreicht werden

14. Flußschlingen oder Mäander. Es ist schon im Anfang darauf hingewiesen worden, daß der Lauf eines Flusses niemals mit einer geraden Linie zusammenfällt. Durch Widerstände irgendwelcher Art, wie härtere Gesteinspartien, Geröll oder Kiesablagerungen und dergleichen mehr treten Ablenkungen ein, die in mehrfacher Folge ein System von schlangenartigen Windungen, von Flußschlingen, Serpentinen oder Mäandern, so genannt nach dem Mäander an der Westküste von Kleinasien, ergeben.

Die von Callaway und Ellis geäußerte Ansicht, daß auch einmündende Nebenflüsse von Einfluß seien und zwar dadurch, daß im Hauptfluß gegenüber ihrer Mündung abgelagert und dieser also nach der anderen Seite abgedrängt werde, kann auf allgemeine Gültigkeit keinen Anspruch machen.

In diesen Mäandern wird der Stromstrich nach der konkaven Seite gedrängt, das Geschwindigkeitsmaximum also dorthin verschoben, mithin hier stärker erodiert. Es werden infolgedessen hier Vertiefungen geschaffen und das Ufer unterwaschen und zurückgearbeitet. Diesem steiler abfallenden Prallhang liegt an der konvexen Seite ein flacherer Gleithang gegenüber, an dem unter Umständen abgelagert wird. Das Tal ist also innerhalb eines Mäanders asymmetrisch ausgebildet (vgl. Figur 23 a und b). Mit fortschreitender Ausbildung des Flusses werden die Mäander immer regelmäßiger und größer. Es wird dadurch natürlich auch die Lauflänge vergrößert, damit nimmt das Gefäll ab und so wird endlich der Mäanderbildung ein Ziel gesetzt.

Mit der Tendenz des Einarbeitens nach der Seite vereinigt sich nun die, die Flußschlingen nach abwärts zu verlegen. Der Stromstrich liegt auch noch unterhalb der Prallstelle eine Zeitlang, ehe er in die nächste Biegung eintritt, an der Außenseite (vgl. Figur 2). Es wird also die talaufwärts gelegene Seite des sogenannten Spornes, der im Gleithang ausläuft, stärker angegriffen als die talabwärts gelegene. An der gegenüberliegenden Seite lagert sich auch, genau so wie am Gleithang, Schutt ab, und es entsteht einmal auf der rechten und dann auf der linken Seite eine schmale Flußebene oder Flußaue (Fig. 23c). Durch diese Tätigkeit werden die Sporne immer mehr verschmälert und endlich ganz beseitigt (Fig. 23d und e).

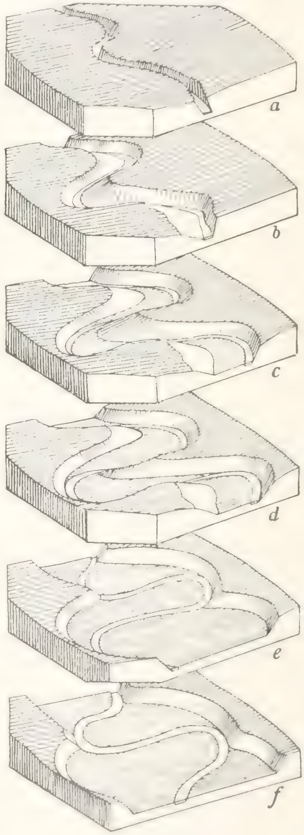


Fig. 23. Ausbildung von Mäandern. Aus Davis und Braun, Grundzüge der Physiogeographie.

So wird nach und nach eine Flußebene geschaffen, deren Breite von der Größe der Krümmungen abhängig ist. Auf ihr fließt der Fluß nun in weiten Windungen dahin, und berührt die Talwände nur noch an wenigen Stellen (Fig. 23f). Es können die Mäander

aber auch zur Bildung von Inseln und Umlaufbergen führen (Fig. 24).

Wenn die Bogen der Mäander größer sind als 180°, so wird der Hals des Spornes von beiden Seiten angegriffen und endlich in einem Mäanderdurchbruch durchbrochen. Der Rest bildet eine Insel und der gekrümmte Flußlauf ein Altwasser, das nach und nach vom Fluß abgeschnürt werden kann, bis es endlich versumpft und unter Umständen nur noch durch eine frischere Vegetation den alten Flußlauf anzeigt.

Es ist klar, daß derartige Erscheinungen besonders in weiten Flußebenen vorkommen, so bietet zum Beispiel die oberrheinische Ebene eine Reihe von Mustern beim Neckar und beim Rhein selbst dar. Ebenso finden sie sich an der Donau und ihren Nebenflüssen in Ungarn, am unteren Mississippi und an anderen Orten mehr.

Man unterscheidet von den sogenannten freien Mäandern, die sich auf einer Flußebene entwickeln, die eingesenkten. Diese entstehen, wenn ein Fluß in einem reifen oder alten Zustand sich wieder in seine Unterlage einschneidet. Seine Mäander werden dann in ihrer regelmäßigen, dem ausgebildeten Fluß charakteristischen Form eingesenkt. Beispiele dafür bieten die Mäander der Mosel und anderer Flüsse des rheinischen Schiefergebirges und die der oberen Saale. In diesem Fall werden durch das Durchbrechen des Halses eines Spornes Umlaufberge gebildet, die von der verlassenen Laufstrecke vielfach in der Form eines Trockentales umgeben werden.

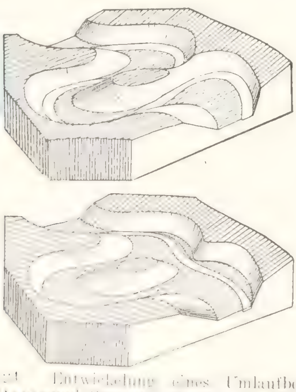


Fig. 24. Entwickelung eines Umlaufberges. Aus Davis und Braun, Grundzüge der Physiogeographie.

15. Terrassen. In einer großen Reihe von Flußtälern findet sich an den Seiten eine oder auch mehrere ziemlich ebene Flächen in höheren Lagen als der heutige Talboden. Sie fallen mit einer Stufe gegen den Fluß oder gegen die tiefer liegenden Terrassen ab, senken sich in derselben Richtung, wenn auch nicht immer in demselben Grade wie das heutige Tal und bestehen meistens aus Flußablagerungen, zuweilen aber sind sie in den festen Fels eingeschnitten.

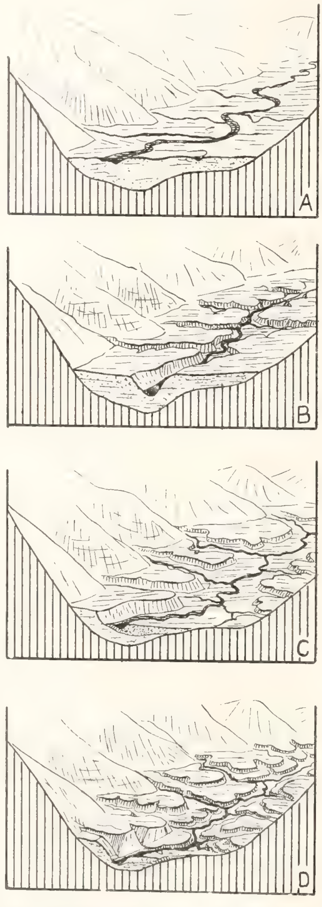


Fig. 25. Bildung von Terrassen. Aus de Martonne, Traité de géographie physique.

Diese Flußterrassen sind Reste eines oder mehrerer Talböden, und entstehen dadurch, daß ein Fluß, der sein Tal mit Schutt aufgefüllt hat, befähigt wird, erneut in seine

Ablagerungen einzuschneiden. Die Gründe hierfür können verschiedener Art sein. Es kann hinter einem Felsriegel abgelagert worden sein; wenn dieser dann vollkommen zerschnitten worden ist, wird hinter ihm eine Tieferlegung des Flußlaufes eintreten. Das Austrocknen oder das Sinken des Spiegels eines Sees kann dieselben Folgen haben. Ebenso wirken Klimaänderungen durch Verstärkung des Niederschlages oder durch den starken Rückgang von Gletschern und Verminderung des zu transportierenden Schuttes. Im Unterlauf eines Flusses endlich werden Veränderungen der Lage der Erosionsbasis durch eine negative Niveauveränderung die Ursache sein.

Treten bei diesem erneuten Einschneiden wieder Pausen ein, so wird jeder Pause eine Verbreiterung der Flußebene und jeder neuen Vertiefung eine Terrasse entsprechen. Es wird also ein System von derartigen Bildungen in derselben Ablagerung entstehen.

Es ist aber auch denkbar, daß der Fluß inzwischen in seinem neuen Tal wieder ablagert und sich erst in diese jüngeren Ablagerungen zum zweitenmal eingräbt. Dann kommt ein System von Terrassen zustande, die nach der Tiefe zu in immer jüngeren Sedimenten liegen. Figur C und D der Abbildung 25 erläutern diesen Fall. Geht die Erosion weit genug in die Tiefe, so kann an gewissen Stellen der feste Untergrund erreicht werden. Wenn die Ablagerungen hier vollkommen entfernt werden, so bildet sich eine Felsterrasse (rechts im Stadium C der Abbildung). Diese werden zum Teil auch als Erosionsterrassen von den Aufschüttungsterrassen unterschieden, wenn auch beide durchaus denselben Vorgängen ihr Entstehen verdanken.

Häufig finden sich, besonders in Tälern, in denen die Flüsse mäandern, eine ganze Reihe von Terrassen in verschiedener Höhe



Fig. 26. Geschützte Terrassen. Aus Davis und Braun, Grundzüge der Physiogeographie.

und geringer Längenerstreckung, an denen an bestimmten Stellen der Fels zutage tritt. Diese Stellen sind immer die Enden von Spornen, denen auf der anderen Seite ein konvexes Ufer entspricht. Der Fluß ist dann hier, um das Einarbeiten im Fels zu vermeiden, nach der anderen Seite abgebogen. So entstehen eine Reihe von Terrassen mit einer halbkreisförmigen Begrenzung. Da die felsigen Stellen, die darüber liegenden Ablagerungen, vor weiterer Zerstörung schützen, nennt Davis diese Terrassen geschützte (Fig. 26).

16. Veränderungen des Flußlaufes. Während bei der Mäanderbildung der Fluß nicht aus seiner allgemeinen Hauptrichtung abgelenkt wird, ist dies bei den Verlegungen des Laufes der Fall.

Sie sind besonders häufig im Unterlauf, wenn ein Fluß mit relativ schwachem Gefäll in lockerem Material fließt und sein Bett nach und nach erhöht. Durchbrüche an einer schwachen Stelle, Verschlämmung des Flußbettes und ähnliche Vorgänge sind gewöhnlich die Ursache. Im kleinen treten sie auf Schuttkegeln, im großen auf Schuttfächern auf. Das ausgezeichnetste Beispiel bietet der Hwang-ho, seine älteste bekannte Mündung liegt unter 39°40′ N. Br., die südlichste, die er vom 13. Jahrhundert bis 1851 benutzte, unter 34° N. Br., also südlich von Shan-tung. 1851 brach er bei Kaiföng-fu abermals nach Nordosten aus.

Die damit verbundenen Ueberschwemmungen haben ihm den Namen „Chinas Kummer“ verschafft.

In ähnlicher Weise pendelte wahrscheinlich in alter Zeit der Rhein in seinem Deltagebiet.

In anderen Fällen wird dem Fluß durch fremden Schutt, zum Beispiel durch glaziale Ablagerungen sein Bett verlegt und er dadurch gezwungen sich ein neues einzuarbeiten. Dies läßt sich nachweisen vom Abfluß des Eriesees, vom Minnesota-River, einem Nebenfluß des Mississippi, und vom Rhein unterhalb des Bodensees.

In der norddeutschen Tiefebene bildeten sich beim Rückzug des diluvialen Inlandeises an seinem Rande breite Rinnen, die sogenannten Urstromtäler, in denen die Vorläufer der heutigen ostelbischen Flüsse nach Westen oder Westnordwesten abflossen. Jeder Stillstandsperiode entspricht ein Tal, deren es von Süden nach Norden vier gibt. Das südlichste ist das alte Elbtal, dann folgen das Glogau-Baruther, das Warschau-Berliner und das Thorn-Eberswalder Tal, die sich in der Gegend der Havelmündung vereinigen. Die nordsüdlichen Verbindungsstrecken sind auf Durchbrüche zurückzuführen.

Durch K. E. v. Baer wurde 1860 das nach ihm benannte Gesetz aufgestellt, daß die Erdrotation eine Verschiebung der Flüsse bedinge, die auf der Nordhalbkugel nach rechts, auf der Südhalbkugel nach links gerichtet sei. Die Frage ist seitdem vielfach behandelt worden, und ein gewisser Einfluß der Erdrotation, und zwar auch bei äquatorial fließenden Flüssen, kann gar nicht ge-

leugnet werden. Es ist aber nach Berechnungen die Wirkung eine sehr geringe, bei 1000 m Breite und 3 m Geschwindigkeit würde [illegible] am Pol eine Abweichung von der Horizontalen durch Abdrängung des Wassers von nur 44 mm, bei 50° Breite von nur 34 mm und bei 20° gar nur von 15 mm betragen. So ist es fraglich, ob nicht die anderen, ebenfalls eine Ablenkung bedingenden Faktoren, wie die besprochenen Unebenheiten, Unterschiede im Gesteinscharakter oder vor allem die Wirkungen des Windes von viel größerem Einfluß sind. Dieser wird besonders wirksam sein, wenn ein langsam fließender Fluß senkrecht zur Windrichtung läuft. Eine Reihe von Beobachtungen zeigen ein dem Baerschen Gesetz entsprechendes Verhalten. So drängen die sibirischen nach Norden fließenden Flüsse nach Osten, die südrussischen unter den gleichen Windverhältnissen bei ihrem südlichen Lauf nach Westen. Einem Bergufer auf der rechten Seite entspricht ein Wiesenufer auf der linken. Am auffallendsten ist die Rechtswanderung beim Amu. Sie wird auf 5 km im Jahrhundert geschätzt, es können hier allerdings die häufigen und kräftigen W- und NW-Winde mit helfen. Der Nil drängt ebenfalls nach Osten, wie man annimmt, mit veranlaßt durch das Vordringen des Sandes aus der Lybischen Wüste. In Ungarn greift die Donau auf ihrem nordsüdlichen Lauf ihr rechtes Ufer mehr an als das linke, ebenso die Theiß. Dasselbe ist aber auch der Fall in den westöstlichen Laufstrecken der Donau, soweit sie nicht durch Engen festgelegt ist. Besonders im Unterlauf macht sich diese Erscheinung geltend, das bulgarische Ufer ist steil, das walachische flach und eine Reihe von blinden Armen deuten im N eine einstmals nördlichere Lage des Stromes an. Es ist allerdings möglich, daß die von Norden kommenden wasserreichen Nebenflüsse mit daran Schuld sind. Bei den norddeutschen Flüssen (Fig. 27) und beim Rhein konnte derartiges bisher nicht beobachtet werden.

16. Veränderungen von Flußsystemen. Verlegung der Wasserscheide. Flußsysteme werden geändert durch Deltabildungen, durch Küstenschwankungen und durch eine Verlegung der Wasserscheide. Wächst ein Delta mehr und mehr vor, so kann es endlich so weit kommen, daß ein benachbartes Flußsystem angegliedert wird.

So haben sich Euphrat und Tigris erst nach dem 8. Jahrhundert vor Christus zum heutigen Schat el Arab vereinigt, und das

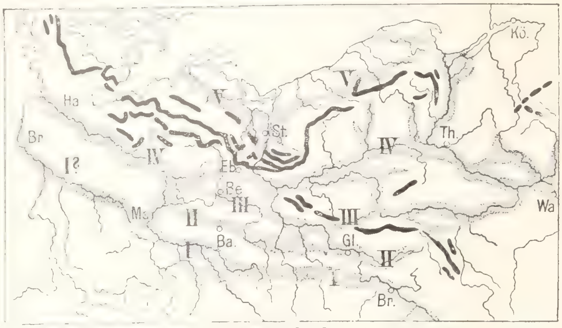


Fig. 27. Urstromtäler Norddeutschlands. Aus Kayser, Lehrbuch der allgemeinen Geologie.

Verwachsen des Donaudeltas hat den Pruth zum Nebenfluß gemacht. Die Durance, die einmal in der Gegend von Salon mündete und das Geröllfeld La Crau aufschüttete, ist durch den Rhone ihrer Selbständigkeit beraubt worden. Wird ein Gebiet aus dem Meer gehoben, so müssen die hier mündenden Flüsse ihren Lauf verlängern und es kann

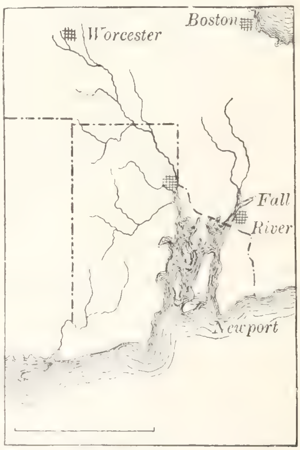


Fig. 28. Narragansett-Bai. Aus Davis und Braun, Grundzüge der Physiogeographie.

dabei vorkommen, daß eine Vereinigung verschiedener Stromsysteme erfolgt. Braun und Davis nennen diese Erscheinung den

aufgepfropften Fluß und nehmen an, daß zum Beispiel der Amazonas und Mississippi auf diese Weise ihr großes Stromsystem erhalten haben. Im Gegensatz dazu kann sich durch eine Senkung des Landes ein Flußsystem auflösen, indem die untersten Laufstrecken überschwemmt werden und die Nebenflüsse selbständige Mündungen erhalten. Die Riasküsten geben zahlreiche Beispiele dafür, ebenso andere Senkungsküsten, wie die des östlichen Nordamerika (Fig. 28). Es ist denkbar, daß auch die Abrasion des Meeres denselben Erfolg hat (Küste der Normandie).

Flußveränderungen durch Verlegung der Wasserscheide. Jeder Flußlauf arbeitet sich durch Erosion soweit nach rückwärts, bis er das Gebiet eines anderen Flusses erreicht hat und zwischen beiden nur noch ein trennender Rücken, die sogenannte Wasserscheide, liegt. Haben die beiden Flüsse dieselbe Arbeitskraft, so wird die Wasserscheide ihre Lage beibehalten und nur nach und nach erniedrigt werden. Wenn zwei Flüsse etwa in einem Längstal durch einen Querriegel getrennt werden, so wird dadurch eine sogenannte Talwasserscheide entstehen, d. h. eine niedrige Bodenschwelle wird in dem Längstal, von höheren Ketten zu beiden Seiten begrenzt, die Gebiete der beiden Flüsse voneinander trennen.

Entsprechen sich etwa an einem Kamm die auf beiden Seiten eingearbeiteten Quelltrichter in ihrer Lage nicht, so wird eine zickzackförmige Zerlegung eintreten, indem jeder Bach sein Gebiet zurückschieben wird (Fig. 29).

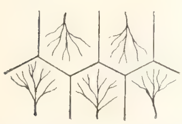


Fig. 29. Wasserscheide in den Bad Lands. Aus Kayser, Lehrbuch der allgemeinen Geologie.

Da wo sich mit dem Hauptrücken sekundäre, zu seiner allgemeinen Richtung senkrechte Rücken vereinigen, wird jedesmal ein Punkt von größerer Höhe ausgespart werden (vgl. die Wasserscheide in den Bad-Lands im Westen des Mississippi). Andere Verhältnisse entstehen, wenn die Kraft der beteiligten Flüsse durch Unterschiede in der Wassermenge, im Gefäll oder in der zu bearbeitenden Gesteinsunterlage nicht die gleiche ist.

Der stärkere Fluß wird dann sein Gebiet auf Kosten der schwächeren vergrößern, seine Wasserscheide also mehr und mehr nach rückwärts verlegen. Es können auf diese Weise die benachbarten Flußläufe zum Teil ihres Oberlaufes beraubt, oder geköpft werden, oder ein benachbartes Flußsystem kann angezapft werden. In der Figur 30 ist angenommen, daß der Fluß b stärker erodiere als a, dem von der Seite ein Nebenfluß zukommt. Nach und nach arbeitet sich b zurück und enthauptet den

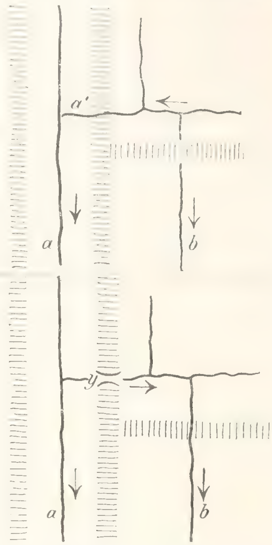


Fig. 30. Anzapfung von Flußsystemen I. Aus Kayser, Lehrbuch der allgemeinen Geologie.

Nebenfluß. Dessen Durchbruchstrecke y wird dann trocken liegen. Im anderen Fall (Fig. 31)

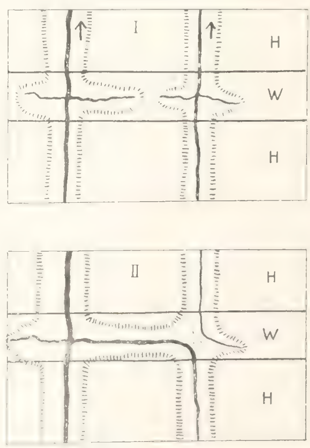


Fig. 31. Anzapfung von Flußsystemen II,

sind zwei nebeneinander liegende Flüsse gedacht, die beide eine Zone weichen Ge-

steines durchfließen. In dieser arbeitet der Nebenfluß des linken rascher und zapft den Oberlauf des anderen ab. Unterhalb des Ablenkungsknies wird in dem Tal des angezapften Flusses eine für dessen Größe zu kleine Wasserader, ein Kümmerfluß, fließen. Charakteristisch für alle diese Anzapfungen sind anscheinend unberechtigte Umbiegungen im Lauf des stärkeren Flusses. W. M. Davis hat im Gebiet der Mosel, Marne und Aube mehrere solche Fälle konstatiert. So gehörte das oberste Stück der Mosel oberhalb von Toul zur Maas, den eigentlichen Oberlauf der Mosel bildete die Meurthe (Fig. 32). Einer ihrer Seitenflüsse schnitt rascher ein und lenkte so einen Teil der Maas nach Osten ab, ein anderer Arm wurde ihr im Westen von der Aisne abgeschnitten. Der Grund hierfür liegt darin, daß die Maas bei ihrem Durchbruch durch die Ardennen ein Tal in sehr harten Schichten einarbeiten mußte und ihr Einschneiden oberhalb davon deshalb verzögert wurde.



Fig. 32. Anzapfung der Maas durch die Mosel bei Toul.

In den Alpen kann dieselbe Erscheinung beim oberen Inn und der Maira in der Gegend des Maloja-Passes beobachtet werden (Fig. 33). Das Inntal beginnt heute am Maloja-Paß als breites Wiesental, der Maira dagegen gehen ihre Nebenflüsse aus dem Val Ordlegna und d'Albigna unter Abbiegungen zu, in gleicher Weise wie der Oberlauf der Maira selbst. Man muß annehmen, daß diese drei Zuflüsse ursprünglich dem Inn angehört haben und von einem von Süd~~osten~~ kommenden schneller arbeitenden Fluß angezapft worden sind. Dem heutigen Oberlauf des Inn steht ein ähnliches Schicksal bevor.

Durch diese rückschreitende Erosion kann unter Umständen die Wasserscheide hinter die eigentliche Hauptkette eines Gebirges verlegt werden. Es dürfte dies der Fall sein im südlichsten Teil der Anden von Chile. Regenreichtum am Westhang hat hier die Flüsse befähigt, schneller und intensiver zu arbeiten, wie die des Osthanges, denen weniger Niederschlag zur Verfügung steht und die einen weiteren Weg bis zum Meer zurückzulegen haben. Infolgedessen ist die Wasserscheide um etwa 200 km von der Hauptkette nach Osten in ein verhältnismäßig niedrig gelegenes Gebiet verlegt worden.

17. Die Systematik der Täler. Nach ihrem Ursprung kann man zwei Arten von Tälern unterscheiden, die ursprünglichen und die Erosionstäler. Jene stellen Hohlformen von talähnlicher Gestalt dar, die lediglich durch den inneren Bau des Bodens hervorgerufen worden sind, diese sind durch die Erosion in eine Landoberfläche eingearbeitet worden.

Zu den ursprünglichen Tälern gehören nach Supan: Mulden-, Graben- und interkolline Täler. Bei der Faltung eines Gebietes entstehen zwischen den Sätteln oder Antiklinalen, Muldentäler; sinkt zwischen zwei stehenbleibenden Teilen ein längliches Stück in die Tiefe, so entsteht ein Grabental, während die interkollinen Täler zwischen zwei selbständigen Gebirgen liegen. In ihrer wirklichen ursprünglichen Gestalt werden solche Täler wohl kaum jemals vorkommen, da natürlich auch in ihnen das fließende Wasser arbeiten muß.

Unter den Erosionstälern werden folgende Arten unterschieden:

Ist die Anlage eines Tales durch irgendwelche Bedingungen im geologischen Bau begründet, so spricht man von tektonischen Tälern, läßt sich ein solcher Zusammenhang nicht feststellen, sondern ist lediglich die Abdachung maßgebend, von orographischen Tälern.

Durch den Einbruch des Daches eines in einer Reihe von Höhlen fließenden, unterirdischen Flußlaufes kann in Karstgebieten ein Einsturztal gebildet werden. Eine letzte Gruppe endlich sind die epigenetischen Täler, wie sie v. Richthofen genannt hat. Es sind solche, die mit den heutigen tektonischen und hypsometrischen Verhältnissen einer Gegend in Widerspruch stehen und für deren Bildung infolgedessen andere Oberflächenformen vorausgesetzt werden müssen. Der einfachste Fall ist durch die Figur 34 erläutert. Im oberen Diagramm ist eine junge Ebene dargestellt, deren Ablagerungen ein älteres abgetragenes Gebirgsland verhüllen. Infolge der Neigung entwickelt sich auf ihr ein Flußsystem A—B. Schneidet dieser Fluß sich mehr und mehr ein, so wird er endlich auf das Grundgebirge stoßen, dessen Verhältnisse aber seine Laufrichtung nicht mehr beeinflussen können. Er wird sich also auch in das angenommene Granitmassiv einarbeiten. Wenn nun im Lauf der Zeit die jugendlichen Ablagerungen fast vollkommen weggeschafft worden sind, wird der Fluß anscheinend unerklärlicherweise aus einer weiten Tallandschaft im Gebiet weicherer Schichten, die seine Nebenflüsse ausgebildet haben, in ein tiefes, steilwandiges Engtal eintreten.

Als Beispiel einer ähnlichen Bildung kann die Donau zwischen Regensburg und

Wien angeführt werden. Sie läuft hier im allgemeinen am Rand des böhmischen Massivs entlang, geht aber zweimal in tiefen Engtälern durch dieses hindurch, und ebenso dringen die Linie Martigny-Chur, Feldkirch-Wörgl, im Himalaya das Längstal des Brahmaputra und des obersten Sutlej.

Quertäler verlaufen senkrecht zum Strei-

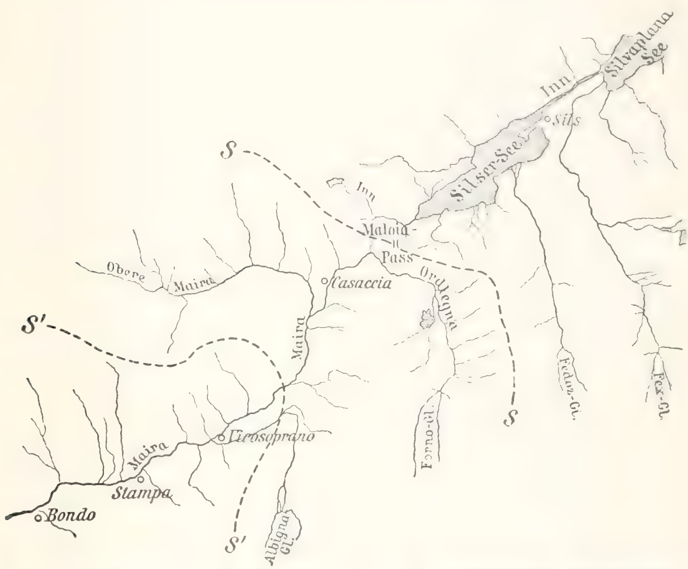


Fig. 33. Anzapfung des Inn durch die Maira (S'S' alte Wasserscheide). Aus Kayser, Lehrbuch der allgemeinen Geologie.

von Süden kommenden Nebenflüsse in dieses ein. Die Anlage der Täler erfolgte, als das Alpenvorland ebenso hoch oder höher lag als die böhmische Masse, und als demzufolge die Donau von den Alpenflüssen nach Norden abgedrängt werden konnte. Beim weiteren Einschneiden kamen die Täler dann auf den Abfall des Massivs und gruben hier die engen Talstrecken ein, während die Nebenflüsse der Donau die Auflagerungen über der Tiefenlinie des Alpenvorlandes zum Teil wieder ausgeräumt haben und diese dadurch freilegten.

Nach dem Verhältnis zum inneren Bau unterscheidet man in gefalteten Gegenden Längs- und Quertäler.

Die Längstäler verlaufen in der Streichrichtung der Gebirge und der Schichten, sie können in der Anlage ursprünglich sein und treten dann als synklinale Täler in den Faltenmulden auf. Ausschließlich durch die Erosion dagegen werden in den Faltensätteln antiklinale und auf den Schenkeln isoklinale Täler gebildet. Charakteristisch sind die großen Längsfurchen in manchen Faltengebirgen, wie in den Alpen auf der

chen des Gebirges und der Schichten. Eine Kategorie der Quertäler sind die Durchbruchs-, oder, wie sie v. Richthofen nannte,

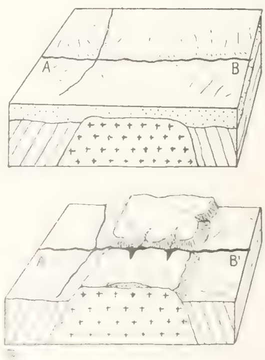


Fig. 34. Epigenetische Talbildung.

die Durchgangstäler, die ganze Gebirgsketten durchbrechen. In den Kettengebirgen

wieder werden unterschieden **normale Durchgangstäler**, wenn das Quellgebiet in der höchsten Kette liegt und nur niederere durchbrochen werden, **anomale**, wenn die durchbrochenen Ketten höher sind als das Quellgebiet, und **Breschetäler**, wenn ganze Gebirge, wie der Balkan vom Isker, durchbrochen werden. Für ihre Entstehung gibt es eine ganze Reihe von Erklärungsversuchen. Die einfachste ist die **Spaltentheorie**, die annimmt, daß der Durchbruch durch eine Spalte oder eine Schwächelinie bedingt sei. Wenn auch Beispiele dafür vielleicht vorhanden sind, so kann diese Theorie nicht im entferntesten alle Vorkommnisse erklären. Ist der durchbrechende Fluß jünger als die durchbrochene Kette, so kann oft die **Regressionstheorie** von Löwl als Erklärung herangezogen werden. Diese nimmt an, daß durch rückschreitende Erosion vom niederschlagsreicheren Außenrand des Gebirges nach und nach eine oder mehrere Ketten durchnagt worden sind. Ist der Fluß älter, so ist es möglich, daß er **antezedent** ist, also, wie früher ausgeführt wurde, das Gebirge während seiner Hebung durchsägte (**Antezedenztheorie**). Die Talbildung kann aber auch **epigenetisch** sein, wobei das durchbrochene Gebirge durch Denudation bloßgelegt worden ist.

Nimmt man mit **Jukes** an, daß die Längstäler noch ausgefüllt waren, als der Querfluß bereits zu wirken begann, so können dadurch auch Durchgangstäler in Kettengebirgen erklärt werden. In vielen Fällen beruht bei diesen Bildungen die Möglichkeit der Tiefenerosion auf Einsenkungen der Umgebung oder auf einer Hebung des durchbrochenen Gebietes. Das dürfte zum Beispiel der Fall sein beim Durchbruch des Rheines und der Mosel durch das rheinische Schiefergebirge. Eine **tektonische Theorie** ist von **Lugeon** aufgestellt worden, der neben einer Hauptfaltung eine untergeordnete Querfaltung annimmt, so daß die Hauptantiklinalen und Synklinalen sich heben und senken. Die transversalen Synklinalen sind, wenn sie älter waren als die Längsfaltung, von Flüssen als Durchgangstäler benutzt worden. In den savoyischen Kalkalpen bietet das Flußsystem des Chéran ein Beispiel für diese Ansicht.

In neuerer Zeit ist von **Davis** eine Einteilung der Flüsse und ihrer Täler gegeben worden und zwar nach ihrem Alter und ihren Beziehungen zum Schichtenbau.

Auf einer im Sinn der Schichten abfallenden Abdachung, etwa auf einer gehobenen Küstenebene, werden sich zuerst Flüsse bilden, die ihr folgen, und als **konsequente Flüsse** oder als Folge-, Abdachungs- und Hangflüsse bezeichnet werden (Fig. 35, a). Wendet man die Einteilung auch auf Faltengebirge an, so gehören die Muldenflüsse zu den konsequenten. Eine zweite, später auftretende Gruppe sind die **subsequenten Flüsse** oder Nachfolge- und Schichtflüsse (b). Sie entwickeln sich als Nebenflüsse

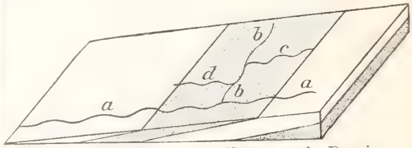


Fig. 35. Einteilung der Flüsse nach Davis. Aus Supan, Grundzüge der physischen Erdkunde.

der konsequenten in den weicheren Schichten und passen sich deren Stıeichen an. Sie können kleinere konsequente Flußsysteme leicht anzapfen und schälen vor allem die härteren Schichten als Stufen heraus. Auf deren Innenabfall oder deren Stirn entstehen wieder Nebenflüsse, die dem Fallen der Schichten entgegengesetzt verlaufen, die **obsequenten** oder Gegen-, Stirn- und Abkehrflüsse (d). Auf den Stufenlehnen aber entwickeln sich dem Fallen der Schichten folgend **resequente** oder Folgeflüsse zweiter Ordnung, Nachfolge- oder Einkehrflüsse (c). Flüsse endlich, die keiner dieser Bedingungen entsprechen, sind **insequente** oder Kürflüsse.

18. Der geographische Zyklus und das Maß der Destruktion. Alle Landoberflächen unterliegen einem fortgesetzten Destruktionsprozeß, bei dem in normaler Weise die Linien der Erosion des fließenden Wassers als Leitlinien für die übrigen mit ihm auf das gleiche Ziel hinarbeitenden Vorgänge dienen. Dieses Ziel ist die Verebnung der Landoberflächen. **Davis** hat den Prozeß den **normalen Erosionszyklus** genannt im Gegensatz zu dem marinen Erosionszyklus der Wellen und Strömungen des Meeres. Abarten des normalen, durch klimatische Unterschiede bedingt, sind der aride und nivale Zyklus. Der normale Zyklus umfaßt die Zeit, die notwendig ist, um eine gehobene Landmasse bis zu einer nahezu formlosen Ebene in geringer Höhe über dem Meeresspiegel abzutragen, es werden dabei zuerst aus den Formen einer in großen Zügen unebenen, sogenannten Urlandschaft konsequente oder Folgeformen entwickelt und diese nach und nach in die Endformen übergeführt. In dieser Entwickelungsgeschichte werden je nach dem Grad der Veränderungen ein **junges, reifes** und **altes Stadium**

unterschieden. Supan ersetzt diese Ausdrücke durch Unreife, Reife und Uebereife.

Die verschiedenen Merkmale dieser Stadien bei Tälern und Talsystemen sind etwa folgende.

Im Jugendstadium beginnt die Zertalung, doch sind noch beträchtliche Landstücke vorhanden, die noch wenig Veränderungen gegenüber der großzügig welligen Uroberfläche erfahren haben. Verwitterung und Erosion sind lebhaft, rasch fließende Flüsse, vielfach in engen, steilwandigen, felsigen Tälern, sind häufig unterbrochen durch Wasserfälle. Seen schalten sich noch oft in den Flußlauf ein. So ist die Gleichgewichtskurve, obwohl sie angestrebt wird, noch nicht erreicht. Die Lage der Wasserscheide ist unentschieden und unterliegt vielfachem Wechsel. Die Höhen werden noch von den am höchsten gehobenen Teilen des Landes gebildet.

Das Reifestadium charakterisiert ein ausgearbeitetes System von sich verzweigenden Tälern, so daß nur noch wenig oder gar nichts von der ursprünglichen Oberfläche erhalten ist. Die Gleichgewichtskurve in den Flußläufen ist im allgemeinen erreicht, Seen und Wasserfälle sind verschwunden, die Täler sind breiter geworden, und die Gehänge infolge der Verwitterung abgeflacht, sodaß sich der langsam kriechende Schutt auf ihnen einstellen kann. Die Talanlage und die Wasserscheiden sind festgelegt. Die Höhen werden nun von den widerstandsfähigsten Partien gebildet, die Vertiefungen entsprechen weicheren Schichtkomplexen. Die Schärfe der Bergformen ist geschwunden und ebenso ist der relative Niveauunterschied gemildert.

Eine immer weitere Abschwächung der Funktionen und eine Verarmung an Formen ist endlich das Kennzeichen des Alters. Die Erniedrigung der Wasserscheiden und die Vertiefung der Täler wird immer langsamer, und nur soweit fortgeführt, um ein unmerkliches Gefäll aufrecht zu erhalten. Die Seitenerosion ist noch tätig und schafft breite Flußebenen, in denen die Flüsse in vielen Windungen fließen. Ein unmerklicher Anstieg führt in weiten flachen Tälern zum Quellgebiet, aus dem welligen Gelände mit gerundeten Formen ragen nur Partien härteren Gesteines als flache Schwellen empor. Reichlicher Verwitterungsschutt trägt ebenfalls zur Verhüllung und Abschwächung der Niveauunterschiede bei.

So wird endlich die fast formlose Ebene, die Fastebene oder Peneplain (Davis) erreicht.

Dieses in seinem Ablauf natürlich nicht zu beobachtende, nur aus seinen einzelnen Stadien an vielen Orten abzuleitende Bild unterliegt vielfachen Störungen. Vulkanische Ausbrüche können Niveauunterschiede schaffen und Flüsse abdämmen, Klimaänderungen können aus Landschaften mit arider Erosion solche mit normaler und aus diesen wieder solche mit glazialer schaffen. Vor allem aber kann die Erosionsbasis gesenkt oder die Wasserscheide gehoben werden. Dann muß der Zyklus unterbrochen und ein neuer eingeleitet werden, für den nun die eben erreichten Formen des ersten als Urformen dienen.

Das Maß der Destruktion. Man hat versucht festzustellen, wie groß die Erniedrigung ist, die durch die Flüsse in ihrem Stromgebiet auf dem festen Land verursacht wird. Penck gibt dafür folgende Tabelle in Scobels geographischem Handbuch.

	Jährliche Abtragung in Tausendstel Millimetern
Elbe	17
Rhein	41
Maas	27
Seine und Marne	20
Themse	17
Mitteleuropa	30
Rhone	143
Donau	61
Südeuropa	60
Südasien (Indus, Ganges, Irawadi, Yangtsze)	220
Nil	13
Mississippi	60
Gesamtsumme	102

Wenn diese immerhin wenig zahlreichen Beobachtungen als maßgebend für die Abtragung durch die Flüsse angenommen werden, so würde das zum Meer entwässerte Land in rund zehntausend Jahren um 1 m erniedrigt werden. Wird dagegen den zu stark ins Gewicht fallenden Strömen von Südasien, nur der ihnen zukommende relative Wert beigelegt, so erhöht sich diese Zeitdauer auf rund 12000 Jahre. Nimmt man endlich an, daß diese heutige Tätigkeit dieselbe bleibe, so würden die Flüsse rund 9 Millionen Jahre brauchen, um das Land bis zum Meeresspiegel abzutragen.

19. Flußmündungen und Deltabildungen. Flußmündungen sind die Stellen, an denen Flüsse in ein stehendes Gewässer, in einen See oder das Meer münden. Es findet dabei eine Vermischung des Flußwassers mit dem des Sees oder des Meeres und ein Niederschlag der mitgeführten Sedimente statt.

Im Süßwasser wird beides nur durch die dem Fluß innewohnende Stoßkraft verzögert. Sie erlaubt ihm noch eine gewisse Strecke in dem See eine selbständige Masse

zu bilden. Münden kalte Flüsse in warme Seen, so sinkt das Flußwasser unter und strömt am Seeboden weiter. In allen anderen Fällen breitet sich das leichtere Flußwasser über den Spiegel des Sees oder des Meeres in einem außerordentlich flachen Kegel aus. Im Meer oder in Salzseen bildet sich zuerst eine Brackwasserzone mit geringerem Salzgehalt, bis endlich das Flußwasser vollkommen aufgezehrt wird. Der Einfluß des Amazonenstromes ist bis auf 250 Seemeilen von seiner Nordmündung durch Trübung und Abnahme der Dichte konstatiert worden, der Kongo macht sich bis zu 150 Seemeilen, der Yang-tsze bis auf 80 bemerkbar.

Mit dem Aufhören der Geschwindigkeit fallen auch die mitgeführten festen Bestandteile zu Boden. Im Salzwasser wird dieser Vorgang etwas beschleunigt. Sie lagern sich im allgemeinen in der Form von Bänken oder Barren ab. Abgesehen von der Mündung spezifisch schwereren Flußwassers entsteht bei der oberflächlichen Ausbreitung desselben eine gegen die Mündung gerichtete Strömung, die mit dazu beiträgt, daß die Sinkstoffe gerade an dieser liegen bleiben. Gewöhnlich bilden sich nach der Flußmündung konkave dammähnliche Formen. Ihr Anwachsen ist abhängig von der Stoßkraft des Flusses und der Kraft der Meereswogen.

Wenn sich mit der Ablagerung der Flußsedimente eine lebhafte Tätigkeit der Küstenversetzung vereinigt, so kann vor

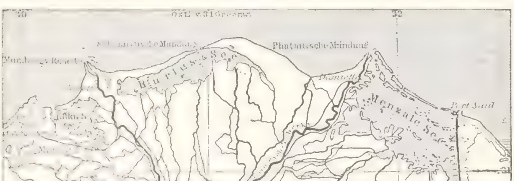


Fig. 36. Nildelta. Aus Supan, Grundzüge der physischen Erdkunde.

der Mündung ein Strandwall, die Strandbarre, aufgeworfen werden. Es wird [illegible] ungen, an der Innenseite des Strandwalles entlang zu fließen, bis er in einer verschleppten Mündung einen Auslaß findet (Mündung des Senegal, der Flüsse in Niederländisch- und Französisch-Guayana). Vielfach vermittelt ein aufgestauter oder durch Abschluß einer Bucht entstandener Strandsee (ein Haff) den Ausgang in einem Tief (Mündung der Lupow bei Stolp, der Nogat im frischen Haff). Wird die Oeffnung des Haffs verschlossen, so muß der Fluß etwa durch ein Nachbarhaff abfließen und es entsteht eine zur Küste parallele Wasserverbindung zwischen einzelnen Haffen (an der Sklavenküste). Ein Gegensatz zu diesen verschlossenen Mündungen bilden die offenen Mündungstrichter oder Aestuare.

Sie werden ausgestaltet durch die Wirkung starker Gezeitenströme. Während der Flut werden große Wassermengen in die Trichter hereingepreßt, während der Ebbe fließt das Wasser vereinigt mit dem aufgestauten Flußwasser wieder ab. Der Flutstrom legt sich auf der Nordhemisphäre an das linke, der Ebbestrom an das rechte Ufer, so daß eine trichterförmige Verbreiterung entsteht. Die Sedimente wandern ruckweise flußabwärts und werden verstärkt durch Wandersande des Strandes und durch Reste von Organismen, die im Brackwasser absterben. Eine allmähliche Ausfüllung durch diese Bänke und die zum Teil bei Ebbe trocken fallenden Watten wird dadurch verhindert, daß der Ebbestrom stärkere transportierende Wirkungen ausübt. Die Strömungen halten sich Kanäle offen, während an den Stellen, wo sie kentern, Barren entstehen. So endet die Flutrinne an einer Binnen-, die Ebberinne an einer Außenbarre, beide behalten ihre Lage trotz des leicht beweglichen Materials auch bei großer Fluthöhe. Ihre Tiefe wechselt mit der Natur des Flusses, bei verstärktem Transport des Flusses, also in nassen Jahren, werden sie im allgemeinen erhöht. Die Flutrinne ist meistens infolge der größeren Geschwindigkeit des Flutstromes stärker ausgebildet. Es wird dadurch das Bestreben der Flüsse auf der Nordhemisphäre den Mündungstrichter nach links zu verschieben, deutlich erklärt (Rhein- und Scheldemündung).

Deltabildungen. Unter einem Delta versteht man Ablagerungen von Flußsedimenten, die an einer Mündung in einem

stehenden Gewässer gebildet werden und über dem Wasserspiegel sichtbar sind. Der Name stammt vom Nil, dessen Ablagerungen die Form eines griechischen Δ zeigen und der sich dabei an der Spitze in mehrere Arme spaltet (Fig. 36). Es ist aber zum Begriff des Deltas eine Flußgabelung nicht notwendig. Das Baumaterial der Deltas, die in gewissem Sinn als große Schuttkegel aufgefaßt werden können, besteht aus Sand und Schlamm, nur bei kurzen Küsten- oder Gebirgsflüssen, die in Seen münden, wird auch Geröll dabei vertreten sein. Das grobe Material fällt am ersten zu Boden; je feiner es ist, desto weiter kann es verfrachtet werden (Fig. 37). Die Lagerung ist gewöhnlich in der Form der Uebergußschichtung ausgebildet.

Liegt der Flußlauf im allgemeinen fest, so erhält das Delta oft durch das Weiterwachsen der auf beiden Seiten des Flusses aufgeschütteten Wälle eine mehr fingerförmige Form (Mississippi, Fig. 38).

Dem Aufbau eines Deltas wirken im Meer entgegen die Brandungswellen und die Gezeitenströmungen, die die Sinkstoffe in Bewegung halten und an der Küste entlang weiter transportieren und, wenn auch in geringem Maße, die Meeresströmungen.

Es werden infolgedessen am regelmäßigsten Deltas in Seen oder Binnendeltas, die man von den ozeanischen unterscheidet, ausgebildet sein. Der Lage nach gibt es vorgeschobene und Ausfüllungsdeltas (Fig. 39). Jene sind über die

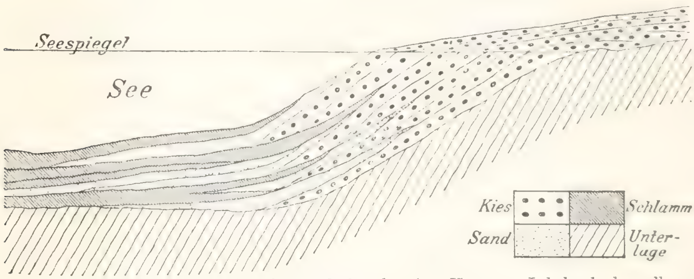


Fig. 37. Schematischer Durchschnitt eines Deltakegels. Aus Kayser. Lehrbuch der allgemeinen Geologie.

allgemeine Küstenlinie vorgeschoben und besonders geraden oder konvexen Küsten eigentümlich. Ausfüllungsdeltas entstehen in schmalen Seen oder Buchten. Binnenseen werden durch Deltas von einem Ende an allmählich ausgefüllt, können aber auch, wenn diese in der Mitte ansetzen, in zwei Teile zerlegt werden. In ähnlicher Weise werden Buchten zugeschüttet. Von der Seite wächst das Delta des Hermos gegen die Bucht von Smyrna vor, das des Menderes hat das andere Ufer schon erreicht, und den Akissee abgeschlossen. Beim Nildelta ist eine durch eine Inselreihe abgetrennte Bucht bis auf einige Lagunen schon verlandet. Die Ausfüllungsdeltas können unter Umständen nach Ueberschreitung einer Nehrung, eines Hakens oder einer Inselreihe in vorgeschobene übergehen. Diese sind dann im allgemeinen aus feinerem Material aufgebaut, als die Ausfüllungsdeltas. So liegt der Fall beim Podelta und bei dem des Mississippi, dessen Bucht anscheinend schon bei der Ohiomündung beginnt.

Im Meer fallen die Schichten flach ein oder liegen sogar nahezu horizontal, in Binnenseen werden Einfallswinkel von 20 bis 30° erreicht. Mit wachsender Entfernung von der Mündung nimmt natürlich mit dem Feinerwerden des Materials der Winkel ab. Im einzelnen entstehen aber auch durch den Wechsel der Transportkraft bei Hoch- und Niedrigwasser Unterschiede. Mit den Flußsedimenten vermischen sich organische Reste. Haben die Ablagerungen den Meeresspiegel erreicht, so werden sie nun vom Fluß überflossen und es werden horizontale Schichten darüber abgesetzt. Unterschiede von diesem normalen Fall treten ein, wenn ein kalter Fluß in ein warmes stehendes Gewässer mündet. Es sinkt dann das Flußwasser auf dem Deltaabfall in die Tiefe, hält dadurch eine Rinne offen und lagert die Sedimente mehr in Wallform zu beiden Seiten ab. In dieser Art ist das Delta des Rhone im Genfer See gebildet. Der entgegengesetzte Fall tritt bei der Einmündung von Flüssen in Salzseen oder in das Meer ein. Hier breitet sich das leichte Wasser auf dem schwereren Seewasser aus und es werden die Sinkstoffe weiter ausgebreitet, wie im anderen Fall.

Die Mächtigkeit der Ablagerungen in den Deltas ist sehr verschieden, das des Nil ist bei Sagasig, etwa in seiner Mitte, mit 105 m noch nicht durchsunken, das Podelta muß



Fig. 38. Delta des Mississippi. 1:400 000. Aus de Martonne, Traité de géographie physique.



Binnendeltas. Ozeanische Deltas.

Fig. 39. Vorgeschobene- und Ausfüllungsdeltas.

bei Modena über 215 m mächtig sein, beim Rhone beträgt die Ablagerung über 100 m, beim Rhein über 60 m.

Das Wachstum ist, soweit bekannt, am schnellsten beim Terek, der sein Delta im Jahr um 495 m in den Kaspisee vorschiebt. Beim Mississippi schwanken die Zahlen bei den einzelnen Armen von 103 bis 40 m. Das Podelta (Fig. 40) wächst im Mittel 70 m im

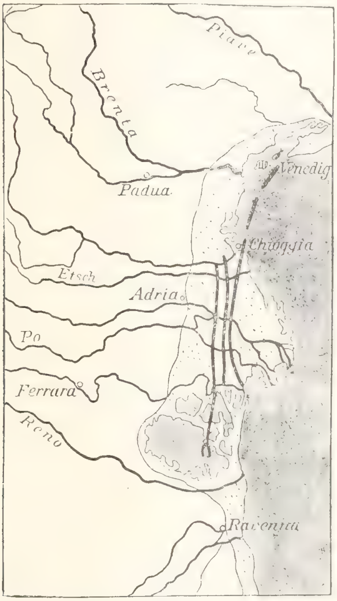


Fig. 40. Podelta. Aus Kayser, Lehrbuch der allgemeinen Geologie.

Jahr. Hier hat sich der Einfluß von Flußkorrektionen deutlich gezeigt, von 1300 bis 1600 vergrößerte es sich um 53 ha im Jahre, nach Anlage eines Deichsystems von 1600 bis 1830 um 135 ha, seitdem nach Erreichung tieferen Meeres um 76 ha. Das Delta des Nil, dem ein Teil seiner Ablagerungen im Binnenland entzogen wird, wächst um nur 4 m. Das Wachstum unterliegt starken Schwankungen, es erfolgt zum Teil ausschließlich, zum Teil besonders ausgeprägt in Hochwasserzeiten. In offenen Meeren wird dann unter Umständen das neu gebildete Land vom Meer wieder zerstört. Dies tritt dauernd ein, wenn nach der Bildung eines Deltas eine positive Niveauverschiebung einsetzt. So wird das Narentadelta stetig verkleinert und die wohl einmal vorhandenen Deltas der deutschen Nordseeflüsse sind heute verschwunden oder können, wie beim Rhein, nur durch Eingreifen des Menschen geschützt werden.

Die geographische Verbreitung der Deltas ist von dem Zusammenwirken einer ganzen Reihe von Faktoren abhängig. Ebenso wie ihre Vorform, das untermeerische Delta, in die sie auch wieder umgewandelt werden können, treten sie gesellig auf, so daß man von „Deltaküsten" sprechen kann. Solche sind zum Beispiel die Küsten des Romanischen Mittelmeeres, die des Golfes von Guinea, die Südostküste von Ostasien vom Golf von Bengalen bis zum Gelben Meer und die Küsten des amerikanischen Mittelmeeres. Doch finden sich auch an diesen Küsten Ausnahmen, das heißt deltafreie Mündungen, und im Gegensatz dazu Deltas an sonst deltafreien Küstenstrecken. Von besonders förderndem Einfluß müssen im allgemeinen sein eine negative Niveauveränderung, daneben der Reichtum des Flusses an mitgeführtem Material, das Vorhandensein einer großen Geschwindigkeit und starke Hochwasser. Im Meer werden die Abwesenheit von Gezeitenströmungen und starke Wellenbewegungen das Wachstum befördern. Trotzdem gibt es auch hier für jeden Fall eine Reihe von Ausnahmen, so daß ein Ineinandergreifen verschiedener Umstände angenommen werden muß.

Literatur. ***H. Wagner,*** *Lehrbuch der Geographie, 8. Aufl., 1. Bd. Hannover und Leipzig 1908.* — ***E. Brückner,*** *Die feste Erdrinde und ihre Formen. Wien 1897.* — ***A. Penck,*** *Die Erdoberfläche, Scobels geographisches Handbuch, 5. Aufl., 1. Bd. Bielefeld und Leipzig 1909.* — ***A. Supan,*** *Grundzüge der physischen Erdkunde, 5. Aufl. Leipzig 1911.* — ***W. M. Davis und G. Braun,*** *Grundzüge der Physiogeographie. Leipzig 1911.* — ***E. de Martonne,*** *Traité de Géographie Physique. Paris 1909.* — ***E. Kayser,*** *Allgemeine Geologie, 3. Aufl. Stuttgart.* — ***A. Penck,*** *Morphologie der Erdoberfläche, 2 Bde. Stuttgart 1894.* — ***F. v. Richthofen,*** *Führer für Forschungsreisende, Berlin 1886, unveränderter Neudruck 1901.*

G. W. v. Zahn.

Flüssigkeit.

1. Flüssigkeitsdruck. Fortpflanzung des Druckes in der Flüssigkeit. 2. Gleichgewicht von Flüssigkeiten: a) Gleichgewicht unter Einfluß der Schwerkraft. b) Gleichgewicht unter Einfluß von Schwer- und Zentrifugalkraft. 3. Boden- und Seitendruck einer Flüssigkeit. 4. Auftrieb. Archimedisches Prinzip. 5. Schweben und Schwimmen. 6. Stabilität des Gleichgewichts eines schwebenden oder schwimmenden Körpers.

Als Flüssigkeit bezeichnet man einen Körper, wenn er die Eigenschaft des

„Fließens“ hat, d. h. einer Veränderung seiner Gestalt, wenn diese ohne Aenderung des Volumens vor sich geht, keinen Widerstand entgegensetzt. Man unterscheidet tropfbare oder eigentliche Flüssigkeiten und gasförmige; erstere besitzen ein konstantes oder wenigstens nur in sehr engen Grenzen veränderliches Volumen, bei letzteren dagegen ist das Bestreben vorhanden, jeden gebotenen Raum vollständig auszufüllen. Das Volumen der gasförmigen Flüssigkeiten ist von der Größe des Druckes abhängig, unter dem sie stehen; man bezeichnet sie daher auch als kompressible und im Gegensatz dazu die tropfbaren als inkompressible Flüssigkeiten. Eine sehr geringe Kompressibilität ist allerdings auch bei den tropfbaren Flüssigkeiten vorhanden, so nimmt das Volumen des Wassers, wenn der Druck um 1 kg/cm² gesteigert wird, bei 18° C um $^1/_{21700}$ ab, das des Quecksilbers unter gleichen Umständen um $^1/_{256000}$. In den weitaus meisten Fällen kann man aber hiervon absehen, sogar die Kompressibilität der Gase kann häufig unberücksichtigt bleiben, wenn es sich nur um kleine Druckänderungen handelt.

1. Flüssigkeitsdruck. Fortpflanzung des Druckes. Eine vollkommene Flüssigkeit kann nur solchen Kräften Widerstand leisten, die die gegenseitige Entfernung ihrer Teilchen zu verkleinern streben, also Normalkräften; Tangentialkräfte können nicht auftreten, da diese sofort ein Ausweichen der Flüssigkeitsteilchen veranlassen würden. Auf ein durch ebene Flächen begrenztes Volumen innerhalb einer Flüssigkeit (Fig. 1)

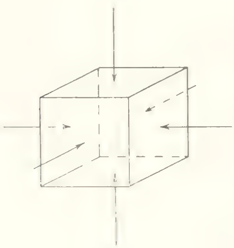


Fig. 1.

können also von den benachbarten Teilchen der Flüssigkeit nur solche Kräfte übertragen werden, die senkrecht zu den Begrenzungsflächen wirken. In den „zähen“ Flüssigkeiten treten allerdings auch tangential wirkende Reibungskräfte auf, deren Richtungen also parallel den obigen Begrenzungsflächen sind, aber diese Kräfte wirken nur während einer gegenseitigen Verschiebung der Flüssigkeitsteilchen und verschwinden vollständig, wenn die Geschwindigkeit dieser Verschiebung Null wird; in ruhendem Zustande verhalten sich also die zähen Flüssigkeiten wie die vollkommenen. Man bezeichnet nun als den „Druck“ einer Flüssigkeit diejenige Kraft, welche von ihr auf die Einheit einer Fläche ausgeübt wird. Die Fläche kann der Gefäßwandung angehören oder einem festen Körper, der sich in der Flüssigkeit befindet, sie kann aber auch, wie oben, die gedachte Begrenzung eines Teils der Flüssigkeit bilden.

Als Einheit des Druckes dient heute meist 1 kg/cm² = 1 (metrische) Atmosphäre. Früher wurde als Einheit der Wert des mittleren Luftdruckes am Meeresspiegel benutzt, dieser beträgt 1,033 kg/cm² und ist gleich dem Druck einer Quecksilbersäule von 760 mm Höhe (diese Einheit trug ebenfalls den Namen Atmosphäre). In Fällen, wo die obige Einheit unbequem groß ist, benutzt man kleinere Einheiten, so z. B. in der Technik sehr häufig 1 kg/m². Die Drücke können durch Höhen von Flüssigkeitssäulen gemessen werden (siehe 2a), man gebraucht daher als Druckmaß auch m WS., cm WS., mm WS., cm QS, mm QS (WS bedeutet Wassersäule, QS Quecksilbersäule). Da der Druck von 1 kg/qcm durch eine Wassersäule von 10 m Höhe (bei 4° C) erzeugt wird, so entsprechen obige WS-Einheiten $^1/_{10}$, $^1/_{100}$ und $^1/_{1000}$ der metrischen Atmosphäre, es ist also 1 mm WS gerade = 1 kg/m². Die Instrumente, die zur Messung des Druckes dienen, nennt man Manometer (wegen ihrer Einrichtung sei auf den Artikel „Manometer“ verwiesen).

Wenn der Druck in einer Flüssigkeit veränderlich ist und an einem einzelnen Punkte gemessen werden soll, so muß die „Meßfläche“ natürlich so klein angenommen werden, daß man von der Veränderlichkeit des Druckes auf ihr absehen kann. Der Druck in einem Punkt ist von der Neigung der Fläche unabhängig, wie aus folgender Betrachtung hervorgeht. In der Flüssigkeit sei ein kleines dreiseitiges Prisma abgegrenzt, dessen Höhe gleich 1 sei (Fig. 2). Die Drücke seien auf den drei Seiten p_1, p_2, p_3, dann sind die von der Flüssigkeit auf die drei Seiten ausgeübten Gesamtkräfte $P_1 = p_1 . AB$, $P_2 = p_2 . BC$, $P_3 = p_3 . CA$. Wenn die Drücke auf den Seitenflächen konstant sind, so greifen diese Gesamtkräfte in den Mitten der Seiten an. Damit nun Gleichgewicht besteht, damit also die drei Kraftstrecken sich zu einem Dreieck zusammenschließen, muß die Beziehung gelten:

$$P_1 : P_2 : P_3 = AB : BC : CA.$$

Diese Beziehung verlangt aber die Gleichheit der Drücke p_1, p_2, p_3, d. h.: Der Druck wirkt in einem Punkt nach allen Richtungen in gleicher Stärke.

Es werde nun die Fortpflanzung des Druckes nach **anderen** Punkten der Flüssigkeit untersucht, zunächst unter Vernachlässigung von Massenkräften (Schwerkraft usw.). Die Flüssigkeit befinde sich

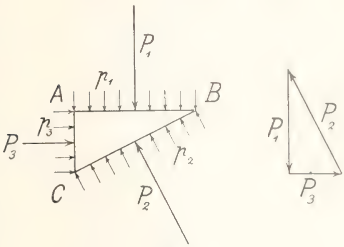


Fig. 2.

in einem geschlossenen Gefäß, in dessen Wandung an zwei Stellen verschiebbare, aber dichtschließende Kolben angebracht seien; ihre Querschnitte seien F_1 und F_2 (Fig. 3). Auf den Kolben 1 werde nun eine

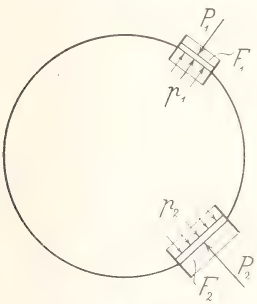


Fig. 3.

Kraft P_1 ausgeübt, dann beträgt der an dieser Stelle erzeugte Flüssigkeitsdruck $p_1 = \frac{P_1}{F_1}$. Um zu untersuchen, wie dieser Druck auf den zweiten Kolben übertragen wird, lassen wir den Kolben 1 eine kleine Verschiebung um die Strecke l_1 ausführen, dann wird bei dieser virtuellen Verschiebung die Arbeit $P_1 . l_1$ verbraucht. Wenn die Flüssigkeit keine Volumenänderung erfahren soll, so muß das hier verdrängte Flüssigkeitsvolumen $F_1 . l_1$ eine Verschiebung des zweiten Kolbens um die Strecke l_2 bewirken, so daß $F_2 . l_2 = F_1 . l_1$ ist, also $l_2 = l_1 . \frac{F_1}{F_2}$. Aus der Gleichheit der virtuellen Arbeiten $P_1 . l_1$ und $P_2 . l_2$ folgt $P_2 = P_1 . \frac{F_2}{F_1}$. Hieraus ergibt sich: $p_2 = \frac{P_1}{F_1} = p_1$: **Der Druck pflanzt sich durch die ganze Flüssigkeit in gleicher Stärke fort** (Pascalsches Prinzip).

Die Kräfte P_1 und P_2 verhalten sich wie die Kolbenquerschnitte, man kann also mit einer kleinen Kraft P_1 durch passende Wahl des Querschnittverhältnisses eine große Kraft P_2 erzielen (natürlich ist das Verhältnis der Kolbenwege im umgekehrten Verhältnis der Kräfte verkleinert). Hierauf beruht die Einrichtung der **hydraulischen Presse**. Diese besteht (Fig. 4) aus einem großen

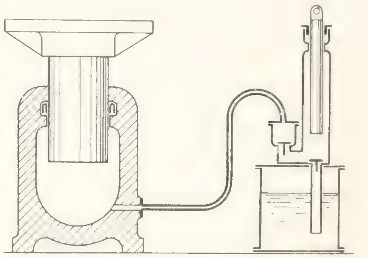


Fig. 4.

Zylinder, in dem sich ein Kolben dichtschließend bewegen kann. Die Dichtung wird meist hydraulisch bewirkt, indem eine U-förmige Ledermanschette durch den Flüssigkeitsdruck selbst an den Kolben gepreßt wird. Der Kolben trägt eine Preßplatte, eine zweite Platte ist durch das Maschinengestell mit dem Zylinder verbunden. Der Zylinder steht durch eine Druckleitung mit dem kleinen Zylinder in Verbindung. Da nun bei großer Uebersetzung der Weg des kleinen Kolbens ein sehr großer sein müßte, so ist der kleine Zylinder meist als Pumpe ausgebildet, so daß beim Rückgang des kleinen Kolbens Flüssigkeit aus einem Behälter angesaugt und beim Vorwärtsgang unter den großen Kolben gedrückt wird. Mit hydraulischen Pressen werden Kräfte bis zu 10000 t Gewicht ausgeübt (Schmiedepressen der Stahlwerke).

2. Gleichgewicht von Flüssigkeiten. Außer den Kräften, die durch Vermittlung der äußeren Begrenzung auf die Flüssigkeit übertragen werden (Druck eines Kolbens u. dgl.), spielen auch solche Kräfte eine Rolle, die an den einzelnen Flüssigkeitselementen selbst angreifen (Massenkräfte). Soll eine Flüssigkeit sich unter dem Einfluß von Massenkräften im Gleichgewicht befinden, so kann dies nur dadurch geschehen, daß die auf ein Volumenelement wirkende

Massenkraft durch die Resultierende der von den übrigen Flüssigkeitsteilen auf die Oberfläche des Elements ausgeübten Drücke im Gleichgewicht gehalten wird. Weil die Flüssigkeit reibungsfrei ist, so kann die Massenkraft nur die Druckverteilung in ihrer eigenen Richtung beeinflussen. Von solchen Massenkräften kommt in erster Linie die Schwerkraft in Frage, bei Bewegung aber spielen auch Trägheits- und Zentrifugalkräfte eine Rolle.

2a) **Gleichgewicht unter Einfluß der Schwerkraft.** Durch die Schwerkraft kann in einer Flüssigkeit nur eine Aenderung der Druckverteilung in senkrechter Richtung hervorgebracht werden, in wagerechter Richtung muß der Druck nach wie vor in allen Punkten derselbe sein. Daraus folgt, daß die Flächen gleichen Druckes horizontale Ebenen sein müssen. Nun ist die freie Oberfläche oder der Spiegel der Flüssigkeit ebenfalls eine Fläche, auf der konstanter Druck herrscht, es ergibt sich also der Satz: Die freie Oberfläche einer Flüssigkeit bildet unter Einfluß der Schwerkraft eine horizontale Fläche.

Eine Anwendung dieses Satzes bildet der Quecksilberhorizont, der in der Astronomie als horizontaler Spiegel gebraucht wird. Ebenso beruht hierauf die Tatsache, daß in kommunizierenden Gefäßen, die mit der gleichen Flüssigkeit gefüllt sind, die Flüssigkeitsspiegel gleichhoch stehen (Fig. 5), wenn auf beiden Flächen der gleiche Druck, z. B. der Atmosphärendruck herrscht, denn dann müssen beide Spiegel derselben Horizontalebene angehören.

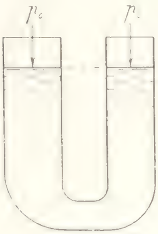


Fig. 5.

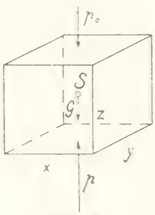


Fig. 6.

Die Veränderung, die durch die Schwerkraft in der Druckverteilung hervorgebracht wird, läßt sich verfolgen, indem man das Gleichgewicht eines Parallelepipeds in der Flüssigkeit untersucht (Fig. 6). Die an ihm angreifende Massenkraft ist gleich seinem Eigengewicht, also gleich $\gamma . xyz$, wenn γ das spezifische Gewicht der Flüssigkeit ist. Diese nach unten wirkende Kraft muß dadurch im Gleichgewicht gehalten werden, daß auf der Unterseite des Parallelepipeds ein höherer Druck herrscht als auf der Oberseite. Der Druck betrage an der Oberseite p_0, an der Unterseite p, dann ist für die inkompressible Flüssigkeit ($\gamma = \text{const.}$) die Bedingung für das Gleichgewicht:

$$p . xy = p_0 . xy + \gamma . xyz,$$

wenn z nach unten positiv gerechnet wird, oder

$$p = p_0 + \gamma . z.$$

Dabei bedeutet p_0 den Druck an der freien Oberfläche ($z = 0$). Die Gleichung sagt aus, daß in einer Flüssigkeit der Druck linear mit der Tiefe ansteigt und zwar um so schneller, je größer das spezifische Gewicht derselben ist. So nimmt im Wasser der Druck für je 10 m Tiefe um 1 kg/qcm zu.

Wenn in zwei kommunizierenden Gefäßen auf beiden Spiegeln nicht derselbe Druck herrscht (Fig. 7), so wird dort, wo der

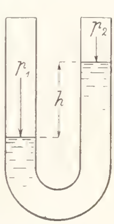


Fig. 7.

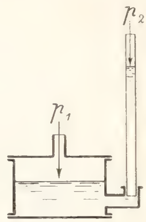


Fig. 8.

größere Druck p_1 ist, ein Herabdrücken des Spiegels eintreten und damit eine Höhendifferenz vom Betrage h entstehen. Legt man durch den tieferen Spiegel eine horizontale Ebene, so muß auf ihr im anderen Schenkel auch der Druck p_1 herrschen. Das Gleichgewicht des abgeschnittenen Flüssigkeitsteils liefert die Bedingung:

$$p_1 = p_2 + \gamma . h \quad \text{oder} \quad h = \frac{p_1 - p_2}{\gamma}$$

mißt man also die Höhendifferenz h, so läßt sich daraus die Druckdifferenz berechnen. Hierauf beruht die Messung von Druckdifferenzen mittels Flüssigkeitsmanometer; ist das U-Rohr mit Wasser gefüllt, so läßt sich die Druckdifferenz direkt in cm WS oder mm WS. ablesen, doch werden häufig auch andere Flüssigkeiten (Quecksilber, Alkohol) zur Füllung benutzt. Da unter Einfluß der Druckdifferenz beide Spiegel sich verschieben, so sind zwei Ablesungen nötig; zur Vereinfachung der Ablesung gibt man daher wohl dem einen Schenkel einen sehr großen Querschnitt im Vergleich zum anderen, so daß in ihm der Flüssigkeitsspiegel nur eine ganz geringe Verschiebung erfährt, die man vernachlässigen oder rechnerisch berücksichtigen kann (Fig. 8). Zur Messung sehr

geringer Druckdifferenzen erhält der enge Schenkel eine ganz flach geneigte Lage (Fig. 9), damit einer kleinen Druckdifferenz

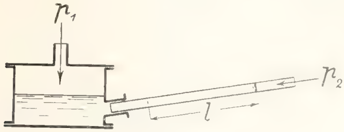


Fig. 9.

ein möglichst großer Ausschlag der Flüssigkeitssäule entspricht (Mikromanometer); es ist dann $p_1 - p_2 = \gamma . h = \gamma . l . \sin \alpha$, wenn α den Neigungswinkel des Rohres und l den abgelesenen Ausschlag bedeutet.

Sind zwei kommunizierende Gefäße mit Flüssigkeiten von verschiedenem spezifischem Gewicht gefüllt (die sich aber nicht mischen dürfen), so wird dort, wo sich die schwerere Flüssigkeit befindet, der Spiegel tiefer stehen als in dem anderen Schenkel (Fig. 10). Legt man wieder durch die Trennungsstelle beider Flüssigkeiten eine horizontale Ebene, so muß auf ihr Druckgleichheit herrschen, also muß die Beziehung gelten $\gamma_1 . h_1 = \gamma_2 . h_2$.

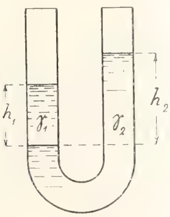


Fig. 10.

Es verhalten sich also die entsprechenden Höhen der beiden Flüssigkeiten umgekehrt wie ihre spezifischen Gewichte. Diese Tatsache läßt sich benutzen, um die spezifischen Gewichte von Flüssigkeiten miteinander zu vergleichen.

Wenn die Flüssigkeit kompressibel ist, so muß man bei größeren Höhen auf die Veränderlichkeit des spezifischen Gewichtes mit dem Druck, also auch mit der Höhe, Rücksicht nehmen; es besteht dann nicht mehr, wie bei der inkompressiblen Flüssigkeit, eine lineare Abhängigkeit des Druckes von der Höhe. So ergibt sich für die Druckverteilung in der Atmosphäre unter der Voraussetzung, daß die Temperatur der Luft konstant und ihr spezifisches Gewicht daher dem Druck proportional ist (Boyle-Mariottesches Gesetz), ein Verlauf nach einem Exponentialgesetz. Bezeichnet h die Höhe eines Punktes über dem Meeresspiegel in m, so beträgt dort der Luftdruck in kg/qcm² bei einer Temperatur von t⁰:

$$p = p_0 . e^{-\frac{29,27 (t+273)}{h}} .$$

oder, wenn $p_0 = 1,033$ kg/cm² und $t = 0$ ist:

$$p = 1,033 . e^{-\frac{7990}{h}} .$$

Es ist dabei e = 2,71828..., die Basis der natürlichen Logarithmen. Das Gesetz der Abnahme des Luftdruckes ist durch die graphische Darstellung Figur 11 veranschaulicht; nach obiger Formel beträgt der Luftdruck in 100 m Höhe 1,02 kg/cm², in 1000 m Höhe 0,9115 kg/cm² und in 10000 m Höhe 0,2955 kg/cm². In der Nähe der Erdoberfläche nimmt er für je 10 m Höhe um 1,293 g/cm² ab; würde das spezifische Gewicht

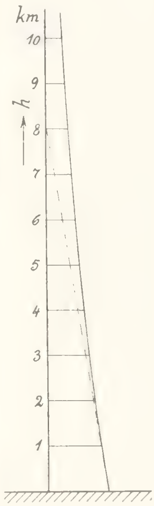


Fig. 11.



Fig. 12.

der Luft (das bei 0⁰ und 760 mm Barometerstand 1,293 kg/m³ beträgt) konstant sein, so müßte bereits in einer Höhe von 7,99 km der Druck Null herrschen, während er in Wirklichkeit dort den Wert $1,033 . e^{-1} = 0,38$ kg/cm² besitzt und den Wert Null erst in unendlicher Höhe erreicht.

Von den zur Messung des Luftdruckes dienenden Instrumenten (vgl. den Artikel „Barometer") sei hier das Quecksilberbarometer erwähnt, da es auf dem Prinzip der kommunizierenden Gefäße beruht. Es besteht in einer einfachen Form aus einer U-förmig gebogenen Glasröhre, die mit Quecksilber gefüllt und deren längerer Schenkel zugeschmolzen ist (Fig. 12). Dieser muß eine Länge von mindestens 0,8 m haben; dann bildet sich in ihm ein luftleerer Raum (Toricellisches Vakuum), der nur Spuren von Quecksilberdampf enthält. Quecksilberdampf besitzt aber bei gewöhnlicher Temperatur einen äußerst geringen Druck, sodaß man praktisch den Druck über dem Quecksilber in dem geschlossenen Schenkel gleich

Null annehmen kann. Auf den Quecksilberspiegel im offenen Schenkel wirkt der Luftdruck, seine Größe kann also leicht aus der Höhendifferenz h der beiden Quecksilberoberflächen ermittelt werden und beträgt $p = 0{,}0001\ h\,.\,\gamma$ in kg/cm², wenn h die Höhendifferenz in mm und γ das spezifische Gewicht des Quecksilbers (13,6) ist. Meist gibt man die Größe des Luftdruckes nicht in kg/cm² an, sondern den ihm entsprechenden Barometerstand in mm Quecksilbersäule; dem normalen Luftdruck von 1,033 kg/cm² entspricht ein Barometerstand von 760 mm.

2b) Gleichgewicht unter Einfluß von Schwer- und Zentrifugalkraft. Der Satz, daß die freie Oberfläche einer unter Einfluß der Schwerkraft stehenden Flüssigkeit eine horizontale Ebene bildet, gilt nur, wenn die Dimensionen der Oberfläche sehr klein im Vergleich zum Radius der Erde sind. Trifft dies nicht mehr zu, wie bei der Meeresoberfläche, so ergibt sich eine Abweichung daraus, daß in weit voneinander entfernten Punkten die Richtungslinien der Schwerkraft nicht parallel sind, sondern radial zum Erdmittelpunkte gerichtet sind. Die Meeresoberfläche müßte also unter dem Einfluß der Gravitation eine zum Erdmittelpunkt konzentrische Kugelfläche bilden. Durch die von der Erdrotation verursachte Zentrifugalkraft tritt aber eine Abweichung von der Kugelgestalt ein, denn durch die Zentrifugalkraft wird nach dem Aequator zu der Einfluß der Gravitation vermindert. Die Gleichgewichtsfigur bildet daher einen nach den Polen zu abgeplatteten Rotationskörper, dessen Form man als Geoid bezeichnet. Dieser Name gilt eigentlich für die Fläche, auf der die mittleren Wasserstandshöhen der verschiedenen Punkte der Erdoberfläche liegen. Die wirkliche Gestalt läßt sich mit großer Annäherung als ein abgeplattetes Rotationsellipsoid auffassen, bei dem die kleine Achse um rund $^1/_{299}$ kleiner ist als die große (Besselsches Rotationsellipsoid); mit dieser Annäherung wird in der höheren Geodäsie gerechnet.

Die Gleichgewichtsfigur einer frei rotierenden Flüssigkeitsmasse unter Einfluß der Gravitation ist, da die Himmelskörper als solche Gleichgewichtsfiguren aufzufassen sind, vielfach Gegenstand mathematischer Untersuchungen gewesen. MacLaurin berechnete 1742 für eine homogene rotierende Flüssigkeitsmasse als Gleichgewichtsfigur ein abgeplattetes Rotationsellipsoid (MacLaurinsches Sphäroid), Simpson wies nach, daß zwei verschiedene Rotationsellipsoide den Gleichgewichtsbedingungen genügen; das Gleichgewicht des einen ist aber nach d'Alembert instabil. Später wurde von Jakobi behauptet, daß auch ein dreiachsiges Ellipsoid als Gleichgewichtsfigur existieren könne; der Nachweis dafür wurde durch Liouville erbracht. Unter den Bedingungen, denen die Erde unterworfen ist, müßten die Achsen dieses Jakobischen Ellipsoids im Verhältnis 1:1,02:19,57 stehen, wobei die kleinste Achse die Rotationsachse wäre. Nach Poincaré können auch Körper von eigenartig birnenförmiger Gestalt, die durch eine Deformation aus dem Jakobischen Ellipsoid hervorgehen, Gleichgewichtsfiguren bilden; auch kann das Ellipsoid in einen Zylinder ausarten. Ein Ring kann jedoch als Gleichgewichtsfigur einer rotierenden Flüssigkeitsmasse nicht bestehen, der Ring des Saturn kann daher nicht von einer flüssigen Masse gebildet sein, sondern besteht (nach der Hypothese von Cassini) wahrscheinlich aus lauter einzelnen festen Körpern; die Annahme eines homogenen festen Körpers führt nicht zu einem möglichen Gleichgewicht.

Befindet sich eine Flüssigkeit in einem Gefäß und rotiert mit diesem um seine Achse, so findet infolge der Zentrifugalkraft ein Anwachsen des Druckes von innen nach außen statt. Unter dem Einfluß dieses Druckanstiegs wird bei Einleitung der Bewegung die Flüssigkeit teilweise von der Drehachse weggedrängt, der Flüssigkeitsspiegel steigt an der äußeren Gefäßwand und sinkt entsprechend in der Nähe der Drehachse, bis der infolge der Spiegelhebung außen gesteigerte Druck der Zentrifugalkraft das Gleichgewicht hält. Von diesem Augenblick an rotiert die Flüssigkeit mit dem Gefäß wie ein fester Körper, die einzelnen Flüssigkeitsteilchen bleiben relativ zueinander in Ruhe; die Untersuchung des Verhaltens der gleichförmig rotierenden Flüssigkeit kann daher als ein Problem der Hydrostatik aufgefaßt werden.

Ein Element der Flüssigkeit, dessen Masse m sei, befinde sich in einem Abstande r von der Drehachse (Fig. 13). Auf dieses wirkt nach unten die Schwerkraft im Betrage $m\,.\,g$, wenn g die Erdbeschleunigung darstellt; nach außen dagegen die Zentrifugalkraft, ihre Größe ist, wenn man die Winkelgeschwindigkeit mit ω bezeichnet, gleich $m\,.\,r\,.\,\omega^2$. Die Winkelgeschwindigkeit ω läßt sich auch durch die Tourenzahl n der Achse, also die Zahl der Umdrehungen pro Minute, ausdrücken; es ist $\omega = \frac{2\pi\,.\,n}{60}$. Die Resultierende beider Massenkräfte (s. Fig. 13) bringt nun die in der Flüssigkeit auftretende Druckveränderung zustande, die Flächen gleichen Druckes müssen also senkrecht zu der Richtung der resultierenden Massenkraft sein, oder diese Richtung bildet die Normale der Fläche gleichen Druckes, der das betreffende Massenelement angehört. Die Normale und der

Radius r schneiden auf der Rotationsachse die Subnormale z ab; aus der Aehnlichkeit der Dreiecke folgt nun: $z:r = g:r.\omega^2$ oder $z = \frac{g}{\omega^2} = \text{const.}$ Die Konstanz der Subnormale ist aber eine bekannte Eigenschaft der Parabel bezw. des Rotationsparaboloids; es ergibt sich also, daß die Flächen gleichen Druckes Rotationsparaboloide sind. Da die Subnormale für alle Flächen gleichen Druckes denselben Wert besitzt (denn g und ω sind in der ganzen Flüssigkeit konstant), so folgt, daß die verschiedenen Flächen gleichen Druckes durch kongruente Rotationsparaboloide gebildet werden, die nur in der Höhe gegeneinander verschoben sind (s. Fig. 13). Auch die freie Oberfläche der rotierenden Flüssigkeit gehört dieser Schar an; die Flächenschar tritt an Stelle der Ebenen, die bei der ruhenden Flüssigkeit die Flächen gleichen Druckes bilden. Der Druck in einem beliebigen Punkte der Flüssigkeit wird durch den vertikalen Abstand des Punktes von der freien Oberfläche gemessen, daraus folgt, daß in einer Horizontalebene der Druck proportional dem Quadrat des Radius wächst. Aus der Subnormale ergibt sich der Parameter der Paraboloide: $2p = 2\frac{g}{\omega^2}$ und aus diesem die Scheitelsenkung h des von der freien Oberfläche gebildeten Paraboloids: $h = \frac{R^2}{2p} = \frac{R^2\omega^2}{2g} = \text{const.}\,\omega^2$ (R = Radius des zylindrischen Gefäßes). Wegen der Abhängigkeit der Scheiteltiefe von der Winkelgeschwindigkeit hat man auf diesem Prinzip beruhende Instrumente benutzt, um die Tourenzahl von Maschinenwellen zu messen; das Gefäß besteht dann aus einem Glaszylinder, der außen mit einer Teilung versehen ist und so die Tourenzahl abzulesen gestattet. Unbequem ist dabei, daß wegen der quadratischen Abhängigkeit von der Tourenzahl der Ausschlag zunächst sehr langsam, bei großen Tourenzahlen aber sehr schnell ansteigt. Schließt man aber den Zylinder oben durch einen Deckel ab, so nimmt von dem Augenblick an, wo die rotierende Flüssigkeit den Deckel erreicht, der Ausschlag nur noch proportional mit der Tourenzahl zu, so daß sich von diesem Grenzwert an eine gleichförmige Skala ergibt (Braunsches Tachometer). Befinden sich in dem rotierenden Gefäß zwei Flüssigkeiten von verschiedenem spezifischem Gewicht, so bildet die Trennungsfläche derselben, da sie eine Fläche konstanten Druckes ist, ebenfalls ein Rotationsparaboloid; nach einem solchen erfolgt z. B. die Trennung des Rahms von der Milch in der Milchzentrifuge.

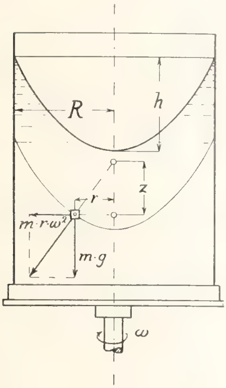


Fig. 13.

3. Boden- und Seitendruck einer Flüssigkeit. Der in einer Füssigkeit herrschende Druck wirkt ebenso wie auf die Teilchen der Flüssigkeit auch auf die Wandungen des Gefäßes, in dem sich die Flüssigkeit befindet, und zwar wirkt er stets senkrecht zu den Flächenelementen der Gefäßwandung. Die gesamte von der Flüssigkeit auf die Gefäßwandung oder auf Teile derselben ausgeübte Kraft läßt sich stets dadurch finden, daß man aus dem Gesetz der Druckzunahme nach unten die Verteilung des Flüssigkeitsdruckes über das betreffende Flächenstück ermittelt und nun die Summation der Einzeldrücke ausführt Ist die Fläche gewölbt, so sind die Einzeldrücke untereinander nicht parallel und man muß vor der Summation eine Zerlegung derselben in Komponenten vornehmen und so die Komponenten der Resultierenden getrennt ermitteln.

In der Wandung des Gefäßes befinde sich ein Flächenelement dF. Senkrecht zu diesem wirkt der Druck p, die Kraft in Richtung der Normale beträgt also p.dF (Fig. 14).

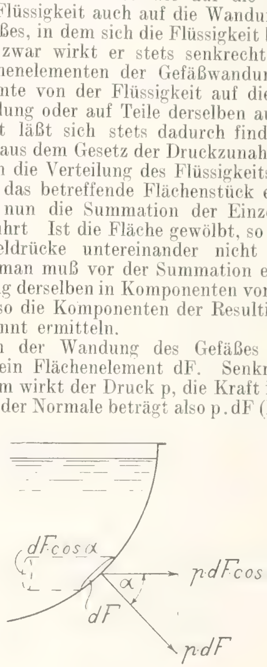


Fig. 14.

Es soll nun die Kraft in einer der Koordinatenrichtungen, z. B. in der X-Richtung, ermittelt werden. Die in die X-Richtung fallende Komponente der Resultierenden ist $p.dF.\cos\alpha$, wenn α der Winkel zwischen der Flächennormalen und der X-Richtung ist. α ist aber auch der Winkel, den das Flächenelement mit einer zur X-Richtung senkrechten Ebene bildet. $dF.\cos\alpha$ ist also die Projektion von dF auf eine solche Ebene. Man bekommt

somit die Kraftkomponente in einer beliebigen Richtung, indem man das Flächenelement in dieser Richtung projiziert und mit dem Normaldruck multipliziert; bei einem ausgedehnten Flächenstück erhält man die Komponente der Resultierenden durch Integration über die Flächenelemente. Bei der senkrechten Komponente (Bodendruck) ergibt sich noch folgendes: Der Normaldruck p ist, wenn der Druck an der freien Oberfläche gleich Null angenommen wird, gleich $h.\gamma$, wenn h der senkrechte Abstand des Flächenelementes von der Oberfläche ist. Der Ausdruck $dF.\cos\alpha.p = dF.h.\gamma$ entspricht aber dem Gewicht des senkrechten Flüssigkeitsprismas, das unten durch den Umfang von dF begrenzt ist (Fig. 15). Der senkrechte

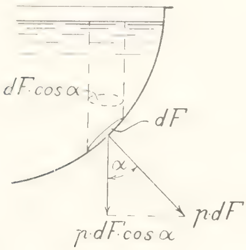


Fig. 15.

Gesamtdruck, den die Flüssigkeit auf den beliebig gestalteten Boden eines Gefäßes ausübt, ergibt sich also als das Gewicht einer senkrechten Flüssigkeitssäule, die unten von dem Gefäßboden und oben von dem freien Spiegel begrenzt ist. Dieser Druck ist also nur von der Form des Bodens und von seinem Abstand von der Flüssigkeitsoberfläche abhängig, nicht aber von der Gestalt der Seitenwände und kann daher, je nachdem der Gefäßquerschnitt konstant ist oder sich nach oben erweitert oder verengt, gleich oder kleiner oder größer sein als das Gewicht der in dem Gefäß enthaltenen Flüssigkeitsmasse (hydrostatisches Paradoxon, Fig. 16).

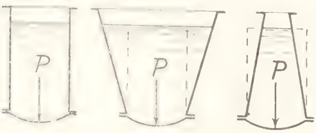


Fig. 16.

Herrscht auf der Flüssigkeitsoberfläche nicht der gleiche Druck wie auf der Außenseite der Gefäßwandung, sondern etwa ein Ueberdruck p_0, so muß dieser als Zuschlag zu p in Anrechnung gebracht werden; man hat sich also einfach die freie Oberfläche um eine der Druckdifferenz p_0 entsprechende Flüssigkeitssäule erhöht oder erniedrigt zu denken.

Verhältnismäßig einfach gestaltet sich die Berechnung des Druckes auf die Gefäßwandungen, wenn diese durch ebene Flächen gebildet werden, denn dann sind sämtliche Einzeldrücke einander parallel und die Richtung der Resultierenden ist von vornherein bestimmt. Man findet den Druck auf eine irgendwie begrenzte ebene Fläche, indem man in ihren einzelnen Punkten deren Abstände vom Spiegel senkrecht zur Fläche aufträgt; das hierdurch in der Flüssigkeit abgegrenzte Volumen, dessen obere Grundfläche, wie leicht zu ersehen ist, ebenfalls durch eine Ebene gebildet wird, stellt die Belastung der Fläche dar. Die Größe der Resultierenden ist gleich dem Eigengewicht dieses Volumens, ihr Angriffspunkt ist dadurch bestimmt, daß sie durch den Schwerpunkt des Belastungskörpers gehen muß (Fig. 17).

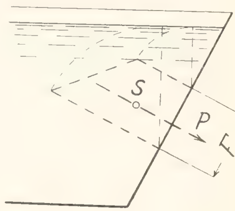


Fig. 17.

Diese Beziehungen sind sofort einzusehen, wenn man sich die Fläche mit der Belastung in die Horizontalebene gedreht denkt.

Es sei z. B. ein Kanal von rechteckigem Querschnitt von der Breite b und der Tiefe h durch einen hölzernen Schützen abgeschlossen, dann beträgt der resultierende Wasserdruck auf den Schützen $P = b.\frac{h^2}{2}$ und greift in einer Tiefe von $^2/_3$ h an, könnte also durch eine in diesem Punkt angreifende Einzelkraft von der angegebenen Größe im Gleichgewicht gehalten werden (Fig. 18).

Der Mittelwert des Druckes auf eine ebene Fläche ist, wie sich durch eine nähere Betrachtung ergibt, gleich dem Druck p_s in ihrem Schwerpunkt, man bekommt also die Größe der Gesamtkraft, indem man das Produkt aus Flächengröße und Druck im Schwerpunkt bildet ($P = F.p_s$). Der Angriffspunkt der Resultierenden (der **Druckmittelpunkt**) kann dadurch gefunden wer-

den, daß man die statischen Momente der Einzeldrücke in bezug auf die Linie bildet, in der der Wasserspiegel die Ebene der Fläche schneidet, dann ist das Moment von P gleich der Summe dieser Einzelmomente;

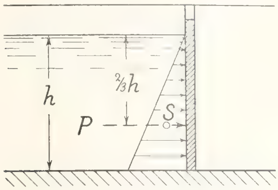


Fig. 18

da nun P selbst bekannt ist, so kann aus dem Moment der Abstand des Angriffspunktes von jener Linie berechnet werden.

4. **Auftrieb. Archimedisches Prinzip.** Befindet sich ein fester Körper in einer Flüssigkeit vom spezifischen Gewicht γ, so wirken auf seine Oberfläche dieselben Kräfte, die die Flüssigkeit auf ein an seiner Stelle befindliches Flüssigkeitsvolumen gleicher Gestalt ausüben würde. Dieses flüssige Ersatzvolumen würde sich in der Flüssigkeit im Gleichgewicht befinden, die von der Flüssigkeit ausgeübten Oberflächendrücke besitzen also eine senkrecht aufwärts gerichtete Resultierende gleich seinem Eigengewicht $V.\gamma$. Die gleiche aufwärts gerichtete Kraft muß aber auch der feste Körper vom gleichen Volumen V erfahren. Demnach ergibt sich der schon von Archimedes ausgesprochene Satz: Ein in einer Flüssigkeit befindlicher fester (oder flüssiger) Körper erfährt einen Auftrieb, der gleich dem Gewicht des verdrängten Flüssigkeitsvolumens ist.

Dieses Archimedische Prinzip läßt sich auch folgendermaßen ableiten (Fig. 19):

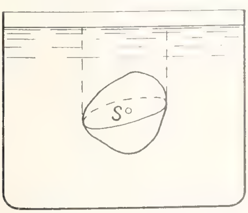


Fig. 19.

Man denke sich zwischen dem Körper und der freien Oberfläche der Flüssigkeit einen senkrechten Flüssigkeitszylinder begrenzt, dann ist die senkrecht abwärts gerichtete Komponente des auf den oberen Teil des Körpers ausgeübten Gesamtdruckes gleich dem Gewicht des Flüssigkeitszylinders über der oberen Begrenzungsfläche des Körpers. Der senkrecht aufwärts gerichtete Druck auf die untere Begrenzungsfläche entspricht aber dem Gewicht der Flüssigkeitssäule zwischen der freien Oberfläche und der unteren Begrenzungsfläche des Körpers; die Differenz beider Kräfte ergibt einen Auftrieb, der gleich dem Gewicht des verdrängten Flüssigkeitsvolumens ist.

Der Auftrieb macht einen um so kleineren Bruchteil des Körpergewichts aus, je kleiner das Verhältnis des spezifischen Gewichts der Flüssigkeit zu dem des Körpers ist. In einer gasförmigen Flüssigkeit, z. B. Luft, erfahren feste Körper zwar auch einen Auftrieb, aber dieser ist so gering, daß er in den meisten Fällen vernachlässigt werden kann; er beträgt in Luft unter normalen Verhältnissen etwa 1,2 g pro cdm. Bei sehr genauen Wägungen muß aber der Auftrieb, den sowohl der zu wägende Körper als auch die zum Vergleich benutzten Gewichtstücke in der Luft erfahren, berücksichtigt werden, die Wägung muß auf den leeren Raum reduziert werden. Beträgt das spezifische Gewicht des Körpers γ, das der Gewichtsstücke γ_1, und das der Luft γ_0 (letzteres kann unter gewöhnlichen Verhältnissen zu 0,0012 angenommen werden), so berechnet sich aus dem scheinbaren, d. h. durch die Gewichtstücke angegebenen Gewicht G das wirkliche Gewicht G_0 des Körpers aus der Beziehung:

$$G_0 = G\left(1 + \frac{\gamma_0}{\gamma} - \frac{\gamma_0}{\gamma_1}\right).$$

Aus dem Gewichtsverlust, den ein in eine Flüssigkeit eingetauchter Körper erfährt, kann man sein Volumen ermitteln, wenn das spezifische Gewicht der Flüssigkeit bekannt ist. Hierauf beruht eine Methode der Bestimmung des spezifischen Gewichts fester Körper, indem man zunächst durch eine Wägung das Gewicht G des Körpers bestimmt und ihn dann in Wasser eingetaucht und mittels eines dünnen Fadens an der Wage hängend, nochmals wägt. Da das spezifische Gewicht des Wassers gleich 1 zu setzen ist, so gibt die Differenz $G - G_1$ der beiden Wägungen unmittelbar das Volumen des Körpers, und sein spezifisches Gewicht ist daher gleich $\frac{G}{G - G_1}$. Die Voraussetzung der Anwendbarkeit dieser Methode ist, daß der Körper durch das Wasser nicht verändert wird und daß sein spezifisches Gewicht größer als das des Wassers ist.

Wägt man einen Körper nacheinander in zwei verschiedenen Flüssigkeiten, so verhalten sich die Gewichtsverluste, die er in ihnen erleidet, wie die spezifischen Gewichte

der Flüssigkeiten; man kann so das spezifische Gewicht einer Flüssigkeit durch Vergleich mit einer bekannten bestimmen, eine zweckmäßige Vorrichtung dazu bildet die Mohrsche Wage.

5. **Schweben und Schwimmen. Cartesianischer Taucher. Aräometer.** Wird ein Körper in einer Flüssigkeit untergetaucht und dann sich selbst überlassen, so können in seinem Verhalten drei Fälle auftreten, je nachdem sein spezifisches Gewicht gleich dem der Flüssigkeit oder größer oder kleiner als dieses ist. Im ersten Fall ist sein Eigengewicht gleich dem Auftrieb, der Körper befindet sich also im Innern der Flüssigkeit im Gleichgewicht, er schwebt in ihr. Im zweiten Fall überwiegt das Eigengewicht, der Körper sinkt zu Boden. Im dritten Fall dagegen steigt er unter Wirkung des überwiegenden Auftriebes beschleunigt aufwärts, durchbricht die freie Oberfläche der Flüssigkeit und kommt zur Ruhe in der Lage, in welcher der durch Austauchen verminderte Auftrieb gleich seinem Eigengewicht ist, d. h. der Körper schwimmt.

Ist das Gewicht des Körpers veränderlich, sein Volumen aber konstant, so kann er je nach Größe des Gewichts in der Flüssigkeit schweben, zu Boden sinken oder aufsteigen. Hierauf gründet sich ein bekanntes physikalisches Spielzeug, der cartesianische Taucher. Eine kleine Glasfigur, deren hohles Innere Luft enthält und durch eine feine Oeffnung mit der Flüssigkeit in Verbindung steht, schwimmt in einem mit Wasser gefüllten Glaszylinder, und zwar ist ihr Gewicht so abgeglichen, daß sie nur einen ganz geringen Auftrieb besitzt. Die Oeffnung des Zylinders ist mit einer Blase überspannt; drückt man mit dem Finger auf die Blase, so pflanzt sich der Druck durch die Flüssigkeit fort und treibt durch die Oeffnung etwas Wasser in das Innere der Figur, indem die in ihr enthaltene Luft zusammengedrückt wird. Dadurch vermehrt sich ihr Gewicht und die Figur beginnt zu sinken; läßt man den Druck aufhören, so dehnt sich die Luft wieder aus, treibt das Wasser aus dem Innern der Figur und der Taucher steigt wieder empor.

Läßt man ein und denselben Körper in Flüssigkeiten von verschiedenem spezifischem Gewicht schwimmen, so muß er in der spezifisch leichteren tiefer eintauchen als in der schwereren, die eintauchenden Volumina verhalten sich umgekehrt wie die spezifischen Gewichte der Flüssigkeiten. Darauf beruht das Prinzip des Skalenaräometers, das zur Bestimmung des spezifischen Gewichts von Flüssigkeiten dient. Es besteht (Fig. 20a) aus einem hohlen Schwimmkörper aus Glas, der oben in einen dünnen, mit einer Teilung versehenen Stiel ausläuft; an der Teilung kann das spezifische Gewicht der Flüssigkeit unmittelbar abgelesen werden. Das Instrument ist um so empfindlicher, je dünner der Stiel im Verhältnis zum Volumen des

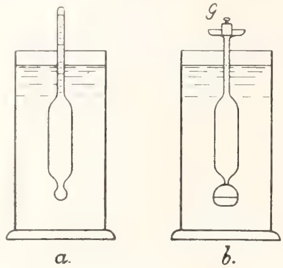


Fig. 20.

Schwimmkörpers ist, denn um so größer ist die Bewegung, die das Instrument bei einer kleinen Veränderung des spezifischen Gewichts ausführt.

Im Gegensatz zu dem Skalenaräometer, bei dem das eintauchende Volumen veränderlich, das Gewicht aber konstant ist, wird bei dem Gewichtsaräometer ein Schwimmkörper von konstantem eintauchendem Volumen verwandt, dessen Gewicht veränderlich ist. Durch Auflegen von Gewichten auf die obere Schale (Fig. 20b) wird stets gleiches Eintauchen bis zu einer am Stiel angebrachten Marke erreicht; es verhalten sich dann die spezifischen Gewichte wie die um das Gewicht des Schwimmkörpers vermehrten Belastungen. Das Instrument besitzt noch eine zweite Schale unten, damit es auch zur Bestimmung des spezifischen Gewichts fester Körper dienen kann. Es wird dann das Aräometer zunächst für sich mittels des Zusatzgewichtes G_1 zum Einspielen gebracht, dann wird der Körper auf die obere Schale gelegt und durch Zufügen von G_2 wieder das Gleichgewicht hergestellt: das Gewicht des Körpers beträgt somit $G_1 - G_2$. Schließlich wird der Körper auf die untere Schale gelegt, wenn dann zum Einspielen ein Gewicht G_3 auf die obere Schale gelegt werden muß, so ist sein Volumen gleich $G_3 - G_2$, sein spezifisches Gewicht beträgt daher:

$$\gamma = \frac{G_1 - G_2}{G_3 - G_2}.$$

6. **Stabilität eines schwebenden oder schwimmenden Körpers. Metazentrum.** Die Untersuchung hat sich bisher nur mit der Möglichkeit des Schwebens oder Schwimmens eines Körpers in einer Flüssigkeit beschäftigt, sie werde nun auch ausgedehnt auf die Stabilität der Gleichgewichtslage.

Die Resultierende des Auftriebs geht durch den Schwerpunkt der verdrängten Flüssigkeitsmenge, das sogenannte **Deplacementszentrum (Auftriebsschwerpunkt)**. Bei einem in der Flüssigkeit schwebenden Körper fällt, wenn er homogen ist, der eigene Schwerpunkt mit dem der verdrängten Wassermenge zusammen, der Körper befindet sich also in allen Lagen im indifferenten Gleichgewicht. Ist er dagegen inhomogen, so ist Gleichgewicht nur möglich, wenn die Verbindungslinie der beiden Punkte, die sogenannte **Schwimmachse**, vertikal ist. Das Gleichgewicht ist stabil, wenn der Schwerpunkt sich unterhalb des Deplacementszentrums befindet, und labil, wenn er über demselben liegt, denn bei einer kleinen Verdrehung um den Winkel α tritt ein Kräftepaar $G . l . \sin \alpha$ auf (Fig. 21), das ihn im ersten Falle aufzu-

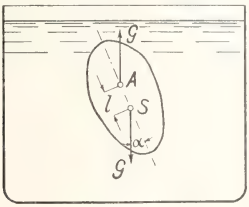


Fig. 21.

richten, im zweiten dagegen umzustürzen sucht. Wird der stabil schwebende Körper durch einen Anstoß etwas aus seiner Gleichgewichtslage gebracht, so führt er um den Schwerpunkt Schwingungen aus, die, wenn man von der dadurch verursachten Wasserbewegung absieht, wie die eines materiellen Pendels erfolgen, dessen Schwerpunkt vom Aufhängungspunkt den Abstand l hat. Die Schwingungszeit ist demnach $T = 2\pi\sqrt{\frac{\Theta}{G . l}}$, wenn G das Gewicht und Θ das Trägheitsmoment des Körpers bezeichnen.

Bei einem schwimmenden Körper werden die Verhältnisse weniger einfach; der Auftrieb greift hier nicht, wie bei dem in der Flüssigkeit schwebenden Körper, an einem im Körper festen Punkt an, sondern die Lage des Deplacementszentrums im Körper wechselt bei Aenderung der Schwimmlage. Würde man dem schwimmendem Körper, beispielsweise einem Schiff, alle möglichen Lagen geben, bei denen nur die Bedingung erfüllt ist, daß der Auftrieb gleich dem Eigengewicht ist, so würde man alle möglichen Lagen des Auftriebsschwerpunktes erhalten. Sie bilden in ihrer Gesamtheit eine Fläche, die „Auftriebsfläche". Diese hat im besonderen noch die Eigenschaft, daß sie in jedem augenblicklichen Auftriebsschwerpunkt eine Berührungsebene besitzt, die dem Flüssigkeitsspiegel parallel ist. Der schwimmende Körper verhält sich nun genau so, wie ein fester Körper von gleichem Gewicht, der mittels einer Fläche von der Form der Auftriebsfläche auf einer horizontalen Ebene aufgelagert ist; der Auflagerpunkt wird durch den augenblicklichen Auftriebsschwerpunkt gebildet, der dem Eigengewicht gleiche Auftrieb tritt an Stelle des Auflagerdruckes, und die verschiedenen Schwimmlagen würden einem Abrollen der Auftriebsfläche auf der Horizontalebene entsprechen.

Eine notwendige Bedingung des Gleichgewichts ist natürlich, daß die Schwimmachse vertikal sein muß. Um zu untersuchen, ob dabei das Gleichgewicht stabil oder labil ist, denke man sich den Körper ein wenig aus dieser Lage herausbewegt oder, was auf dasselbe herauskommt, dem Flüssigkeitsspiegel (der „Schwimmebene") eine etwas veränderte Lage gegeben, der Auftrieb wirkt dann in der veränderten Lage senkrecht zu der neuen Schwimmebene (Fig. 22).

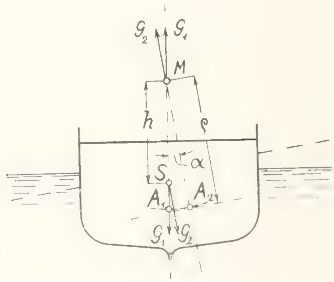


Fig. 22.

Da der Auftrieb stets senkrecht zur Berührungsebene der Auftriebsfläche, also in Richtung ihres Krümmungsradius wirkt, so schneidet bei einer sehr kleinen Verdrehung aus der Gleichgewichtslage die neue Auftriebsrichtung die ursprüngliche im Krümmungsmittelpunkt M der Auftriebsfläche, dieser liegt auf der ursprünglichen Schwimmachse und wird als das **Metazentrum** bezeichnet. Beim Schiff wird er näherungsweise dadurch ermittelt, daß man durch eine einseitige Belastung das Schiff etwas aus seiner Gleichgewichtslage bringt und die entstandene Neigung mißt (Krängungsversuch).

Das Metazentrum kann als der eigentliche Angriffspunkt des Auftriebs aufgefaßt werden; der Auftriebsschwerpunkt gibt nur die Richtung an, in der der Auftrieb wirkt (in Fig. 22 sind die Richtungen des Auf-

triebs in den beiden Lagen der Schwimmebene durch Indizes unterschieden). Es ist nun ersichtlich, daß die Gleichgewichtslage stabil ist, wenn das Metazentrum über dem Schwerpunkt liegt, und labil, wenn es unter demselben liegt. Die Stabilität ist um so größer, je größer die **metazentrische Höhe**, der Abstand des Metazentrums vom Schwerpunkt ist. Der Krümmungsradius der Auftriebsfläche läßt sich auch durch die Beziehung ausdrücken: $\varrho = \frac{J}{V}$, worin V das Deplacement und I das Trägheitsmoment der Schwimmebene, bezogen auf die Drehachse, ist. Diese Gleichung zeigt, daß beim Schiff das Metazentrum für eine Drehung um die Querachse wesentlich höher liegen muß als für eine Drehung um die Längsachse, daß also das Schiff sich gegen eine Neigung um die Querachse erheblich stabiler verhalten wird: man unterscheidet demnach **Breiten- und Längenmetazentrum**. Im ruhigen Wasser würde das Schiff bei einer kleinen Auslenkung Schwingungen um die Gleichgewichtslage ausführen, deren Zeitdauer sich unter gleichen Voraussetzungen nach derselben Gleichung wie für den in der Flüssigkeit schwebenden Körper ermitteln lassen, nur tritt an Stelle des Abstandes von Körper- und Auftriebsschwerpunkt die metazentrische Höhe.

Literatur. ***Lorenz***, *Lehrbuch der technischen Physik, Bd. III. München 1910.* — ***Greenhill***, *Hydrostatics. London 1894.* — *Mit ausführlichen Literaturangaben:* ***Auerbach***, *Hydrostatik, in Winkelmanns Handbuch der Physik. Bd. I. Leipzig 1908.* — ***Love***, *Hydrodynamik, in der Encyklopädie der mathematischen Wissenschaften, Bd. IV, 15 Leipzig 1901/08.* — *Zu* **2b**: *Figuren der Himmelskörper usw., auch:* ***Pizetti***, *Höhere Geodäsie 48, in der Encyklopädie der mathematischen Wissenschaften, Bd. IV, 1, 3.*

G. Fuhrmann.

Flüssigkeiten.

1. Begriff des Flüssigkeitszustandes. 1a) **Abgrenzung gegen gasförmigen und festen Zustand.** Das gebräuchliche populäre Charakteristikum des Flüssigkeitszustandes ist „das Fehlen eigener Gestalt“; es bedeutet, daß der flüssige Stoff jede beliebige Form, eben die des Gefäßes, annimmt, während ein fester Stoff eine einmal von selbst angenommene oder auch ihm künstlich erteilte Gestalt beibehält. Da die Gase gleichfalls je nach dem Gefäße beliebige Formen annehmen, und darum vielfach auch als flüssig bezeichnet werden, unterscheidet man gasförmig-flüssige Stoffe (Gase) und tropfbar flüssige Stoffe (eigentliche Flüssigkeiten) und fügt als weiteres Charakteristikum hinzu, daß ein Gas jeden ihm zur Verfügung gestellten Raum vollständig ausfüllt, eine Flüssigkeit hingegen nicht, wobei die Erklärung dieses Unterschiedes dadurch gegeben wird, daß ein Gas ein Expansionsbestreben hat, das der Flüssigkeit fehlt. Mit dieser Unterscheidung kann man sich bei genauer Betrachtung allerdings nicht begnügen, doch reicht sie für nicht streng wissenschaftliche Definition wohl völlig aus. Vollkommen scharf ist die Abgrenzung natürlich ebensowenig wie jede andere, und zur Erläuterung sei nur darauf hingewiesen, daß der Unterschied zwischen Gasen und Flüssigkeiten in der Nähe des kritischen Punktes (vgl. den Artikel „**Aggregatzustände**“) überhaupt verschwindet, und andererseits bei festen Stoffen nachweislich unter dem Einflusse äußerer Kräfte ebenfalls Gestaltsänderungen auftreten, die nur oft außerordentlich langsam erfolgen. Geht eine solche Aenderung nach dem Aufhören des Zwanges schnell zurück, so nennt man den festen Stoff **elastisch** (vgl. den Artikel „**Elastizität**“), geschieht dies nicht, so heißt er **plastisch**. Elastizität zeigen nun andererseits auch flüssige Stoffe (vgl. Abschnitt **2c** „**Kompressibilität**“) und ferner besitzen sie auch die Fähigkeit, eine bestimmte Gestalt anzunehmen, wenn man sie dem Einfluß äußerer Kräfte, insbesondere der Gravitation, entzieht. Sie erscheinen dann als Kugeln und nehmen diese Gestalt infolge der allseitigen Wirkung der Oberflächenspannung an (siehe S. 95). Diese Erscheinung läßt sich sofort demonstrieren, wenn man eine kleine Menge einer Flüssigkeit betrachtet. Je kleiner die Menge, desto größer ist das Verhältnis der Oberfläche zum Volum, also zur Masse, und dann tritt der Einfluß der einseitig wirkenden äußeren Kräfte (Gravitation) um so mehr zurück hinter dem der allseitig gleichmäßig wirkenden Oberflächenspannung. Darum sind kleine Regentropfen viel mehr kugelförmig als große, und bei dem jetzt zu beschreibenden viel gebräuchlichen Demonstrationsversuche lassen sich die großen Tropfen viel leichter deformieren als die kleinen.

Wenn man ein Gemisch aus zwei Flüssigkeiten, die beide Wasser nicht lösen und deren eine leichter ist als Wasser (Benzin, Benzol usw.), während die andere schwerer ist als dieses (Schwefelkohlenstoff, Chloroform, Tetrachlorkohlenstoff), in solchen Verhältnissen herstellt, daß das Gemisch das gleiche spezifische Gewicht hat wie Wasser, und dann vorsichtig kleine Mengen Wasser in dieses einführt, so bildet das Wasser, das jetzt dem einseitigen Einfluß der Schwere entzogen ist, Tropfen von Kugelform. Man beobachtet dann, wenn man kleine Bewegungen der Flüssigkeit verursacht, daß große Tropfen dadurch vorübergehend deutlich deformiert werden, kleine dagegen viel weniger. Bei Flüssigkeiten von hinreichender Oberflächenspannung, wie Quecksilber, oder Wasser auf festem Fett, kann man diese Erscheinung auch in Luft beobachten.

Die Tropfenbildung erfolgt nicht bei allen Stoffen mit gleicher Leichtigkeit, sie hängt vielmehr unter sonst gleichen Umständen stark von der individuellen Natur des Stoffes ab. Außer der Oberflächenspannung spielt hierbei die innere Reibung (vgl. den Artikel „Flüssigkeitsbewegungen") eine wesentliche Rolle, jene Eigenschaft, nach deren Größe man die Flüssigkeiten in leichtflüssige und schwerflüssige oder, da diese Ausdrücke auch in bezug auf das Schmelzen fester Stoffe (vgl. den Artikel „Aggregatzustände") gebraucht werden, in dünnflüssige (leichtbewegliche) und dickflüssige (schwerbewegliche, zähflüssige) einzuteilen pflegt. Als Beispiele für den ersten Typus können Aethyläther (vulgär Schwefeläther, Vitrioläther), für den zweiten konzentrierte Schwefelsäure und Glyzerin dienen.

Wegen dieser Grenzunsicherheit teilt man neuerdings oft nicht mehr in feste und flüssige Stoffe ein, sondern in kristallinische und amorphe, indem man die isotropen und anisotropen Kristalle (siehe den Artikel „Kristallphysik"), also die mit Richtungsabhängigkeit gewisser Eigenschaften begabten Stoffe, als eine Gruppe den amorphen Körpern gegenüberstellt. Dadurch kommen Stoffe wie Glas in eine Gruppe mit den Flüssigkeiten, von denen sie sich in der Tat auch nur quantitativ, durch größere Starrheit, unterscheiden, in die sie sich aber meist ganz stetig, etwa durch Erwärmen, überführen lassen; andererseits werden unzweifelhaft flüssige Stoffe mit den festen Kristallen koordiniert, weil sie Richtungseigenschaften haben: „flüssige Kristalle" (vgl. den Artikel „Kristalle, flüssige Kristalle"). Auch dies ist gerechtfertigt, um so mehr, da es feste Kristalle gibt, die, bevor sie beim Schmelzen in den Zustand der isotropen amorphen Flüssigkeit übergehen, erst weich werden, ohne ihre Richtungseigenschaften sofort zu verlieren. Zu beachten ist aber bei dieser Einteilung, daß viele amorphe Stoffe unter Einwirkung einseitig wirkender äußerer Kräfte anisotrop werden, also Richtungseigenschaften annehmen. So zeigt rasch abgekühltes Glas, das unter gewissen unausgeglichenen „Spannungen" der verschiedenen Niveauschichten steht, oder einseitig gepreßtes Glas gewöhnlich optische Doppelbrechung (vgl. den Artikel „Doppelbrechung"), und bei flüssigen Stoffen beobachtet man das Entstehen von elektrischer oder auch optischer Doppelbrechung, wenn quer zu der Strahlrichtung des Wellenzuges eine magnetische Kraft einwirkt.

Gemeinsam mit den festen Stoffen haben die flüssigen die Eigenschaft der Verdampfungsfähigkeit, der Oberflächenspannung, der im Vergleich zu der der Gase geringfügigen Kompressibilität und thermischen Ausdehnung, und andere, den Gasen dagegen stehen die meisten gewöhnlich als flüssig bezeichneten Stoffe näher als den festen Stoffen, falls man die Beweglichkeit (Fluidität) betrachtet (siehe oben).

1b) Engere Einteilung flüssiger Stoffe. Eine andere Einteilung der flüssigen Stoffe stützt sich auf ihre chemische Zusammensetzung, entsprechend der Trennung der Substanzen in anorganische und organische (d. h. Verbindungen des Kohlenstoffs). Man unterscheidet demnach anorganische Flüssigkeiten und organische. Jenteilt man noch weiter ein in elementare (deren es aber unter gewöhnlichen Verhältnissen nur wenige gibt, wie Brom und Quecksilber) und zusammengesetzte (Schwefelsäure, Wasser). Die organischen Flüssigkeiten unterscheidet man nach ihrer Zusammensetzung als aliphatische (Benzin, Chloroform) und aromatische (Benzolderivate) oder als azyklische und zyklische Substanzen. Die erste Gruppe stimmt etwa mit der aliphatischen überein, die zyklischen Substanzen dagegen zerfallen in isozyklische (eigentliche Benzolderivate) und heterozyklische, deren geschlossener Ring nicht nur aus Kohlenstoff besteht, sondern auch andere Elemente wie Stickstoff, Sauerstoff, Schwefel, Silicium oder Metalle enthält (Näheres siehe in den Artikeln „Aliphatische Reihe", „Aromatische Reihe", „Isozyklische Systeme", „Heterozyklische Systme" und anderen).

Die Unterschiede der Zusammensetzung zeigen sich natürlich in dem physikalischen Verhalten, also in den Eigenschaften der Flüssigkeiten. Die Klassifikation nach den Zahlenwerten der Eigenschaften gehört zu den Aufgaben der Stöchiometrie (siehe den Artikel „Stöchiometrie"), an dieser Stelle dagegen haben wir eine

allgemeine Uebersicht über die wichtigsten Eigenschaften der Flüssigkeiten und ihre Zahlenwerte zu geben, ohne näher auf die Beziehung zur chemischen Zusammensetzung einzugehen. Dabei haben wir zwischen chemisch einheitlichen Stoffen und Gemischen (Lösungen) zu unterscheiden.

2. Reine Stoffe. 2a) Dichte, spezifisches Gewicht (vgl. den Artikel „Dichte"). Die Dichte flüssiger Stoffe pflegt man auf Wasser als Einheit zu beziehen. Sie hängt natürlich von äußeren Umständen ab, insbesondere von Temperatur und Druck, und zwar wächst sie fast ausnahmslos, wenn die Temperatur fällt und der Druck steigt (siehe unten). Bei den unter gewöhnlichen Umständen flüssigen Stoffen liegen die Werte der Dichte, wenn sie für Wasser gleich 1 ist, zwischen rund 0,6 und 13,6. Dieser hohe Wert ist die Dichte des Quecksilbers, eine exzeptionell hohe Zahl. Sieht man von ihr ab, so liegt die obere Grenze für reine Stoffe etwa bei 4.

In erster Annäherung darf die Dichte als additive Eigenschaft betrachtet werden, d. h. für eine Verbindung ergibt sie sich durch Addition der Produkte aus relativer Menge und Dichte der komponierenden Elemente, falls diese auch flüssig oder fest sind. Es zeigen also hohe Dichten die Verbindungen, welche Brom, Jod, Selen, Metalle enthalten, niedrige die wesentlich aus Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Kohlenstoff und anderen leichten Elementen bestehenden Flüssigkeiten. Eine Orientierung gewährt folgende Tabelle, die für Zimmertemperatur gilt und außer reinen Stoffen die aus Homologen des Pentans bestehenden Gemische Benzin, Petroläther, Ligroin enthält („Gruppe" bedeutet die Reihe der Homologen, soweit sie unter diesen Umständen flüssig sind).

Tabelle 1.

Wasser	H_2O	1,00
Glycerin	$C_3H_8O_3$	1,26
Siliciumtetrachlorid	$SiCl_4$	1,49
Phosphortrichlorid	PCl_3	1,59
Schwefelsäure	H_2SO_4	1,86
Zinntetrachlorid	$SnCl_4$	2,23
Antimonpentachlorid	$SbCl_5$	2,35
Brom	Br	3,12
Bleitetrachlorid	$PbCl_4$	3,15
Quecksilber	Hg	13,6
Pentan	C_5H_{12}	0,63
Pentangruppe	C_nH_n+2	0,63—0,72
Petroläther		0,6 —0,7
Benzin	ca.	0,7 —0,75
Ligroin	ca.	0,75—0,8
Schwerpetroleum	>	0,8
Aethylamin	C_2H_7N	0,69
Aethyläther	$C_4H_{10}O$	0,72
Aethylalkohol	C_2H_6O	0,79
Aethylalkoholgruppe	C_nH_{2n+1}	0,79—0,82
Aceton	C_3H_6O	0,79
Aldehyd	C_2H_4O	0,80
Benzol	C_6H_6	0,89
Benzolgruppe	C_nH_{2n-6}	0,89—0,85
Aethylacetat	$C_4H_8O_2$	0,92
Aethylacetatgruppe	$C_nH_{2n}O_2$	0,97—0,85
Paraldehyd	$(C_2H_4O)_x$	0,99
Pyridin	C_5H_5N	0,99
Anilin	C_6H_7N	0,01
Essigsäure	$C_2H_4O_2$	1,05
Essigsäuregruppe	$C_nH_{2n}O_2$	1,21—0,94
Chlorbenzol	C_6H_5Cl	1,11
Nitrobenzol	$C_6H_5NO_2$	1,21
Aethylenchlorid	CH_2Cl_2	1,25
Schwefelkohlenstoff	CS_2	1,26
Chloroform	$CHCl_3$	1,49
Chlorkohlenstoff	CCl_4	1,62
Jodbenzol	C_6H_5J	1,69
Methyljodid	CH_3J	2,28
Bromoform	$CHBr_3$	2,83
Quecksilbermethyl	$Hg(CH_3)_2$	3,07
Methylenjodid	CH_2J_2	3,33

2b) Wärmeausdehnung. Die relative Wärmeausdehnung der Flüssigkeiten bei Zimmertemperatur variiert nicht sehr stark von Stoff zu Stoff und beträgt im Mittel etwa 1‰ pro Celsiusgrad. Gemessen wird sie mittels des Dilatometers, eines Instrumentes von der Form der Quecksilberthermometer, dessen Skala vor der Benutzung kalibriert werden muß (vgl. die Artikel „Wärmeausdehnung" und „Raummessung").

Die gewöhnliche Formel, durch die man die thermische Ausdehnung darzustellen pflegt, lautet

$$v = v_0(1 + \alpha(t - t_0) + \beta(t - t_0)^2 \ldots) \qquad (1)$$

wo v das Volum einer bestimmten Menge bei t^0, v_0 das bei t_0^0 bedeutet. α heißt der erste, β der zweite relative cubische Ausdehnungskoeffizient. Dagegen sind in der Formel

$$v = v_0 + \varphi_1(t - t_0) + \varphi_2(t - t_0)^2$$

φ_1 und φ_2 absolute Ausdehnungskoeffizienten.

Theoretische und praktische Gründe sprechen dafür, anstatt des Volums die Dichte $d = \frac{1}{v}$ zu betrachten. Statt Formel (1) schreibt man dann

$$d = d_0\ (1 - kt) \qquad (2)$$

Diese Formel reicht mit der einen Konstanten k ungefähr ebensoweit als (1) mit zwei Konstanten α und β. Sie führt den Namen der Mendelejewschen Formel und ist ein spezieller Fall des Cailletet-Mathiasschen Gesetzes vom geraden Durchmesser. Dieses sagt aus, daß der Mittelwert aus der Dichte einer Flüssigkeit und ihres gesättigten Dampfes eine lineare Funktion der Temperatur bis nahe an den kritischen Punkt (siehe oben und im Artikel „Aggregatzustände") heran ist. Da bei tiefen Temperaturen die Dichte des Dampfes klein gegen die der Flüssigkeit wird, so folgt für diese, daß ihre Dichte

für sich allein in hinreichender Entfernung vom kritischen Punkte eine lineare Temperaturfunktion ist. Man unterscheidet noch den „mittleren Ausdehnungskoeffizienten" zwischen t_1 und t_2, der definiert ist durch

$$\varrho = 2 \cdot \frac{v_1 - v_2}{v_1 + v_2} \cdot \frac{1}{t_1 - t_2} \tag{3}$$

oder

$$v_1 = v_2\left(1 + \varrho(t_1 - t_2)\frac{v_1 + v_2}{2 \cdot v_2}\right),$$

und wenn v_1 und v_2 wenig verschieden sind, so erhält man

$$v_1 = v_2\left(1 + \frac{\varrho}{2}(t_1 - t_2)\right)$$

also die Formel (1) mit $\alpha = \frac{\varrho}{2}$ und $\beta = 0$.

Einen Vergleich verschiedener Flüssigkeiten nach ihrem mittleren Ausdehnungskoeffizienten $\frac{\varrho}{2}$ bei Zimmertemperatur gibt folgende Tabelle; $\frac{\varrho}{2}$ ist mit 1000 multipliziert.

Tabelle 2.

	$\frac{\varrho}{2}$
Wasser	1,05
Glycerin	0,51
Siliciumtetrachlorid	1,43
Phosphortrichlorid	1,18
Schwefelsäure	0,56
Zinntetrachlorid	1,19
Brom	1,12
Quecksilber	0,18
Pentan	1,61
Hexan	1,45
(Petroleum)	1,0
Aethyläther	1,66
Aethylalkohol	1,10
Aceton	1,49
Benzol	1,24
Aethylacetat	1,39
Anilin	0,86
Essigsäure	1,07
Nitrobenzol	0,84
Aethylenchlorid	1,16
Schwefelkohlenstoff	1,22
Chloroform	1,27
Chlorkohlenstoff	1,23
Methyljodid	1,27

Die Unterschiede sind also nicht sehr groß, und man kann sagen, daß, etwa mit Ausnahme von Quecksilber, Schwefelsäure und Glycerin, sowie von diesen verwandten Stoffen, die relativen Ausdehnungskoeffizienten bei Zimmertemperatur zwischen 0,8 und 1,6 Promille pro Grad liegen.

Der Ausdehnungskoeffizient hängt vom Drucke ab. Da diese Abhängigkeit jedoch klein ist, so kommt sie für die Schwankungen des Barometerstandes praktisch niemals in Betracht. Als Beispiel diene die Angabe, daß der Ausdehnungskoeffizient des Aethyläthers pro Atmosphäre Druckzunahme um rund 3‰ seines Wertes abnimmt.

Mit steigender Temperatur nimmt der Ausdehnungskoeffizient der Flüssigkeiten zu und nähert sich dem der Gase. Unter einem bestimmten Druck kann man ihn natürlich nur dann messen, wenn dieser größer ist als der Dampfdruck (vgl. den Artikel „Druck"), weil anderenfalls ein merklicher Teil der Flüssigkeit in Dampf übergeht. Die in diesem letzten Falle beobachteten Dichten unter dem Drucke des gesättigten Dampfes heißen auch orthobare Dichten.

Wasser unterhalb 4° Celsius hat einen negativen Ausdehnungskoeffizienten, oberhalb wie fast alle anderen Stoffe einen positiven.

2c) Kompressibilität. Die Volumverkleinerung der Flüssigkeiten durch Druckwirkung ist eine reversible Erscheinung. Sie geht bei Nachlassen des Druckes sofort zurück (Elastizität) und ist so klein, daß sie nur bei Anwendung sehr hoher Drucke oder sehr feiner Meßinstrumente bestimmt werden kann. Es sind dazu sehr feste Gefäße nötig, oder man setzt die Meßgefäße in einer festen Bombe allseitigem Drucke aus, so daß ihre Wände nicht nur von innen nach außen dem Drucke standhalten müssen. Die Versuchstechnik ist darum im allgemeinen nicht sehr einfach. Die folgende Tabelle enthält die Volumabnahmen in Millionteln des Anfangsvolumens, die bei Zimmertemperatur durch Druckerhöhung um eine Atmosphäre bewirkt werden.

Tabelle 3.

Wasser	48
Phosphortrichlorid	90
Schwefelsäure	90
Brom	65
Quecksilber	37
Pentan	318
Aethyläther	170
Aethylalkohol	102
Aceton	117
Benzol	84
Aethylacetat	108
Anilin	44
Essigsäure	85
Chlorbenzol	66
Nitrobenzol	47
Aethylenchlorid	69
Schwefelkohlenstoff	78
Chloroform	100
Chlorkohlenstoff	93
Glycerin	25

Die Druckwirkung ist demnach pro Atmosphäre im Durchschnitt 10 bis 20 mal so klein als die Temperaturabhängigkeit pro Celsiusgrad (vgl. Tabelle 2). Es folgt aus dieser Größe des „Spannungskoeffizienten", daß bei Erwärmung einer Flüssigkeit bei konstantem Volum um 1° ein Ueberdruck von 10 bis 20 Atmosphären entwickelt

wird. Mit steigendem Druck nimmt der Kompressibilitätskoeffizient β ab, jedoch pro Atmosphäre um nicht mehr als etwa 1% seines Wertes. Diese Abnahme entspricht mathematisch dem zweiten Differentialquotienten des Volums nach dem Druck. Temperatursteigerung erhöht die Kompressibilität, wie sie ja allgemein alle Stoffe dem Gaszustande ähnlicher macht.

Es ist auch nachgewiesen, daß Zugwirkung auf die Flüssigkeiten eine Dehnung bewirkt; dies ist also die Umkehrung der Kompression. Der hierfür maßgebende Dilatationskoeffizient ist nichts anderes als der Kompressibilitätskoeffizient, nur mit negativem Vorzeichen. Um experimentell diesen Nachweis führen zu können, hat man dafür zu sorgen, daß die Flüssigkeit die Gefäßwände vollkommen benetzt und keinen Gasraum frei läßt, weil sonst statt der Volumdehnung eine Verdampfung stattfindet. Man ist bis jetzt bis zu negativen Drucken von ca. 70 Atmosphären gelangt.

Sehr zähe Flüssigkeiten (siehe unten) zeigen keine vollkommene Elastizität, nehmen also nach Aufhören einer Deformation nicht momentan ihre frühere Gestalt an. Das allmähliche Nachlassen der in einer solchen Flüssigkeit aufgetretenen Deformationsspannungen bezeichnet man als Relaxation. Die Zeit, in der der Vorgang verläuft, heißt Relaxationszeit und ist gleich dem Quotienten von Kompressibilität und Fluidität (siehe unten).

2d) Dampfdruck. Eine der wichtigsten Eigenschaften der Flüssigkeiten ist ihre Fähigkeit, in den Dampfzustand überzugehen. Da Dämpfe im allgemeinen sehr einfaches physikalisches und chemisches Verhalten zeigen, falls sie nicht etwa unter sehr hohem Drucke stehen, so lassen sich oft mit Hilfe der Kenntnis des zwischen dem Drucke des gesättigten Dampfes und der Flüssigkeit bestehenden Gleichgewichtszustandes gewisse wichtige, mehr oder weniger sicher begründete Schlüsse auf das Verhalten der Flüssigkeit ziehen. Ein Dampf heißt gesättigt, wenn er mit der Flüssigkeit im Gleichgewicht ist, d. h. wenn seine Menge in Berührung mit der Flüssigkeit bei Konstanthaltung von Temperatur, Druck und Volumen weder zu- noch abnimmt. Dies ist ein ganz bestimmter Zustand, und der Druck, den der Dampf unter diesen Bedingungen auf die Wände ausübt, heißt der Druck des gesättigten Dampfes oder kurz der Dampfdruck (Näheres im Artikel „Druck"). Die absolute Größe dieses Druckes hängt von der Temperatur und von der chemischen Natur der Stoffe sehr stark ab, gemessen wird sie gewöhnlich in mm Quecksilberhöhe oder auch in Atmosphären (vgl. die Artikel „Manometer" und „Luftdruck"). Er erreicht den Grenzwert Null bei der absoluten Temperatur $T = 0$ (gleich -273^0 Celsius), seinen oberen Grenzwert, der allerdings von Stoff zu Stoff verschieden ist, bildet der kritische Druck (vgl. den Artikel „Aggregatzustände"), weil dies der höchste Druck ist, bei dem Dampf und Flüssigkeit nebeneinander bestehen können. Denn er entspricht dem Dampfdruck bei der kritischen Temperatur, und oberhalb dieser Temperatur verschwindet der Unterschied von Dampf und Flüssigkeit.

Die Zunahme des Dampfdruckes mit der Temperatur erfolgt ungefähr in logarithmischem Verhältnis, d. h. wenn die Temperatur in arithmetischer Reihe zunimmt, steigt der Dampfdruck in geometrischer Reihe. Doch ist dies nur in erster Annäherung richtig, und um gute Messungen innerhalb eines nicht ganz kleinen Intervalls mittels einer Formel darzustellen, braucht man mindestens drei Konstante. Von den zahllosen Formeln, die für diesen Zweck aufgestellt worden sind, kommen eine rein empirische und eine theoretisch begründete besonders in Betracht. Die erste ist

$$\log p = a + bT + cT^2 \ldots \quad (4)$$

wo T die Temperatur (gewöhnlich vom absoluten Nullpunkt an gezählt), p der Dampfdruck, a, b, c individuelle Konstante sind, deren Größe von den gewählten Maßeinheiten (mm Hg, Atmosphären usw.) mitbestimmt wird. Die andere ist die sogenannte thermodynamische Dampfdruckformel

$$\log p = A + \frac{B}{T} + C \log T + DT + ET^2 \ldots \quad (5)$$

die sich also von (4) nur durch das zweite und dritte Glied unterscheidet. Sie kommt meist mit den drei ersten Gliedern aus. In den Konstanten sind implizite die spezifischen Wärmen von Dampf und Flüssigkeit enthalten (siehe unten bei 2e), und man kann sie, wenn man diese kennt, vorausberechnen. Das Verschwinden aller Glieder außer den drei ersten bedeutet thermodynamisch die Gültigkeit gewisser einfacher Beziehungen, insbesondere die der Gasgrenzgesetze für den Dampf (vgl. die Artikel „Gase" und „Dämpfe"). Da dies nur bei kleinen Dampfdichten, also kleinen Dampfdrucken, d. h. bei von der kritischen Temperatur (siehe oben) weit entfernten Temperaturen der Fall ist, so kann auch nur dort die Vernachlässigung der späteren Reihenglieder erlaubt sein. Was die Zahlenwerte anbetrifft, so seien hier nur einige Beispiele gegeben. Wir bezeichnen mit t die Celsiustemperatur, mit p den

Dampfdruck in mm Quecksilber (Wasser von 110° an, sowie Ammoniak, Kohlendioxyd, Schwefeldioxyd, Chlorwasserstoff in Atmosphären).

Tabelle 4.

Wasser t	Wasser p	Wasser t	Wasser p	Quecksilber t	Quecksilber p
—20	0,960	+ 25	23,546	0	0,0004
—15	1,451	+ 30	31,555	10	0,0008
—10	2,159	+ 40	54,97	20	0,0015
— 5	3,167	+ 50	92,17	30	0,0027
— 1	4,258	+ 60	149,21	40	0,0052
0	4,579	+ 70	253,8	50	0,0113
+ 1	4,921	+ 80	355,5	60	0,0214
+ 2	5,286	+ 90	526,0	70	0,0404
+ 3	5,675	+ 95	634,0	100	0,270
+ 4	6,088	+ 98	707,3	140	1,763
+ 5	6,528	+100	760,0	180	8,41
+10	9,179	+110	1,083	200	16,81
+12	10,479	+120	1,484	240	56,55
+14	11,936	+130	2,019	280	157,8
+15	12,728	+140	2,694	300	248,6
+16	13,565	+150	3,568	340	559,1
+18	15,383	+200	11,625	360	803,7
+20	17,406	+250	29,73	400	1548,5
+22	19,661	+300	67,62	480	4596,[illegible]
+24	22,178	+350	126,92		

Ammoniak (NH_3) t	p	Schwefeldioxyd (SO_2) t	p	Kohlendioxyd (CO_2) t	p	Chlorwasserstoff (HCl) t	p
— 30	1,14	— 30	0,36	—70	2,08	—110	0,182
— 20	1,83	— 20	0,61	—60	3,90	—100	0,355
— 10	2,82	— 10	1,00	—50	6,80	— 90	0,649
0	4,19	0	1,51	—40	10,25	— 80	1,180
+ 10	6,02	+ 10	2,35	—20	19,03	—45,5	6,30
+ 20	8,41	+ 20	3,30	0	34,25	—17,8	15,04
+ 30	11,45	+ 30	4,60	+10	44,35	+ 4,0	29,8
+ 50	19,96	+ 50	8,38	+15	49,90	+18,1	41,8
+ 70	32,47	+ 70	14,31	+20	56,30	+39,4	66,9
+100	61,32	+100	27,82			+50,56	85,3

t	Aethylalkohol (C_6H_5OH) p	Aethyläther ($C_4H_{10}O$) p	Chloroform ($CHCl_3$) p	t	Benzol (C_6H_6) p	Essigsäure (CH_3COOH) p
— 20	—	63,0	—	0	26,54	3,30
0	12,24	184,9	—	+ 20	74,66	11,73
+ 20	44,0	444,4	160,5	+ 40	181,1	34,77
+ 40	133,4	921,2	369,3	+ 60	388,6	88,94
+ 60	350,2	172,81	755,4	+ 80	753,6	202,3
+ 80	811,8	2991,4	1407,6	+100	1344,3	417,1
+100	1692,3	4859	2428,5	+120	2238,1	794,0
+120	3223	7496	3926	+140	3520	1414,0
+140	5666	11078	6000	+160	5282	2381,6
+160	9366	15788	8734	+180	7625	3826
+180	14763	21804	—	+200	10663	5905
+200	22164	—	—	+220	14526	8800
+220	32097	—	—	+240	19369	12724
+240	45504	—	—	+260	25376	17913
				+280	32772	24629

Von praktischer Bedeutung ist der Dampfdruck von 760 mm Hg, d. h. einer Atmosphäre, weil die zugehörige Celsiustemperatur ϑ unter dem Namen **Siedepunkt** häufig als charakteristische Konstante der Flüssigkeiten angegeben wird. Es sei deswegen hier eine Auswahl von Siedepunkten ϑ verzeichnet. Die Formeln gelten für den Dampf.

Tabelle 5.

Stoff	Formel	ϑ
Brom	Br_2	+ 63
Chlor	Cl_2	− 33,6
Quecksilber	Hg	+ 357
Sauerstoff	O_2	− 182,6
Schwefel	Sx	+ 444,7
Stickstoff	N_2	− 195,7
Wasserstoff	H_2	− 252,7
Zink	Zn	+ 918
Kalium	K	+ 758
Antimontrichlorid	$SbCl_3$	+ 223
Bortrichlorid	BCl_3	+ 18,2
Bromwasserstoff	HBr	− 68,7
Chlorwasserstoff	HCl	− 82,9
Jodwasserstoff	HJ	− 35,7
Phosphortrichlorid	PCl_3	+ 76
Phosphorwasserstoff	PH_3	− 86,4
Schwefelwasserstoff	H_2S	− 60,2
Schwefeldioxyd	SO_2	− 10,1
Schwefeltrioxyd	SO_2	+ 46
Schwefelsäure	H_2SO_4	+ 326
Siliciumtetrachlorid	$SiCl_4$	+ 57,6
Ammoniak	NH_3	− 33
Stickoxydul	N_2O	− 88
Stickoxyd	NO	− 150
Stickstofftetroxyd	N_2O_4	+ 26
Zinntetrachlorid	$SnCl_4$	+ 114
Aldehyd	C_2H_4O	+ 20,8
Paraldehyd	$(C_2H_4O)_3$	+ 124
Aceton	C_3H_6O	+ 56,5
Aethyläther	$C_4H_{10}O$	+ 35
Aethylalkohol	C_2H_6O	+ 78,4
Aethylbromid	C_2H_5Br	+ 38,4
Aethylenbromid	$C_2H_4Br_2$	+ 131,6
Ameisensäure	H_2CO_2	+ 100,8
Methylformiat	$C_2H_4O_2$	+ 32,2
Aethylformiat	$C_3H_6O_2$	+ 54,4
Essigsäure	$C_2H_4O_2$	+ 118,0
Methylacetat	$C_3H_6O_2$	67
Aethylacetat	$C_4H_8O_2$	+ 77,1
(iso)-Amylalkohol	$C_5H_{12}O$	+ 130
(iso)-Butylalkohol	$C_4H_{10}O$	+ 106,4
(n)-Propylalkohol	C_3H_8O	+ 97,4
Methylalkohol	CH_4O	+ 67
Chloroform	$CHCl_3$	+ 61,2
Chlorkohlenstoff	CCl_4	+ 76,7
Methyljodid	CH_3J	+ 42,3
Methylenjodid	CH_2J_2	+ 181
Schwefelkohlenstoff	CS_2	46,2
Bromoform	$CHBr_3$	+ 150,5
Glycerin	$C_3H_8O_3$	+ 290
Benzol	C_6H_6	+ 80,3
Chlorbenzol	C_6H_5Cl	+ 132
Brombenzol	C_6H_5Br	+ 155,5
Benzaldehyd	C_7H_6O	+ 178,3
Phenol	C_6H_6O	+ 181,4
Anilin	C_6H_7N	+ 183,9
Nitrobenzol	$C_6H_5NO_2$	+ 208,3
Acetophenon	C_7H_8O	+ 201,5
Methylbenzoat	$C_8H_8O_2$	+ 197,5
Benzoesäure	$C_7H_6O_2$	+ 249,0
Toluol	C_7H_8	+ 110,4
Methylanilin	C_7H_9N	+ 193,8
Dimethylanilin	$C_8H_{11}N$	+ 193,1
Naphthalin	$C_{10}H_8$	+ 218,2
Mono-Bromnaphthalin	$C_{10}H_7Br$	+ 281,1
Benzophenon	$C_{13}H_{10}O$	+ 306
Diphenylamin	$C_{12}H_{11}N$	+ 302
Phenanthren	$C_{14}H_{10}$	+ 340
Pyridin	C_5H_5N	+ 114,5
o-Xylol	C_8H_{10}	+ 143
m-Xylol	C_8H_{10}	+ 139
p-Xylol	C_8H_{10}	+ 137
Chinolin	C_9H_7N	+ 238

Da man es in der Praxis meist nicht mit einem Drucke von genau 760 mm zu tun hat, so müssen für anderen Druck kleine Reduktionen auf 760 mm angebracht werden. Hierfür kann man die Regel benutzen, daß in der Nähe von 760 mm eine Druckänderung von 1 mm rund 1‰ der absoluten Siedetemperatur ($\vartheta + 273$) ausmacht. Etwas genauer sind folgende in Promille angegebene Werte (nach W. Nernst: Theoretische Chemie).

Tabelle 6.

Wasser	.1 0
Alkohol	.1 0
Phenol	.1 1
Anilin	.1 1
Aceton	.1 2
Benzophenon	.1 1
Aethylacetat	.1 1
Schwefelkohlenstoff	.1 3
Aethylenbromid	.1 2
Benzol	.1 2
Naphthalin	.1 2
Anthracen	.1 1
Quecksilber	.1 2

Die Verdampfung erfolgt nicht immer sehr rasch. Bei Anwendung von Vorsichtsmaßregeln kann man Flüssigkeiten **überhitzen**, d. h. bei einer Temperatur flüssig erhalten, bei der ihr Dampfdruck viel höher ist als der äußere Druck (etwa der Atmosphäre). Um das zu erzielen, muß man sie sehr gleichförmig erwärmen, so daß sie an allen Stellen stets möglichst gleich temperiert sind. Das kann man entweder durch Anwendung sehr kleiner Mengen oder durch Einbetten von Tropfen in eine gleichschwere nicht lösende Flüssigkeit erreichen (z. B. Wasser in einem passenden Oelgemisch), indem man sehr langsam erwärmt. So hat man Wasser bei Atmosphärendruck auf fast 200° erhitzen können, Chloroform auf fast 100°. Beim Ueberhitzen wird viel Wärme aufgespeichert, und wenn aus irgendeinem Grunde plötzliche Dampfbildung eintritt, so wird diese Wärme zur Verdampfung verbraucht.

Da sie nicht allmählich zugeführt werden muß, sondern bereits zugeführt ist, so erfolgt die Verdampfung dann explosiv. Zur Vermeidung von Ueberhitzung (Siedeverzug) benutzt man „Siedeerleichterer" (vgl. den Artikel „Chemische Arbeitsmethoden", 1d). Das Leidenfrostsche Phänomen („sphäroidaler Zustand") beruht nicht auf Ueberhitzung. Es besteht darin, daß eine Flüssigkeitsmasse bei Berührung mit einem sehr hoch über den Siedepunkt erhitzten festen Körper (Metallschale) sofort eine Dampfhaut liefert, die dann zwischen ihr und der sehr heißen Wärmequelle eine dünne Schicht bildet und die Wärme schlecht leitet, sodaß die Verdampfung nur langsam erfolgen kann. Die Flüssigkeit befindet sich dabei gewöhnlich unterhalb ihrer normalen Siedetemperatur, eine überhitzte Flüssigkeit dagegen oberhalb.

Bei sehr niedrigen Drucken beobachtet man überhaupt kein deutliches Sieden (d. h. lebhafte Dampfentwicklung unter Bewegung der Flüssigkeit), sondern nur ganz ruhiges, langsames Verdampfen. Beschleunigen kann man jede Verdampfung durch rasches Entfernen des gebildeten Dampfes. z. B. durch Ueberblasen von Luft. Wenn infolgedessen die Verdampfung sehr rasch wird, so kann unter Umständen die nötige Wärme (siehe 2e „Verdampfungswärme") nicht hinreichend schnell zugeführt werden; dann kühlt sich die Flüssigkeit ab, weil sie die Wärme aus sich selbst nehmen muß, der Dampfdruck sinkt und die Verdampfung wird verlangsamt.

2e) Verdampfungswärme und spezifische Wärme. Wie schon diese Tatsache zeigt, bedarf jede Flüssigkeit zur Verdampfung einer Wärmezufuhr. Denn bei der Verdampfung wird eine Arbeit geleistet, und die hierzu nötige Energie muß von außen zugeführt werden. Je nach der Art, wie man den Verdampfungsvorgang leitet, unterscheidet man verschiedene Verdampfungswärmen. Der zur Ueberwindung des äußeren Druckes (d. h. Bildung des Dampfraumes) beim Verdampfen unter konstanter Temperatur nötige Energiebetrag bildet im allgemeinen nur einen kleinen Teil der nötigen Gesamtenergie und heißt die äußere Verdampfungswärme (A). Den Hauptteil bildet die innere Verdampfungswärme (J), die man allgemein als die zur Ueberwindung der Kohäsion (oder des Binnendrucks, vgl. den Artikel „Mechanochemie") nötige Arbeit betrachtet. Die Summe von beiden heißt die ganze oder totale Verdampfungswärme (G). Ferner ist seit Regnault noch der Begriff der Gesamtwärme des Dampfes und der der Flüssigkeitswärme üblich geworden. Wenn man eine Flüssigkeit von 0° auf eine bestimmte andere Temperatur t° erwärmt (ohne Verlust durch allmähliche Verdampfung) und dann bei t° vollständig in gesättigten Dampf verwandelt, so heißt die hierzu im ganzen nötige Wärme die Gesamtwärme des Dampfes (W). Diese ist gleich der Summe der ganzen Verdampfungswärme G und der zur Erwärmung der Flüssigkeit von 0° auf t° nötigen Wärme, der Flüssigkeitswärme (F). Ferner nennt man die Summe von F und J die Dampfwärme (D) und hat also folgende Definitionsgleichungen

$$\left\{\begin{array}{l} W = F + G \\ G = J + A \\ D = F + J \end{array}\right. \qquad (6)$$

Unter „Verdampfungswärme" kurzweg versteht man die Größe G. Diese ist es, welche für den Koeffizienten B in der Formel (5) bestimmend ist. Der Koeffizient C dieser Formel ist bestimmt durch die spezifischen Wärmen von Flüssigkeit und Dampf, von denen die erste in der Flüssigkeitswärme F, die das Produkt von Masse, mittlerer spezifischer Wärme und Temperaturdifferenz (t°—0°) darstellt, enthalten ist. Man sieht also hieraus, daß Verdampfungswärme und spezifische Wärmen für die Abhängigkeit des Dampfdruckes von der Temperatur bestimmend sind.

Die Zahlenwerte der Verdampfungswärmen (die ihrerseits selbst wieder von der Temperatur abhängen, sind individuell stark verschieden. Eine Tabelle der Verdampfungswärmen beim Siedepunkt unter Atmosphärendruck wird im Artikel „Molekularlehre" mitgeteilt. Beim kritischen Punkt (vgl. den Artikel „Aggregatzustände") wird die Verdampfungswärme Null.

Ueber Beziehungen der Verdampfungswärme zur chemischen Konstitution vgl. den Artikel „Stöchiometrie".

Die „spezifische Wärme" der Flüssigkeiten — definitionsgemäß die Wärmemenge, die zur Erwärmung der Gewichtseinheit (1 g) um 1° Celsius nötig ist — ist eine wichtige und an sehr vielen Flüssigkeiten gut untersuchte Eigenschaft. Sie steigt mit der Temperatur, und zwar ist ihre Temperaturabhängigkeit im allgemeinen um so größer, je weniger „normal" die Flüssigkeit in chemisch-konstitutiver Beziehung ist (Näheres im Artikel „Stöchiometrie"). Die gewöhnliche „spezifische Wärme der Flüssigkeiten" ist die bei konstantem Druck (Atmosphärendruck oder Druck des gesättigten Dampfes). Doch muß man unterscheiden zwischen dieser und der spezifischen Wärme bei konstantem Volum. Der Unterschied ist näher begründet in den Formeln der Thermodynamik (vgl. die Artikel „Energielehre" und „Thermochemie"), er ist nicht, wie bei idealen Gasen, eine universelle Konstante, sondern

von der chemischen Natur der Flüssigkeit, der Temperatur und dem Drucke abhängig (die Temperaturabhängigkeit der spezifischen Wärme der Flüssigkeiten macht sich in den Koeffizienten D, E usw. der Formel (5) geltend). Ueber die Beziehungen zur chemischen Natur der Stoffe findet man Näheres im Artikel „Stöchiometrie"; hier folge eine Tabelle, in der die für Zimmertemperatur und Atmosphärendruck geltenden spezifischen Wärmen von flüssigen Stoffen angeführt sind, und deren Angaben bedeuten, daß zur Erwärmung von 1 g Flüssigkeit um 1° eine Wärmemenge von c kleinen Calorien nötig ist (Genaueres über die spezifische Wärme des Wassers siehe im Artikel „Kalorimeter").

Tabelle 7.

Stoff	c
Brom	0,107
Quecksilber	0,033
Zinntetrachlorid	0,14
Schwefelsäure	0,33
Aethyläther	0,56
Aethylalkohol	0,58
Aethylbromid	0,21
Aethylenbromid	0,14
Amylalkohol	0,52
Anilin	0,51
Benzol	0,42
Butylalkohol	0,68
Chloroform	0,23
Diäthylamin	0,52
Dichloressigsäure	0,38
Dimethylanilin	0,41
Essigsäure	0,47
Glycerin	0,58
Hexan	0,56
Heptan	0,47
Methylalkohol	0,60
Methylformiat	0,51
Nitrobenzol	0,34
Propylalkohol	0,66
Schwefelkohlenstoff	0,24
Toluol	0,40
Wasser	1,00

Die Temperaturabhängigkeit beträgt im Durchschnitt einige Promille pro Grad. Der Einfluß des Druckes ist noch nicht ausführlich gemessen, scheint aber nicht unbeträchtlich zu sein (z. B. nimmt nach einer an Aethyläther ausgeführten Messung die spezifische Wärme ungefähr um 1 bis 2 ‰ pro Atmosphäre ab).

2f) Fluidität. Die eingangs als charakteristische Eigenschaft erwähnte innere Reibung (Viskosität, Zähigkeit) ist bei den Flüssigkeiten außerordentlich stark verschieden. Da sie auch bequem und genau gemessen werden kann, so ist sie sehr genau untersucht. Ueber die Definition der Flüssigkeitsreibung vgl. die Artikel „Reibung" und „Flüssigkeitsbewegungen". Wir begnügen uns hier mit dem Satze, daß der Koeffizient der inneren Reibung die Dimension eines Produktes von Druck und Zeit hat. Gemessen wird er durch die Verschiebung einer Flüssigkeitsmasse gegen eine an einer Wand haftende Schicht dieser Flüssigkeit. Entweder läßt man also einen festen Körper sich in einer Flüssigkeit bewegen (fallende Kugel, rotierende Scheibe, rotierender Zylinder), wobei tatsächlich nicht der feste Körper an der Flüssigkeitsmasse reibt, sondern die an ihm festhaftende benetzende Flüssigkeitsschicht (Methode von Coulomb), oder man läßt die Flüssigkeit durch eine lange enge Röhre strömen (Methode von Poiseuille), wobei sie ebenfalls sich an einer dünnen Flüssigkeitshaut reibt. Die experimentelle Anordnung ist im letzten Falle bedeutend einfacher als im ersten, und sie wird in der Praxis fast ausschließlich benutzt.

Man benutzt dazu die Ostwaldsche Anordnung. Ein Rohr von der Form der Figur 1 enthält in der Kugel A eine passende Menge Flüssigkeit. Der Teil b ist kapillar, oberhalb und unterhalb der kleinen Kugel B befindet sich je eine Marke. Man saugt die Flüssigkeit bis über die obere Marke auf und beobachtet die Zeit des freiwilligen Ausflusses zwischen beiden Marken. Je nach der Zähigkeit wählt man die Größe von B und die Weite des Kapillarrohres verschieden. Für hohe Temperaturen, leichtflüchtige und hygroskopische Flüssigkeiten werden am oberen Ende des Apparates Verschlüsse angebracht, die Aufsaugen und Abfließen im geschlossenen Apparate ermöglichen. Das Produkt von Ausflußzeit und spezifischem Gewicht ist proportional der Viskosität. Um die Ausmessung der für den Proportionalitätsfaktor bestimmenden Dimensionen des Kapillarrohres zu vermeiden, bestimmt man nur relative Werte, indem man zunächst eine Flüssigkeit untersucht, deren Viskosität in absolutem Maße bereits bekannt ist. Das Verhältnis dieser Zahl zu der jeweils gefundenen ist gleich dem Proportionalitätsfaktor.

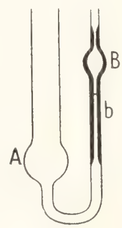


Fig. 1.

Wegen des großen Temperatureinflusses (s. unten) nimmt man genaue Messungen in einem Thermostaten vor.

Die Theorie dieser Methode verlangt ein langsames Ausfließen. Bei zu großer Geschwindigkeit tritt die sogenannte Turbulenz auf, die eine Verzögerung bewirkt. Näheres siehe im Artikel „Flüssigkeitsbewegungen".

Es ist nun in neuerer Zeit wahrscheinlich geworden, daß für Vergleiche der ver-

schiedenen Stoffe untereinander, insbesondere betreffs Abhängigkeit der Erscheinung von Temperatur, Druck und chemischer Zusammensetzung, der reziproke Wert der inneren Reibung, die Fluidität, geeigneter sei. Infolgedessen wollen wir in unseren Zahlenangaben den Wert der Fluidität mitteilen. Die folgende Tabelle bezieht sich auf 20° und Atmosphärendruck und enthält den Koeffizienten φ der Fluidität in absolutem Maße, d. h. in den Dimensionen $\frac{sec/cm}{g}$ (vgl. den Artikel „Maß und Messen").

Tabelle 8.

Stoff	φ	Stoff	φ	Stoff	φ
Wasser	99,2	Aethylenchlorid	120,0	Schwefelkohlenstoff	272,5
Aethyläther	426,0	Aethylidenchlorid	204,0	Benzol	154,0
Aldehyd	451,2	Methylenchlorid	229,5	Toluol	170,5
Aceton	310,2	Chloroform	177,2	Ameisensäure	56,1
Pentan	431,0	Chlorkohlenstoff	103,1	Essigsäure	82,0
Hexan	312,4	Methylalkohol	169,2	Essigsäureanhydrid	111,0
Heptan	243,7	Aethylalkohol	84,0	Anilin	22,4
Methyljodid	205,2	Propylalkohol	44,3	Nitrobenzol	59,5
Aethyljodid	171,3	Methylformiat	288,2	Glycerin	0,127
Aethylbromid	255,0	Aethylformiat	249,0	Schwefelsäure	4,56
Aethylenbromid	58,2	Methylacetat	262,5		
Brom	100,7	Aethylacetat	222,2		

Ueber die, wie man sieht, zum Teil enormen Verschiedenheiten nach der chemischen Konstitution wird im Artikel „Stöchiometrie" mehr gesagt. Man sieht jedenfalls, daß die „leichtbeweglichen" Flüssigkeiten, wie Aether und Pentan, eine sehr hohe, die „schwer beweglichen", wie Glycerin und Schwefelsäure, eine sehr kleine Fluidität haben. Der Unterschied der Flüssigkeiten in dieser Hinsicht tritt also schon bei oberflächlicher Betrachtung sofort hervor.

Der Temperatureinfluß ist sehr groß. In erster Annäherung beträgt die Zunahme der Fluidität 1 bis 2% pro Grad. An Formeln zur genauen Darstellung ist kein Mangel; sie beziehen sich aber, da sie aus älterer Zeit stammen, auf die Viskosität η.

Außer den Reihenformeln von der Gestalt

$$\eta = a + bt + ct^2 \ldots \quad (7)$$

seien noch folgende erwähnt:

$$\eta = \eta_0 \cdot \frac{t_0 - t}{t - t_1}. \quad (8)$$

Hier bedeutet η_0 die Viskosität bei der kritischen Temperatur t_0, t_1 die, bei der der Stoff unendlich große Reibung haben, also vollkommen starr sein würde (Graetz).

$$\eta = \frac{a}{T^3} \quad (9)$$

Hier ist a eine Konstante, T die absolute Temperatur (Batschinski).

$$T = A.\varphi - \frac{B}{\varphi} + C. \quad (10)$$

Hier ist φ die Fluidität bei T; A, B, C sind empirische Konstanten (Bingham).

Die Formel (10) ist sehr brauchbar. Als Beispiele seien die Konstanten A, B, C für einige Stoffe mitgeteilt, deren φ für 20° in der obenstehenden Tabelle enthalten ist.

Tabelle 9.

Stoff	A	B	C
Wasser	0,27727	1263,3	278,80
Pentan	0,16544	1493,7	256,61
Chloroform	0,40697	4400,0	245,73
Schwefelkohlenstoff	0,26901	1675,1	282,23
Aceton	0,23871	8905,0	247,64
Essigsäure	0,42437	2716,8	291,81
Benzol	0,32052	2633,1	260,82
Aethylalkohol	0,28395	2398,6	298,39
Aethylacetat	0,27056	5361,2	257,20

Wahrscheinlich ist die folgende Gleichung

$$\log \varphi = A + \frac{B}{T} + C \log T + DT \ldots \quad (11)$$

die der Formel (5) für Dampfdrucke entspricht, noch rationeller, doch ist sie noch nicht genügend geprüft. Sehr zähe Stoffe (Pech) haben einen enormen Temperaturkoeffizienten.

Der Druck hat nur geringen Einfluß. Pro Atmosphäre nimmt die Fluidität bei 20°

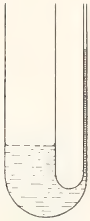
von Aethyläther um 0,73 ‰, von Benzol um 0,93 ‰ zu, von Wasser um 0,17‰ ab.

Die Reibung flüssiger Stoffe spielt eine wesentliche Rolle in der Praxis, da manche von ihnen als Schmiermittel in der Technik dienen. Dazu gehören dickflüssige Oele, auch Petroleum. Entscheidend für die praktische Brauchbarkeit ist aber nicht nur die innere Reibung, und es ist auch nicht ganz sicher, wie die Reibung sich in diesem Falle auf die innere Reibung der Flüssigkeit und die äußere zwischen Maschinenteil und Schmiermittel verteilt (vgl. den Artikel „Reibung").

Mit Hilfe der S. 88 gegebenen Beziehung kann man aus φ und β die Relaxationszeit berechnen. Diese ist für gewöhnliche Stoffe enorm klein und zwar bei Zimmertemperatur für Wasser ca. $0{,}5 . 10^{-12}$, Pentan $0{,}5 . 10^{-12}$, Glycerin $2 . 10^{-11}$ Sekunden. Erst bei Stoffen wie Pech nimmt sie meßbare Werte an.

2g) Kapillarität. An jeder Flüssigkeitsoberfläche tritt die Erscheinung der Oberflächenspannung auf. Man definiert diese Größe als ein der Oberfläche innewohnendes Bestreben, sich zu verkleinern. Ihre theoretische Behandlung findet man in dem Artikel „Mechanochemie". Wir betrachten hier nur die Oberflächenspannung einer Flüssigkeit gegen ihren gesättigten Dampf oder, was für gewöhnliche Temperatur praktisch dasselbe ist, gegen Luft. Theoretisch unterscheiden sich diese beiden Größen; es ist aber wahrscheinlich, daß in unmittelbarer Nähe der Grenzfläche in einer allerdings sehr dünnen Schicht, wenigstens bei Flüssigkeiten von einigermaßen meßbarem Dampfdruck, die Gasschicht zum größten Teile aus dem Dampfe und nicht aus Luft besteht. Jedenfalls hat man keine sehr großen Unterschiede gefunden. Die Maßeinheit der Oberflächenspannung ist im C.G.S.-System dyn/cm.

Für ihre Messung gibt es eine große Zahl von Methoden; von diesen ist die wichtigste und einfachste die der Steighöhen in Kapillarröhren. Ein enges Rohr wird vertikal in ein breites Gefäß mit der Flüssigkeit gesenkt und die Höhe der aufgestiegenen Säule über dem unteren Niveau gemessen. Diese Höhe hängt ab vom Röhrenradius und der Temperatur, ferner von der Oberflächenspannung und dem spezifischen Gewichte. Denn je schwerer die Flüssigkeit ist, desto weniger vermag sie durch die Oberflächenspannung gehoben zu werden, die die Dimension einer Kraft pro Längeneinheit hat (hier der an dem tragenden Berührungsringe zwischen Rohr und Flüssigkeitsmeniskus angreifenden Kraft). Die Temperatur des tragenden Meniskusringes muß definiert sein, was durch Anwendung kleiner Bäder oder anderer passender Vorrichtungen leicht erreicht werden kann. In Figur 2 ist eine gebräuchliche Form angedeutet. Das Rohr wird vor einer Spiegelglasskala befestigt.


Fig. 2.

Um aus den gemessenen Steighöhen und den spezifischen Gewichten die Oberflächenspannung berechnen zu können, muß man den Radius des (als vollkommen zylindrisch vorausgesetzten) Rohres kennen. Um diese mühsame und schwierige Messung zu ersparen, pflegt man relativ zu messen, d. h. in demselben Rohre erst eine Flüssigkeit zu untersuchen, deren Oberflächenspannung bereits absolut gemessen ist. Das Verhältnis zwischen diesem wahren Werte und dem jeweils gemessenen ist der für das jeweils benutzte Rohr geltende Reduktionsfaktor.

Das Vorstehende gilt nur für Flüssigkeiten, die die Röhrenwand vollkommen benetzen (also den Randwinkel Null haben, vgl. den Artikel „Mechanochemie"). Bei wässerigen Lösungen muß man sich daher besonders vor Fettspuren hüten.

Man erhält nach dieser Methode die sogenannte statische Oberflächenspannung, d. h. den Wert für eine nicht momentan frisch gebildete Oberfläche. Man kann mit Hilfe einer weniger einfachen Methode die dynamische Oberflächenspannung, den Wert für eine soeben frisch entstandene Fläche, messen, wenn auch mit nicht sehr großer Genauigkeit (Strahlmethode von Lord Rayleigh vgl. den Artikel „Flüssigkeitsbewegungen"). Beide Werte sind nicht notwendig gleich; insbesondere bei Lösungen zeigen sich oft sehr große Differenzen. So zeigt die statische Methode bei wässerigen Lösungen von schwerlöslichen Stoffen, besonders hohen Fettsäuren und verwandten Substanzen, enorme Depressionen der Oberflächenspannung, die dynamische dagegen nur kleine Verminderung. Der Grund liegt darin, daß diese Stoffe sich in der Oberfläche zu relativ hoher Konzentration anhäufen, die viel größer ist als die mittlere Konzentration der ganzen Lösung, und daß zu dieser Anhäufung bei dynamischer Messung nicht genügend Zeit ist.

Eine Anzahl Daten für 20° vereinigt die folgende Tabelle, in der die Oberflächenspannung ω in dyn/cm ausgedrückt ist.

Tabelle 10.

Stoff	ω
Wasser	72,5
Aceton	23,0
Aethylalkohol	21,9
Aethyljodid	29,8
Ameisensäure	37,1
Iso-Amylalkohol	33,4
Anilin	43,8
Benzol	28,9
Chinolin	44,6
Chloroform	26,7
Essigsäure	23,5
Glycerin	62,8
Hexan	17,5
Methylalkohol	23,0
Methylformiat	24,6
Nitrobenzol	42,2
Paraldehyd	26,0
(Petroleum)	20—30
n-Propylalkohol	23,5
Pyridin	38,4
Schwefelkohlenstoff	33,5
Chlorkohlenstoff	25,7
Toluol	28,2
Siliciumtetrachlorid	16,2
Phosphortrichlorid	28,3
Stickstoffperoxyd	26,5

Temperaturerhöhung vermindert die Oberflächenspannung um durchschnittlich 1 bis 3‰ pro Grad in der Nähe der Zimmertemperatur bei Flüssigkeiten, deren kritische Temperatur hinreichend weit (etwa 50°) entfernt liegt. In der Nähe der kritischen Temperatur erfolgt ein rascherer Abfall. Häufig rechnet man nicht mit dem Temperaturkoeffizienten der Oberflächenspannung, sondern mit dem der molaren Oberflächenenergie (vgl. den Artikel „Molekularlehre").

Die Abhängigkeit vom Druck ist direkt wohl kaum gemessen worden, doch muß sie sich berechnen lassen, weil man eine allgemeine theoretische Beziehung zwischen Oberflächenspannung und Dampfdruck einerseits und zwischen Dampfdruck und Kompression der Flüssigkeit andererseits kennt. Diese beiden Beziehungen lauten folgendermaßen. Der Dampfdruck einer gekrümmten (oder gedehnten) Oberfläche ist verschieden von dem einer ebenen, und zwar ist er an einer konvexen Oberfläche größer als an einer konkaven. Der Unterschied der Dampfdrucke ist, falls der Dampf hinreichend nahe den Gasgesetzen folgt, direkt proportional der Oberflächenspannung und dem Verhältnis der Dampfdichte zur Flüssigkeitsdichte, und umgekehrt proportional dem Krümmungsradius der Oberfläche (demnach ist der Dampfdruck am Meniskus einer im Kapillarrohr aufgestiegenen Flüssigkeitssäule kleiner als am unteren Flüssigkeitsniveau). Der Unterschied nimmt merkliche Beträge erst bei sehr kleinen Radien an, läßt sich aber qualitativ leicht nachweisen. Z. B. ist er die Ursache der Bildung von großen Tropfen aus dem Feuchtigkeitsbeschlage einer kalten Fensterscheibe. Wenn man nun eine Flüssigkeit in Berührung mit ihrem gesättigten Dampfe komprimiert, ohne den Dampf selber zu komprimieren — dies ist sowohl denkbar als auch praktisch möglich —, so wird ihr Dampfdruck erhöht, und zwar, wenn der Dampf ein hinreichend ideales Gas ist, proportional dem Drucke (der „Pressung") und dem Verhältnisse der Dampfdichte zur Flüssigkeitsdichte. Die Aenderung des Dampfdrucks durch Pressung ist somit (natürlich bis auf einen von den Maßeinheiten abhängenden Proportionalitätsfaktor, der aber bekannt ist) gleich der durch die Oberflächenspannung bewirkten, und die Oberflächenspannung ändert sich also, wenn der Dampf nicht mit komprimiert wird, proportional der Pressung.

Von Interesse ist die Beziehung der Oberflächenenergie der Flüssigkeiten (Produkt von Oberfläche und Oberflächenspannung) zur Volumenergie (Produkt von Druck und Volum). Wie aus dem Vorstehenden leicht zu entnehmen ist, muß bei sehr kleinen Substanzmengen das Verhältnis der Oberflächenenergie zur Volumenergie viel größer sein als bei sehr großen, denn der Druck und — wenigstens in endlichen Dimensionen — auch die Oberflächenspannung hängen von der Menge nicht ab, das Volum ist ihr proportional, die Oberfläche aber nicht; vielmehr nimmt sie relativ langsamer ab als die Menge. Da also bei sehr kleinen Stoffmengen die Oberflächenenergie eine sehr große Bedeutung hat, so wird sie bei diesen vorwiegend für das Verhalten der Stoffe maßgebend sein. Demnach werden, wie schon erwähnt (S. 84), sehr kleine freie Flüssigkeitsmengen Kugelgestalt annehmen, weil die deformierende Wirkung etwaiger äußerer Kräfte (Gravitation) nicht gegen die die Kugelgestalt fordernde Oberflächenspannung aufkommen kann. Es wird aber ferner in solchen Dimensionen die einmal angenommene Kugelgestalt nur durch enorme Kräfte deformiert werden können. Stoffteilchen von der den Atomen zugeschriebenen Größe müssen daher, wenn man sie als Flüssigkeitströpfchen auffaßt, als praktisch absolut starr angenommen werden.

Eine sehr wichtige Rolle spielt die Oberflächenspannung bei Lebensvorgängen. Das hängt einmal mit der enormen Oberflächenentwickelung zusammen, die den in Körperflüssigkeiten enthaltenen Kolloidstoffen zukommt, und ferner mit dem großen Einflusse von gelösten Stoffen auf die statische Oberflächenspannung (s. S. 94 und den Artikel „Adsorption").

2h) Brechungsvermögen und Drehungsvermögen. Von den optischen Eigenschaften der Flüssigkeiten ist bei weitem die wichtigste das Lichtbrechungsvermögen (die Refraktion). Ueber dessen Definition

und Messung findet man Näheres im Artikel „Lichtbrechung“. Es ist eine merklich konstitutive Eigenschaft, d. h. es hängt nicht nur von den komponierenden Elementen und deren Mengenverhältnissen, sondern auch von anderen chemischen Eigentümlichkeiten der Stoffe ab. Im Artikel „Molekularlehre“ ist eine Anzahl Daten für das Brechungsvermögen und für die Beziehungen zum chemischen Charakter der Flüssigkeiten gegeben worden und wir können uns daher hier kurz fassen. Die Refraktion der flüssigen Stoffe variiert sehr stark. Für die Natriumlinie reicht der Brechungsindex n in der Nähe der Zimmertemperatur in extremen Fällen bis über 2 (flüssiger Phosphor) und Zahlen von 1,7 und 1,6 sind nicht selten (Schwefelkohlenstoff, Bromide und Jodide von Kohlenwasserstoffen). Er nimmt zu mit fallender Wellenlänge und mit sinkender Temperatur und hängt auch vom Drucke ab. Die Verschiedenheit nach der Wellenlänge bewirkt bekanntlich das Auftreten der Dispersion, die durch relative Differenz der Indices für je zwei Wellenlängen gemessen wird. Als Beispiele für die Abhängigkeit seien folgende Brechungsindices angeführt (λ Wellenlänge in $\mu\mu$).

Tabelle 11.

λ	Wasser	Schwefelkohlenstoff	Benzol	Bromnaphthalin	Alkohol	Aethyläther	Siliciumtetrachlorid
	20°	20°	20°	19°	17°	20°	20°
434,1	—	1,6749	1,5229	1,7043	1,3697	1,3619	1,4244
486,1	1,3371	1,6524	1,5125	1,6825	1,3663	1,3566	1,4200
589,3	1,3330	1,6276	1,5005	1,6588	1,3619	1,3542	—
656,3	1,3311	1,6182	1,4959	1,6500	1,3601	1,3525	1,4119

Die Dispersion zwischen $\lambda = 434$ und $\lambda = 656$ beträgt also der Reihe nach 3,4% (Schwefelkohlenstoff), 1,8% (Benzol), 3,2% (Bromnaphthalin), 0,7% (Alkohol und Aether), 0,9% (Siliciumchlorid). Aus diesem Grunde werden Schwefelkohlenstoff und Bromnaphthalin als stark brechende und stark dispergierende Stoffe praktisch benutzt.

Der Temperatureinfluß auf den Index n ist nicht sehr groß. Für 1° Temperaturerhöhung bei 20° nimmt n bei Wasser um ungefähr 1 bis 0,8, bei Schwefelkohlenstoff um 8 Einheiten der vierten Dezimalstelle ab. Druckzunahme um 1 Atmosphäre bei 20° erhöht n bei Wasser um 1,5, bei Schwefelkohlenstoff um 6,6, bei Benzol um 5,1, bei Alkohol um 4,2 Einheiten der fünften Dezimalstelle. Die Wirkung von 1° Temperaturänderung ist also beispielsweise bei Wasser $8 : 1,5 = 5$mal so groß wie die von 1 Atmosphäre Druckzunahme. Der Temperatureinfluß auf die Größe n—1 bei Schwefelkohlenstoff beträgt $0,0008 : 0,63 = 1,26$‰, während der thermische Ausdehnungskoeffizient (siehe S. 87) 1,22‰ beträgt. Der Quotient (n—1) : d (d = Dichte) ist demnach hier praktisch unabhängig von der Temperatur (Gesetz von Landolt-Gladstone, vgl. den Artikel „Molekularlehre“).

Ueber die Bedeutung des Brechungsvermögens für die chemische Konstitutionsformel vgl. den Artikel „Stöchiometrie“.

Es gibt auch Flüssigkeiten, die Doppelbrechung zeigen. Dazu gehören die trüben Schmelzen liquokristalliner Stoffe (vgl. den Artikel „Kristalle, flüssige Kristalle“). Man muß dabei unterscheiden zwischen spontaner und accedentieller Doppelbrechung. Spontane Doppelbrechung ist eine Eigenschaft, die in dem Stoffe immanenten Richtungsverschiedenheiten begründet sein muß, solchen Stoffen muß also, obwohl sie flüssig sind, Kristallnatur zugeschrieben werden. Ob molekulartheoretisch die Richtungsdifferenzen in der Konfiguration der Atome in der Molekel oder in der der Molekeln in Molekelkomplexen zu suchen ist, bleibt eine offene Frage. Accedentielle Doppelbrechung braucht nicht auf solchen präformierten Richtungsverschiedenheiten zu beruhen. Sie kommt zustande, wenn auf das durchfallende Licht quer eine Kraftwirkung ausgeübt wird, z. B. ein magnetisches Feld oder ein einseitiger mechanischer Zug wirkt, und kann also durch die Zusammenwirkung dieser beiden Richtungserscheinungen allein verursacht sein (Näheres im Artikel „Doppelbrechung“).

Eine analoge Erscheinung ist das Drehungsvermögen für polarisiertes Licht. Sie ist bei Flüssigkeiten sehr häufig und wird der Asymmetrie von Atomgruppen in der Molekel zugeschrieben. Sie findet sich in der Tat auch nur bei solchen Flüssigkeiten, bei denen man aus chemischen Gründen eine geometrische Asymmetrie in der Anordnung von Atomen oder Gruppen um ein Zentralatom, z. B. Kohlenstoff, annimmt.

Solche Stoffe sind sowohl reine flüssige wie gelöste Substanzen; im zweiten Falle ist der Effekt der Konzentration proportional. Man unterscheidet rechts- und linksdrehende Stoffe wie bei festen Körpern; ferner sind zwei Arten von Kompensation beider Drehungsarten bekannt. Die erste ist als Kompensation der beiden in gleichen Mengen ge-

mischten Formen zu betrachten, so daß die von den verschiedenen Molekeln verursachten Drehungen sich gerade aufheben, die andere wird aufgefaßt als Folge der Assoziation zweier verschieden drehender Molekeln zu einer Doppelmolekel, die dann als solche überhaupt nicht dreht. Diese äußere Kompensation nennt man Racemie. Allgemeine einfache Gesetzmäßigkeiten sind bisher nicht bekannt geworden (vgl. auch die Artikel „Lichtpolarisation" und „Drehung der Polarisationsebene").

2i) Farbe. Die Farbe der Flüssigkeiten ist nach ihrer Zusammensetzung sehr verschieden. Sie ist der Ausdruck der Verschiedenheit der Absorption des Lichtes, insofern, als der Stoff die Komplementärfarbe des von ihm vorzugsweise absorbierten Lichtes zeigt. Die sogenannten farblosen Flüssigkeiten, wie Wasser, zeichnen sich vor den „gefärbten" dadurch aus, daß sie nicht im sichtbaren Spektrum zwischen Rot und Violett absorbieren, wohl aber vielleicht im Infrarot oder Ultraviolett. Im Infrarot stark absorbierende Flüssigkeiten können als Wärmefilter verwendet werden.

Man kennt auch pleochroitische Flüssigkeiten, sowie fluoreszierende. Meist sind sie Lösungen von Stoffen, die im festen Zustande dieselben Erscheinungen zeigen (vgl. die Artikel „Kristalloptik" und „Fluoreszenz"). Ueber konstitutive Beziehungen der Farbe vgl. den Artikel „Absorption (Lichtabsorption)".

2k) Dielektrizität. Theoretisch verwandt mit dem Lichtbrechungsvermögen ist die Dielektrizität (siehe den Artikel „Dielektrizität"), insofern als die elektromagnetische Lichttheorie zu dem Schlusse führt, daß das Quadrat des Brechungsindex für unendlich lange Wellen gleich der Dielektrizitätskonstanten sei (vgl. auch den Artikel „Lichtdispersion").

Allerdings bestätigt sich dieses Ergebnis bei Flüssigkeiten nicht, und man muß annehmen, daß die in jener Ableitung hinsichtlich der Molekeln gemachten Voraussetzungen nicht genau zutreffen. Eben darum aber muß man schließen, daß die Dielektrizität der Flüssigkeiten eine stark konstitutiv beeinflußte Eigenschaft und somit individuell charakteristisch ist. Ihre Zahlenwerte liegen zwischen dem minimalen Grenzwert $D = 1$ und etwa 100. Die gebräuchlichen flüssigen Isolatoren, wie Petroleum und Oele, haben etwa 2 bis 4, andere Zahlen zeigt folgende für etwa 20° geltende Tabelle:

Stoff	D	Stoff	D	Stoff	D
Wasser	81	Aethyläther	4,3	Aethylidenchlorid	11
Brom	3,2	Acetaldehyd	21	Chloroform	5,1
Stickstoffperoxyd	2,6	Aceton	25	Chlorkohlenstoff	2,2
Phosphortrichlorid	3,7	Ameisensäure	58	Schwefelkohlenstoff	2,6
Siliciumtetrachlorid	2,4	Essigsäure	7,0	Aethylamin	6,2
Zinnchlorid	3,2	Methylformiat	8,9	Formamid	84
Hexan	1,8	Aethylformiat	8,3	Glycerin	60
Amylen	2,2	Methylacetat	8,0	Benzol	2,4
Methylalkohol	31	Aethylacetat	6,1	Acetophenon	18
Aethylalkohol	26	Methyljodid	7,1	Nitrobenzol	36
		Methylenjodid	5,5	Anilin	7,3
		Aethylenchlorid	11	Pyridin	12,4
				Toluol	2,4

Auch die Dielektrizität der Flüssigkeiten hängt merklich von Druck und Temperatur ab, qualitativ in derselben Richtung wie Dichte und Brechungsvermögen. Die Konstante des Wassers nimmt pro Grad Temperaturerhöhung um etwa 4,5 ‰, die des Schwefelkohlenstoffs um 1 ‰, die des Benzols um 0,9 ‰ ab.

Die mit nicht praktisch unendlicher Wellenlänge ausgeführten Untersuchungen zeigen Abhängigkeit der Dielektrizität von der Wellenlänge. Bei hohen Werten der Konstanten (z. B. bei Wasser) ist diese Abhängigkeit sehr deutlich nachweisbar. Man bringt sie theoretisch mit einer Absorption der Wellen in Verbindung.

Ueber die Beziehung der Dielektrizität zur chemischen Konstitution vgl. den Artikel „Stöchiometrie".

2l) Leitfähigkeit für Wärme und Elektrizität. Von weiteren Eigenschaften der Flüssigkeiten sind noch wichtig die Leitfähigkeiten für Wärme und Elektrizität. Die erste bietet der Messung nicht unbeträchtliche Schwierigkeiten, denn es muß dafür gesorgt werden, daß keine konvektive Wärmeübertragung stattfindet. Bei festen Körpern bietet das keine Schwierigkeit, wohl aber bei flüssigen und gasförmigen. Diese sind noch nicht so weit überwunden, daß man die gefundenen Resultate zu sicheren Schlüssen auf die Beziehungen zum chemischen Charakter verwenden könnte, und man muß sich vorläufig mit der in groben Zügen richtigen qualitativen Feststellung begnügen, daß die sogenannten „normalen" Flüssigkeiten (z. B. gesättigte Kohlenwasserstoffe; vgl. den Artikel „Aliphatische Kohlenwasserstoffe") eine kleinere Wärmeleitfähigkeit haben als die anomalen (z. B. Wasser).

Die Leitfähigkeit für Elektrizität ist leichter zu messen. Ueber das Experimentelle und besonders über Lösungen wird ausführlich im Artikel „**Elektrizitätsleitung**“ berichtet. Was die Zahlenangaben betrifft, so ist in den letzten Jahren sehr viel Material beschafft worden, und es lassen sich aus diesem folgende Schlüsse ziehen. Es gibt Flüssigkeiten, die elektrolytisch leiten und solche, bei denen die Leitung nicht nachweislich mit Stofftransport verbunden ist. Diese zweite Klasse hat ein eminent geringes Leitvermögen, das sich nur elektrometrisch, nicht galvanometrisch nachweisen läßt: zu ihr gehören die als Isolatoren bekannten Petroleumkohlenwasserstoffe, deren „spezifische Leitfähigkeit“ etwa 10^{-12} bis 10^{-15} reziproke Ohm beträgt. Die Substanzen der anderen Klasse leiten wesentlich besser; ihre spezifische Leitfähigkeit liegt zwischen etwa 10^{-5} und 10^{-7} (abgesehen von den noch viel besser leitenden geschmolzenen anorganischen Salzen wie KCl usw.). Es ist indessen noch nicht sicher festgestellt, ob man es mit der Eigenleitfähigkeit der reinen Stoffe zu tun hat, oder ob schwer zu entfernende Fremdstoffe einen wesentlichen Teil der Leitfähigkeit verursachen. Bei dem besonders leicht rein gewinnbaren Wasser hat man die Leitfähigkeit bis auf etwa 10^{-7} reduzieren können, während gewöhnliches gut gereinigtes Wasser etwa 10^{-6}, gewöhnliches destilliertes Wasser etwa 10^{-4} zeigt. Eine kurze Uebersicht gewährt folgende Tabelle, die für 25° gilt und die kleinsten gemessenen spezifischen Leitfähigkeiten $\varkappa$ in reziproken Ohm, mit 10^{-5} multipliziert, angibt:

Stoff	$\varkappa . 10^5$	Stoff	$\varkappa . 10^5$	Stoff	$\varkappa . 10^5$
Methylalkohol	0,07	Cyanessigsäureäthylester	0,04	Benzonitril	0,3
Aethylalkohol	0,01	Salpetersäureäthylester	0,03	Methylrhodanid	0,4
Glykol	0,03	Schwefelsäurediäthylester	0,03	Aethylsenföl	0,01
Acetaldehyd	0,2	Formamid	4	Nitromethan	0,02
Furfurol	1,0	Chinolin	0,07	Nitrobenzol	0,01
Essigsäure	0,01	Acetonitril	0,4	Aceton	0,02
Essigsäureanhydrid	0,1			Epichlorhydrin	0,005
Acetylbromid	0,2				

Mit der Temperatur nehmen diese Werte zu, und zwar verschieden stark, etwa zwischen 1% und 6% für 1 Grad.

3. Lösungen. Sobald eine Flüssigkeit kein chemisch reiner Stoff ist, hängen ihre Eigenschaften von denen der Komponenten sowie von dem Mischungsverhältnis ab. Für jede Eigenschaft bestehen demnach Formeln, die soviel Konstante enthalten als reine Stoffe im Gemisch vorhanden sind, und eine oder mehrere Variable, durch die die Zusammensetzung, die „Konzentration“, ausgedrückt wird. Es ist noch keine allgemeine Gesetzmäßigkeit bekannt, die über die Gestalt dieser Funktionen entscheidet, ja man hat auch noch nicht festsetzen können, welche Variable zu wählen ist, ob Molenbruch, Gewichtsbruch, Volumprozente usw. (vgl. den Artikel „**Chemische Einheiten**“). Dies liegt wesentlich daran, daß man noch nicht entschieden hat, ob man als im Gemisch (in der Lösung) vorhandene „reine Stoffe“ diejenigen Substanzen betrachten soll, aus denen die Lösung bereitet worden ist, oder etwaige neu entstandene Verbindungen. Daß durch Vermischen von mehreren Stoffen neue chemische Individuen entstehen können, ist allgemein bekannt, und ebenso fest steht die Tatsache, daß die Menge neu entstandener Stoffe von den relativen Mengenverhältnissen der ursprünglichen Komponenten sowie den äußeren Umständen, besonders der Temperatur, abhängt. Sobald man also — und das ist ein außerordentlich häufiger Fall — mit dem vermutlichen oder möglichen Entstehen von nicht sehr „stabilen“ Verbindungen zu tun hat, besitzt man kein entscheidendes Kriterium über die relativen Mengenverhältnisse. Bringt man etwas reine Schwefelsäure in viel Anilin, so entsteht unzweifelhaft Anilinsulfat und zwar vermutlich quantitativ, d. h. die Schwefelsäure wird vollständig für die Bildung der Verbindung verbraucht, und die Lösung ist als ein Gemisch von Anilinsulfat und Anilin zu betrachten, deren Mengenverhältnis einfach zu finden ist. Mischt man aber Anilin und Wasser, so entsteht, wie man übereinstimmend annimmt, ein Anilinhydrat, (ohne dies würde Anilin keine basischen Eigenschaften entwickeln können [vgl. den Artikel „**Basen**“]), aber diese Verbindung ist weniger stabil als das Sulfat, und sie bildet sich wahrscheinlich nicht so, daß nicht sowohl Wasser wie Anilin noch als solche vorhanden sind, vielmehr besteht ein von den Mengenverhältnissen abhängiges Gleichgewicht (vgl. den Artikel „**Chemisches Gleichgewicht**“). Sofern man für die einzelnen Stoffe keine spezifischen Reagentien hat, bei deren Anwendung das Gleichgewicht sich nicht verschiebt, läßt sich die relative Menge jedes einzelnen nicht direkt feststellen, und man muß entweder auf diese Kenntnis ver-

ziehten und die Zusammensetzung durch das Mengenverhältnis der ursprünglichen Komponenten ausdrücken oder nach neuen Kriterien suchen, die eine solche Berechnung gestatten. Für solche aber hat man bisher keine allgemeine Regel gefunden, und es bestehen nur in einzelnen Fällen mehr oder minder wahrscheinliche Ansätze. Im allgemeinen wird man demnach am besten tun, die Zusammensetzung durch den Gewichtsbruch auszudrücken, nur für spezielle Fälle, wie z. B. die Dampfdrucke, pflegt man als Maß den Molenbruch zu wählen, weil man die Zusammensetzung des Dampfes zweckmäßig durch diesen ausdrückt (vgl. den Artikel „Chemische Einheiten"). Es ist aber dabei zu beachten, daß der Molenbruch nichts über das Molargewicht der flüssigen Stoffe aussagt.

Wenn man nun den Verlauf einer Eigenschaft mit der Zusammensetzung darstellen will, so ergeben sich bei graphischen Darstellungen für binäre Gemische (aus ursprünglich 2 Stoffen) Diagramme von der beistehenden Form. Man zeichnet als Abszisse den Gewichts- resp. Molenbruch, der also, von rechts nach links gesehen, für den Stoff A von 0 bis 1, für B von 1 bis 0 variiert. Die Ordinate gibt dann die Werte der Eigenschaften an. Man kann dabei Kurven der gezeichneten Typen erhalten. Gerade (I), einsinnig gekrümmte Kurven (II), Maximal- und Minimalkurven (III), je nach der Eigenschaft, der Stoffkombination, der Temperatur usw. (über die Darstellung bei ternären und komplizierteren Systemen vgl. den Artikel „Chemisches Gleichgewicht"). Der Verlauf ist durchaus individuell, und es lassen sich a priori für jeden Fall höchstens qualitative Voraussagungen aufstellen. Soviel aber ist als ungefähr zutreffende Regel zu merken, daß, wenn eine Eigenschaft des Gemisches stark vom einfachen linearen Verlaufe abweicht, dies auch bei anderen der Fall ist. Diese Tatsache ist es, aus der man ein Recht ableitet, bis zum Beweise des Gegenteils anzunehmen, daß die Abweichung vom geradlinigen Verlaufe auf chemische Reaktion der Komponenten in der oben beschriebenen Weise zuruckgeführt werden darf. Denn wenn die Abweichung von der linearen Mischungsregel für eine Eigenschaft auf diese Ursache zurückgeführt werden darf, so muß diese Ursache sich bei anderen Eigenschaften auch erkennbar machen; freilich quantitativ verschieden stark. Das ist auch insofern der Fall, als verschiedene Eigenschaften verschieden starke Abweichung von dem linearen Mischungsverlaufe zeigen. Sehr deutlich pflegen die Effekte bei der Fluidität und dem Dampfdrucke zu sein, schwächer bei der Oberflächenspannung und der spezifischen Wärme, noch kleiner bei der Dichte und der Refraktion, insbesondere bei dem Refraktionsäquivalent (vgl. S. 91 bis 95). Im allgemeinen liegt der Effekt qualitativ so, daß, wenn Verbindungen (siehe oben) auftreten, der Totaldampfdruck zu klein gegenüber der Mischungsregel ausfällt, und eine merkliche Mischungswärme (vgl. den Artikel „Kalorimetrie") auftritt; und wenn diese Verbindungen unbeständig sind (siehe oben), so pflegt die Fluidität einen sehr abnormen Verlauf zu zeigen.

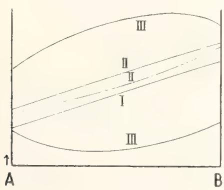


Fig. 3.

Eine andere, dieser „chemischen" Erklärung formal gleichwertige Erklärung versucht die „Kinetische Theorie der Flüssigkeiten" zu geben, die aber im Vergleich zu der der Gase noch wenig entwickelt ist (vgl. den Artikel „Kinetische Theorie der Materie").

Betreffs derjenigen Eigenschaften, die durch gut bekannte allgemeine Gesetze beherrscht werden und nicht von der Zeit abhängen, lassen sich mit Hilfe thermodynamischer Beziehungen Schlüsse auf die Molargewichte gelöster Stoffe ziehen. Dahin gehört der Dampfdruck (vgl. den Artikel „Lösungen").

4. Hydrate, Solvate. Die oben erwähnte Bildung von Verbindungen in Lösungen wird in manchen Fällen dadurch außerordentlich wahrscheinlich gemacht, daß Verbindungen isoliert werden können, meistens indem sie sich in festem Zustande abscheiden, oder auch durch fraktionierte Destillation (vgl. den Artikel „Chemisches Gleichgewicht"). So darf man aus der Tatsache, daß viele Salze aus wässeriger Lösung in Form von kristallwasserhaltigen Hydraten abgeschieden werden können, schließen, daß auch in der Lösung Hydrate vorhanden sind; freilich ist damit noch nicht entschieden, ob in der Lösung auch das Hydrat gleicher Zusammensetzung vorhanden ist, vielmehr wird das nur dann der Fall sein, wenn die Hydrate sehr beständig sind. Anderenfalls muß man annehmen, daß „Hydrate variabler Zusammensetzung" in der Lösung vorhanden sind (siehe oben). Diesem speziellen Begriffe der Hydrate entspricht der für den allgemeinen Fall beliebiger Lösungsmittel geschaffene Begriff der „Solvate" (Alkoholate usw.).

Solche feste Verbindungen können auch aus zwei Flüssigkeiten entstehen. Solvate sind, wie andere Stoffe, in ihrer Zusammersetzung von der Temperatur abhängig. Haben sie eine bestimmte Zusammensetzung, wie feste Hydrate von der Art des Glaubersalzes ($Na_2SO_4 . 10H_2O$) u. a., so pflegen sie bei einer bestimmten Temperatur (Umwandlungstemperatur) in ihre Bestandteile zu zerfallen (das genannte Salz in festes Na_2SO_4 und eine Lösung, die diesen Bestandteil und Wasser in anderem Verhältnisse enthält; in der Lösung erfolgt die Veränderung allmählich). Im allgemeinen pflegen die Solvate mit steigender Temperatur an Beständigkeit zu verlieren.

Zwischen der entstandenen Flüssigkeit und dem festen Stoffe (vgl. das Beispiel) bildet sich ein heterogenes Gleichgewicht aus, dessen quantitative Verhältnisse von den Stoffmengen, der Temperatur und dem Druck beherrscht werden. Diese Erscheinungen werden im Artikel „Chemisches Gleichgewicht" ausführlich behandelt; prinzipiell ist ihre Theorie nicht verschieden von der der einfachen Fälle des heterogenen Gleichgewichts, die wir jetzt besprechen werden.

5. Gleichgewicht von Flüssigkeiten mit anderen Phasen. Schon der oben behandelte Fall der Verdampfung gehört unter dieses Thema. Sobald eine Flüssigkeit in einem hinreichend kleinen begrenzten Raume verdampft, bildet sich das Verdampfungsgleichgewicht aus. Bei einer chemisch reinen Flüssigkeit ist dieses durch die Temperatur, den Raum und den Druck völlig bestimmt, bei Lösungen kommt noch die Zusammensetzung des flüssigen und des gasförmigen Teiles hinzu, denn die Mischungsverhältnisse dieser beiden „Phasen" (vgl. den Artikel „Phasenlehre") brauchen nicht einander gleich zu sein. Ueber die Beziehung des Dampfdrucks zur Temperatur und zur Verdampfungswärme bei reinen Stoffen ist schon gesprochen worden (siehe S. 87ff.); es braucht demnach nur hinzugefügt zu werden, daß bei Lösungen die Behandlung ganz analog ist, nur treten an Stelle von Konstanten reiner Stoffe Funktionen der Konzentration. Das Gleichgewicht von flüssigen Stoffen mit festen tritt bei der Schmelzerscheinung auf, die in jeder Beziehung der Verdampfung analog ist. Der Schmelzpunkt (Erstarrungspunkt, Fusionspunkt) ist die Temperatur, bei der die feste und die flüssige Form eines Stoffes koexistieren können. Bei reinen Stoffen ist er sehr scharf definiert, bei Lösungen hängt er von der Zusammensetzung ab, kann aber auch scharf sein. Viele Stoffe zeigen gar keinen scharfen Schmelzpunkt, sondern allmähliches Erweichen (Pech, Wachs), diese zeigen auch in anderen Eigenschaften keine deutliche Grenze zwischen fest und flüssig. An diese Tatsache lassen sich wichtige theoretische Vorstellungen knüpfen, die aber hier nicht besprochen werden können. Auch der Schmelzpunkt wird durch Druck (Schmelzdruck), Temperatur und Raum bestimmt, insofern, als die absolute Menge des vorhandenen Stoffes sich in einen festen und einen flüssigen Anteil teilt, deren Mengen durch diese drei Größen bestimmt werden. Wenn der Druck festgelegt ist, besteht für reine Stoffe nur bei einer bestimmten Temperatur die Möglichkeit der Koexistenz beider Phasen, bei einer anderen wird alles fest oder alles flüssig. Wie bei der Verdampfung die Verdampfungswärme, so spielt hier die Schmelzwärme (vgl. den Artikel „Latente Wärme") eine wichtige Rolle für die Beziehung zwischen Temperatur und zugehörigem Schmelzdruck, und sie ihrerseits hängt wie jene aufs engste mit den spezifischen Wärmen beider Phasen zusammen. Es besteht eine generelle thermodynamische Beziehung zwischen Temperatur, Druck, Verdampfungs- (resp. Schmelz-) Wärme und Volumänderung, die bei Schmelzung resp. Verdampfung der Mengeneinheit auftritt. Sie führt den Namen der Clapeyron-Clausiusschen Formel und lautet

$$\frac{dp}{dT} = \frac{q}{T . \Delta v} \qquad (12)$$

wo p den Druck, T die absolute Temperatur, q die pro Gewichtseinheit nötige Schmelz- resp. Verdampfungswärme, Δv die entsprechende Volumänderung bedeutet; dp und dT sind die Differentiale von p und T. Die Formel sagt also aus, daß die Dampfdruckänderung mit der Temperatur gleich der Verdampfungswärme ist, dividiert durch die jeweilige Temperatur T und die Volumzunahme beim Verdampfen (resp. analog für die Schmelzerscheinung). Ein Beispiel für die Schmelzerscheinung möge die Formel illustrieren.

Essigsäure schmilzt bei 16,7°, d. h. bei T = 16,7 + 273, dehnt sich dabei pro Gramm um 0,160 ccm aus und hat eine Schmelzwärme von w = 46,4 cal pro Gramm Rechnen wir nun den Druck in Atmosphären, das Volum in Litern, so ist $\Delta v = 0{,}160 . 10^{-3}$ Litern zu setzen, und $w = 46{,}4 . \frac{1}{24{,}25} = 1{,}912$ Literatmosphären. So wird

$$\frac{dT}{dp} = \frac{289{,}7 . 0{,}160 . 10^{-3}}{1{,}912} = 0{,}0242$$

d. h. pro Atmosphäre Druckerhöhung steigt der Schmelzpunkt um 0,0242°. Experimente haben 0,02435 ergeben.

Analog kann man die Verdampfung berechnen. Hier tritt aber im allgemeinen eine Vereinfachung ein. Wenn nämlich der Dampf ein praktisch ideales Gas ist und, wie stets bei hinreichender Entfernung vom kritischen Punkte, sein Volum viel größer ist, als das der Flüssigkeit (mehrere hundertmal), so geht die Formel über in

$$\frac{dp}{dT} = \frac{q}{RT^2} \cdot p$$

oder

$$\frac{q}{RT^2} = \frac{d\ln p}{dT} \tag{13}$$

wo R die „Gaskonstante" ist. Die Integration dieser Differentialgleichung führt auf die Kirchhoffsche Dampfdruckformel (s. S. 88).

Bei Lösungen sind die Größen q und Δv abhängig von der Zusammensetzung (weiteres vgl. im Artikel „Lösungen").

Es bleibt für reine Stoffe noch der Fall zu erwähnen, daß Flüssigkeit mit Dampf und festem Stoff zugleich anwesend ist. Dies ist nur bei einem einzigen Drucke und einer einzigen Temperatur möglich (vgl. den Artikel „Phasenlehre"), und graphisch dargestellt ist es der Diagrammpunkt, in dem sich die Temperaturdruckkurven der Gleichgewichte fest-flüssig (I), flüssig-gasförmig (II) und fest-gasförmig (III) schneiden. Dieser letzte Fall liegt völlig analog und wird näher im Artikel „Chemisches Gleichgewicht" besprochen. Das Diagramm Figur 4 zeigt diese drei Kurven; ihr Schnittpunkt heißt der Tripelpunkt. Er liegt für Wasser bei —0,0075°. Die punktierten Teile, insbesondere der von III und von I, sind schwer realisierbar (vgl. S. 90).

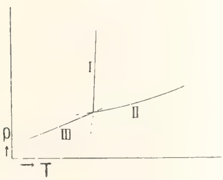


Fig. 4.

Endlich ist nochmals daran zu erinnern, daß Oberflächenerscheinungen (die hier gar nicht in Betracht gezogen worden sind) den Dampfdruck beeinflussen, insofern, als bei sehr kleinen Tropfen der Dampfdruck größer ist als bei großen Massen. Ueber diesen Einfluß der Tropfengröße ist schon gesprochen worden (vgl. S. 84 und 95).

Literatur. *Experimentelles:* **F. Kohlrausch,** *Lehrbuch der praktischen Physik. 11. Aufl. Leipzig 1910.* — **Ostwald-Luther,** *Hand- und Hilfsbuch zur Ausführung physikochemischer Messungen. Leipzig 1910.* — *Theoretisches:* **W. Ostwald,** *Lehrbuch der allgemeinen Chemie. Leipzig 1893 bis 1905.* — **J. H. van't Hoff,** *Vorlesungen über theoretische und physikalische Chemie. Braunschweig 1898 bis 1900.* — **Derselbe,** *Ansichten über die organische Chemie. Braunschweig 1878.* — **S. Smiles,** *Relations between chemical constitution and physical properties. London 1910.* — **H. Freundlich,** *Capillarchemie. Leipzig 1909.* — **V. Rothmund,** *Löslichkeit und Löslichkeitsbeeinflussung. Leipzig 1907.* — **J. P. Kuenen,** *Theorie der Verdampfung und Verflüssigung von Gemischen. Leipzig 1906.* — **A. Findlay,** *Einführung in die Phasenlehre. Leipzig 1907.* — **O. Sackur,** *Thermodynamik. Berlin 1912.*

K. Drucker.

Flüssigkeitsbewegung.

Vorbemerkung.

Die Lehre von der Flüssigkeitsbewegung ist, nachdem sie von den großen Mathematikern in der Mitte des 18. Jahrhunderts (Leonhard Euler, Daniel Bernoulli u. a.) begründet und sowohl nach der theore-

tischen, wie praktischen Seite ausgebaut worden ist, späterhin in zwei getrennte und sich fast ganz entfremdete Wissenschaften zerfallen, die „Hydrodynamik" der Mathematiker und die „Hydraulik" der Ingenieure. Erst in der neuesten Zeit setzen die Bestrebungen wieder stärker ein, durch mathematische Vertiefung der Hydraulik und durch Kritik der Hydrodynamik an Hand der Erfahrung beide Wissenszweige wieder zu vereinigen.

In dem vorliegenden Artikel ist der Versuch gemacht, das Gesamtgebiet von einheitlichen Gesichtspunkten aus darzustellen. Dabei ist aus Zweckmäßigkeitsgründen hier nur die volumbeständige Flüssigkeitsbewegung behandelt; die Bewegungen mit Volumänderung, bei denen auch thermische Vorgänge mitspielen, sind in dem Artikel „Gasbewegung" behandelt. Da die Bewegungen von Gasen, sobald die Höhenerstreckung der Räume klein ist gegen die Höhe der „homogenen Atmosphäre", und die Geschwindigkeit klein gegen die Schallgeschwindigkeit, ohne merkliche Volumenänderung verlaufen, so gehören diese Gasbewegungen ebenso wie die der „inkompressiblen" Flüssigkeiten in den Bereich des gegenwärtigen Artikels. Deshalb hat auch das Kapitel Luftwiderstand in diesem Artikel Aufnahme gefunden; nur der Luftwiderstand der Geschosse wird wegen der bei den hohen Geschwindigkeiten auftretenden Verdichtungen und Verdünnungen in dem Artikel „Gasbewegung" behandelt.

Bei der Eigenart des zu behandelnden Wissensgebietes ließen sich häufig größere mathematische Auseinandersetzungen nicht ganz vermeiden. Im systematischen Teil (I und II) sind die wichtigsten Gedanken mit tunlichster Beschränkung der mathematischen Entwickelungen in größerem Druck wiedergegeben; die feineren mathematischen Ausführungen sind in kleinem Druck wiedergegeben. Eine Reihe von wichtigen Bemerkungen ist an die Behandlung der ebenfalls kleingedruckten Beispiele angeknüpft worden. In den Einzelausführungen (III) ist die Darstellung nach Möglichkeit so gewählt, daß der Text auch ohne die Formeln verständlich ist, so daß auch der nicht mathematische Leser sich zurecht findet.

I. Kinematik der Flüssigkeiten.

1. Darstellungsmethoden. Die allgemeinste und vollständigste Methode, die Bewegung einer Flüssigkeit darzustellen, besteht darin, daß man für die einzelnen Flüssigkeitsteilchen, die man z. B. durch ihre Koordinaten zur Zeit des Bewegungsbeginnes voneinander unterscheiden kann, den zeitlichen Verlauf der Bewegung, wie auch den des Druckes und der Dichte, angibt. Dies kann in mathematischer Form dadurch geschehen, daß man die augenblicklichen Koordinaten der Flüssigkeitsteilchen sowie ihren Druck und ihre Dichte als Funktionen der Anfangskoordinaten oder sonst irgendwie gewählter „Flüssigkeitskoordinaten" angibt.

Gewöhnlich begnügt man sich aber mit einer einfacheren Darstellung. Man kümmert sich nicht um das Schicksal jedes einzelnen Teilchens, sondern gibt nur den zeitlichen Verlauf der Geschwindigkeit, des Druckes und der Dichte an jedem Raumpunkt an. Die Verhältnisse sind am einfachsten zu erfassen, wenn man zunächst ein Momentbild herausgreift: Man findet da an jedem Raumpunkt eine Geschwindigkeit von bestimmter (im allgemeinen von Punkt zu Punkt veränderlicher) Größe und Richtung vor. Die Anschauung von einer solchen räumlichen Geschwindigkeitsverteilung, einem „Geschwindigkeitsfeld", läßt sich verbessern, indem man die sogenannten „Stromlinien" hindurchzieht, d. h. Linien, deren Tangentenrichtung überall mit der Richtung der Geschwindigkeit der Flüssigkeitsströmung übereinstimmt.

Zieht man die Stromlinien, die durch die Punkte einer kleinen geschlossenen Kurve hindurchgehen, so erhält man, Stetigkeit vorausgesetzt, eine Röhre, die sogenannte Stromröhre. Den flüssigen Inhalt einer Stromröhre nennt man „Stromfaden". Da nach Voraussetzung die Strömung der Flüssigkeit immer in Richtung der Stromlinien erfolgt, kann durch die Wand der Stromröhre Flüssigkeit weder austreten noch eintreten; sie fließt demnach in der Stromröhre wie in einem festen Kanal, und es muß deshalb, Volumenbeständigkeit vorausgesetzt, durch jeden Querschnitt dieses Kanals in jedem Moment gleichviel Flüssigkeit hindurchströmen. Man kann sich nun den ganzen Raum in solche Stromröhren aufgeteilt denken und erhält dadurch ein sehr anschauliches Bild des augenblicklichen Zustandes der Strömung. Es ist allerdings zu betonen, daß diese Darstellung im allgemeinen nur auf ein Momentbild zutrifft; das Stromröhrenbild wird im allgemeinen im Laufe der Zeit immer andere Gestalten annehmen, und es werden deshalb die Bahnen, die die einzelnen Flüssigkeitsteilchen beschreiben, durchaus anders verlaufen können als das Momentbild der Stromlinien angibt.

Einfacher sind die Verhältnisse bei der sogenannten stationären Bewegung, d. h. bei einer solchen Bewegung, bei der die Geschwindigkeit an einem Punkte des Raumes

dauernd dieselbe bleibt. Hier haben auch die Stromröhren dauernde Gestalt, und es stimmen deshalb auch die Bahnen mit den Stromlinien überein.

Um die Darstellung weiter zu vereinfachen, beschränkt man sich häufig auf die Betrachtung eines einzigen Stromfadens. Dieses besonders von den Ingenieuren bevorzugte Verfahren ist vor allem da am Platze, wo es sich um Strömungsvorgänge in Rohrleitungen und Kanälen handelt. Man betrachtet entweder einen Stromfaden, der mittlere Verhältnisse aufweist, oder aber man betrachtet den ganzen Kanal als eine einzige Stromröhre und erhält dann Aussagen über die Mittelwerte der Geschwindigkeit in den einzelnen Kanalquerschnitten. Die Wirkung der Flüssigkeitsreibung, deren Berücksichtigung bei der strengen Behandlung fast unüberwindliche Schwierigkeiten bietet, läßt sich bei dieser vereinfachten „eindimensionalen" Darstellung den Ergebnissen der Versuche entsprechend summarisch berücksichtigen, was besonders für die praktische Anwendung von großer Bedeutung ist.

Das Gesamtgebiet der eindimensional behandelten Aufgaben wird heute unter dem Namen Hydraulik zusammengefaßt. Die mehrdimensionale Behandlung führt den Namen Hydrodynamik. Sie führt naturgemäß viel tiefer in das Verständnis der Strömungsvorgänge ein, erfordert aber zu ihrer Beherrschung umfassende mathematische Kenntnisse. Es ist dabei zu betonen, daß die mathematische Hydrodynamik ihre Aufgaben nur in einer stark idealisierten Form zu behandeln vermag. Insbesondere muß mit Rücksicht auf die Durchführbarkeit der Rechnungen meist auf die Berücksichtigung der Reibung verzichtet werden. Dies hat natürlich zur Folge, daß die Resultate nur in solchen Fällen Schlüsse auf die wirkliche Flüssigkeitsbewegung zulassen, in denen die Reibung von geringem Einfluß ist. Glücklicherweise weisen gerade die technisch wichtigsten Flüssigkeiten, Wasser und Luft, eine verhältnismäßig sehr geringe Reibung auf, so daß die für die „ideale reibungslose Flüssigkeit" gewonnenen Resultate der Hydrodynamik immerhin in vielen Fällen auf die wirklichen Flüssigkeiten angewandt werden können.

2. Kontinuität. Von dem im Abschnitt 1 besprochenen Momentbilde der Geschwindigkeitsverteilung ist zu fordern, daß es der Kontinuität genügt, d. h. es müssen sich die einzelnen Flüssigkeitsteilchen so nebeneinander her bewegen, wie es der Erhaltung ihres Volumens entspricht. Wenn das ganze Strömungsfeld bereits in der besprochenen Weise in einzelne Stromröhren aufgeteilt ist, dann ist leicht zu sehen, was die Kontinuitätsbedingung zu bedeuten hat. Wie erwähnt, strömt die Flüssigkeit in einer Stromröhre wie in einer festen Röhre. Die Forderung, daß jedes Flüssigkeitselement sein Volumen beibehält, läßt sich hier einfach so formulieren, daß durch jeden Querschnitt der Stromröhre in der gleichen Zeit gleichviel Flüssigkeitsvolumen durchtreten muß; denn eine Ungleichheit des durchströmenden Volumens zwischen zwei Querschnitten würde eine Anhäufung oder Verringerung der Flüssigkeitsmasse zwischen ihnen darstellen. Bedeutet w die Geschwindigkeit und F den Querschnitt der Stromröhre, so ist das in der Zeiteinheit durch den Querschnitt hindurchströmende Volumen $V = F \cdot w$, es ist also die auf alle Querschnitte der Stromröhre angewandte Gleichung

$$F \cdot w = \text{const} \qquad (1)$$

die Kontinuitätsgleichung für eine Stromröhre. Wird in der Hydraulik ein ganzer Kanal oder eine ganze Röhre als eine einzige Stromröhre betrachtet, so gilt Gleichung (1) ebenfalls, und zwar in der Weise, daß F den Querschnitt des ganzen Kanals und w den Mittelwert der Geschwindigkeit in diesem Querschnitt darstellt.

Um die Kontinuitätsgleichung der mathematischen Hydrodynamik zu erhalten, betrachtet man ein Raumelement dx.dy.dz, und fordert, daß durch seine Seitenflächen ebensoviel Flüssigkeit eintritt als austritt. Sind u, v, w die Geschwindigkeitskomponenten in Richtung der Koordinatenachsen X, Y, Z, so strömt, wenn man

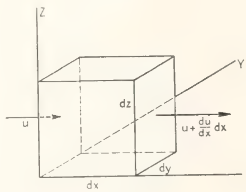


Fig. 1.

zunächst nur die X-Komponente betrachtet, in der X-Richtung mehr aus als ein (vgl. Fig. 1)

$$dy.dz\,\left(u + \frac{\partial u}{\partial x}dx\right) - dy.dz.u = dx.dy.dz.\frac{\partial u}{\partial x}.$$

Aehnliche Beträge liefern die Y- und Z-Richtung. Die Bedingung, daß im ganzen ebensoviel ausströmt, als einströmt, erhält demnach die Form:

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0 \qquad (2)$$

Anmerkung: Die Größe $\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z}$ wird Divergenz der Geschwindigkeit genannt.

Grenzt die Flüssigkeit gegen einen festen Körper oder gegen eine andere Flüssigkeit, so fordert die Kontinuität, daß die zur Grenzfläche senkrechte Geschwindigkeitskomponente auf beiden Seiten der Grenze dieselbe ist. Ist die Grenzfläche in Ruhe, so muß die Geschwindigkeitskomponente senkrecht zur Grenzfläche gleich Null sein, die Bewegung also in einem Vorbeigleiten parallel der Grenzfläche bestehen.

3. **Drehbewegung und Drehungsfreiheit.** Ein kinematischer Begriff, der weniger einfach zu fassen ist, als der der Kontinuität, dem darum aber nicht geringere Wichtigkeit zukommt, ist die Drehung des Flüssigkeitselementes. Sie kann definiert werden als der Mittelwert der Winkelgeschwindigkeiten, mit denen die Teilchen einer in der Flüssigkeit abgegrenzten kleinen Kugel um deren Mittelpunkt umlaufen. Eine mathematische Untersuchung zeigt, daß es genügt, die Mittelwerte von drei aufeinander senkrechten Richtungen zu nehmen. Zu einer vollständigen Aussage über die Drehung eines Flüssigkeitselementes ist neben einer Aussage über die Größe der Drehung auch eine solche über die Richtung ihrer Achse erforderlich. Die Drehung ist also ein Vektor.

Die Komponenten der mittleren Drehung sind für die drei Koordinatenachsen gesondert zu berechnen. Die Drehung um die X-Achse q_x wird erhalten aus der Z-Bewegung der Teilchen

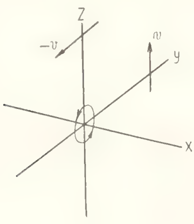


Fig. 2.

auf der Y-Achse und der Y-Bewegung der Teilchen auf der Z-Achse. Es ergibt sich also (vgl. Fig. 2)

$$q_x = \frac{1}{2}\left(\frac{\partial w}{\partial y} - \frac{\partial v}{\partial z}\right).$$

Für die anderen Koordinatenachsen ist entsprechend

$$(3) \qquad \left. \begin{aligned} q_y &= \frac{1}{2}\left(\frac{\partial u}{\partial z} - \frac{\partial w}{\partial x}\right) \\ q_z &= \frac{1}{2}\left(\frac{\partial v}{\partial x} - \frac{\partial u}{\partial y}\right) \end{aligned} \right\}$$

Der volle Betrag der Drehung, dessen Doppeltes man auch Rotation (englisch: curl) von w nennt, wird als Vektorsumme der drei Komponenten (nach dem Kräfteparallelogramm) erhalten.

In der Dynamik der reibungsfreien Flüssigkeit spielt der Fall der **Drehungsfreiheit** eine besondere Rolle. Ihm entsprechen, wie leicht zu sehen, die Gleichungen

$$q_x = q_y = q_z = 0,$$

oder

$$\frac{\partial w}{\partial y} = \frac{\partial v}{\partial z}; \quad \frac{\partial u}{\partial z} = \frac{\partial w}{\partial x}; \quad \frac{\partial v}{\partial x} = \frac{\partial u}{\partial y}.$$

Diese Gleichungen werden identisch erfüllt, wenn man die drei Geschwindigkeitskomponenten u, v, w durch die Beziehungen

$$u = \frac{\partial \Phi}{\partial x}; \; v = \frac{\partial \Phi}{\partial y}; \; w = \frac{\partial \Phi}{\partial z} \qquad (4)$$

aus einem Potential Φ ableitet. Man nennt deshalb die drehungsfreie Bewegung auch „Potentialbewegung". Für die mathematische Behandlung ist es natürlich ein Vorteil, statt drei Funktionen nur eine angeben zu müssen. Die Flächen $\Phi = \text{const}$ stehen überall senkrecht zu den Stromlinien.

Von dem Bewegungszustand der drehenden Bewegung kann man sich ein zutreffendes Bild machen, indem man für jede Stelle des Raumes die Richtung der Drehachse ermittelt und nun diese Richtungen in derselben Weise durch Linien verbindet, wie das früher bei den Stromlinien geschehen ist. Für die so erhaltenen „Drehungslinien" oder „Wirbellinien" wird bewiesen, daß sie genau dieselben geometrischen Eigenschaften haben wie die Stromlinien einer volumbeständigen Flüssigkeit (die Divergenz der Rotation ist nach einem geometrischen Satz immer gleich Null). Die durch eine kleine geschlossene Kurve hindurchgezogenen Wirbellinien schließen sich zu einer „Wirbelröhre" zusammen; der flüssige Inhalt der Wirbelröhre wird **Wirbelfaden** genannt. Bedeutet q die Stärke der Drehung und F den Querschnitt, so ist das Produkt q . F konstant in der ganzen Erstreckung der Wirbelröhre. Es ergibt sich hieraus auch, daß eine Wirbelröhre in der Flüssigkeit nirgends endigen kann, es sei denn an den Grenzen der Flüssigkeit.

Das doppelte Produkt von Winkelgeschwindigkeit und Querschnitt, 2 q.F, wird **Wirbelstärke** genannt.

Mit der Wirbelstärke steht in engem Zusammenhang der Begriff der **Zirkulation**. Man erhält diese, wenn man längs einer geschlossenen Kurve jedes Linienelement multipliziert mit der Geschwindigkeitskomponente, die in die Richtung dieses Linienelementes fällt, und dann diese Produkte alle summiert (integriert).

Der Wert dieses „Linienintegrals“, eben die Zirkulation (Γ), ist nun gleich der algebraischen Summe der Wirbelstärken derjenigen Wirbelröhren, die von der geschlossenen Kurve umschlungen werden.

Ist in einer im übrigen drehungsfreien Flüssigkeit ein Wirbelfaden vorhanden, so ist die Zirkulation für alle den Wirbelfaden umschlingenden geschlossenen Linien gleich der Stärke des Wirbelfadens, für alle ihn nicht umschlingenden Linien gleich Null. (Für einen geraden Wirbelfaden ergibt sich hieraus leicht, daß die von dem Wirbelfaden verursachte Geschwindigkeit im Abstande r von der Wirbelachse umgekehrt proportional r, nämlich gleich $\frac{\Gamma}{2\pi r}$ ist.)

Für einen solchen Wirbelfaden in einer drehungsfreien Flüssigkeit besteht eine vollkommene Analogie zu dem Biot-Savartschen Gesetz der Elektrodynamik. Dem stromdurchflossenen Leiter entspricht der Wirbelfaden und der Stärke des magnetischen Feldes die Strömungsgeschwindigkeit. Jedes Element des Wirbelfadens liefert zur Strömungsgeschwindigkeit einen Beitrag von der Größe $\frac{\Gamma \sin \alpha \, ds}{r^2}$ senkrecht zu ds und r (vgl. Fig. 3).

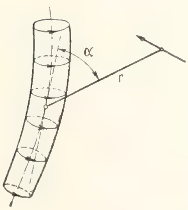


Fig. 3.

Anmerkung: Bei der Potentialbewegung bedeutet das Linienintegral zwischen zwei Punkten nichts anderes als den Unterschied der Potentiale in diesen Punkten:

$$\int_1^2 w_s \, ds = \Phi_2 - \Phi_1;$$

es ist deshalb hier für geschlossene Linien gleich Null. Ausnahmen kommen bei den mehrdeutigen Potentialen vor, die viel Aehnlichkeit mit den Wirbelbewegungen haben (vgl. II, 2e).

Als ein weiteres Beispiel der Drehbewegung kommen die unstetigen Flüssigkeitsbewegungen in Betracht, wie sie in der Theorie der reibungsfreien Flüssigkeit betrachtet werden. Bei diesen Bewegungen bestehen in der Flüssigkeit Trennungsflächen, auf deren beiden Seiten die Flüssigkeit verschiedene Geschwindigkeiten hat. Man kann dieses Uebereinanderweggleiten der beiden Flüssigkeitsteile auffassen als die Wirkung von dicht nebeneinanderliegenden Wirbelfäden, welche die Flüssigkeit in der Richtung senkrecht zur Geschwindigkeitsdifferenz durchziehen (vgl. die Fig. 4).

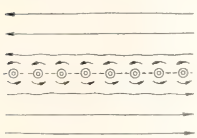


Fig. 4.

4. Beschleunigung. Die Berechnung der Beschleunigung in einer strömenden Flüssigkeit ist eine wichtige Voraufgabe für die dynamischen Untersuchungen. Bei einer stationären Flüssigkeitsbewegung entsteht eine Beschleunigung der einzelnen Flüssigkeitsteilchen dadurch, daß sie durch ihre Bewegung an Orte gelangen, wo die die Geschwindigkeit anders ist, als an dem bisherigen Ort. Teilt man die Beschleunigung in eine longitudinale und eine transversale Komponente, so erhält man zunächst für die erstere, indem man die Veränderung der Geschwindigkeit längs einer Stromlinie betrachtet (ds sei das Linienelement auf der Stromlinie):

$$\frac{dw}{dt} = \frac{\partial w}{\partial s} \cdot \frac{ds}{dt};$$

da aber $\frac{ds}{dt}$ nichts anderes ist als die Geschwindigkeit w, so wird

$$\frac{dw}{dt} = w \frac{\partial w}{\partial s} = \frac{\partial}{\partial s}\left(\frac{w^2}{2}\right).$$

Der transversale Anteil der Beschleunigung ist nichts anderes als eine Zentripetalbeschleunigung. Ist r der Krümmungsradius der Stromlinie, so ist ihr Betrag gleich $\frac{w^2}{r}$. Ist die Strömung nicht stationär, so resultiert aus ihrer zeitlichen Veränderung ein weiterer Beitrag zur Beschleunigung; er ist gleich der zeitlichen Aenderung, die die Geschwindigkeit an ein und demselben Orte erfährt.

Der vollständige Ausdruck der Beschleunigung in kartesischen Koordinaten ist nach Euler

$$\left.\begin{aligned} \frac{Du}{dt} &= \frac{\partial u}{\partial t} + u\frac{\partial u}{\partial x} + v\frac{\partial u}{\partial y} + w\frac{\partial u}{\partial z} \\ \frac{Dv}{dt} &= \frac{\partial v}{\partial t} + u\frac{\partial v}{\partial x} + v\frac{\partial v}{\partial y} + w\frac{\partial v}{\partial z} \\ \frac{Dw}{dt} &= \frac{\partial w}{\partial t} + u\frac{\partial w}{\partial x} + v\frac{\partial w}{\partial y} + w\frac{\partial w}{\partial z} \end{aligned}\right\} \quad (5)$$

Anmerkung: Der Ausdruck $\frac{\partial u}{\partial t}$ heißt lokaler Differentialquotient, weil er die Veränderung bei festgehaltenem Orte wiedergibt. Die Glieder $u\frac{\partial u}{\partial x}$, $v\frac{\partial u}{\partial y}$ usw. nennt man konvektive Glieder, weil sie die Aenderung angeben, die von der Ortsveränderung (Konvektion) herrühren. Die Summe von beiden, $\frac{Du}{dt}$, wird substantieller Differentialquotient genannt, weil er die Aenderung angibt, die ein bestimmtes Teilchen der Substanz bei seiner Bewegung erfährt.

II. Dynamik.

1. Druckgleichung. Das Fundament der Dynamik ist die Gleichung

Kraft = Masse × Beschleunigung.

Als Kräfte kommen für die Flüssigkeiten in Betracht 1. Massenkräfte, wie z. B. die Schwerkraft, 2. Druckunterschiede, 3. Reibungskräfte.

Die Berücksichtigung der letzteren bereitet häufig sehr große mathematische Schwierigkeiten und ist im übrigen in vielen Fällen wegen der Kleinheit der Reibungskräfte ohne Belang.

Zur Berechnung der longitudinalen Beschleunigung, die vor allem von Wichtigkeit ist, wird nun in der Flüssigkeit ein Zylinderchen von der Länge ds und dem Querschnitt dF abgegrenzt, dessen Achse der Strömungsgeschwindigkeit parallel ist (Fig. 5). Ist ϱ die Dichte, d. h. die Masse

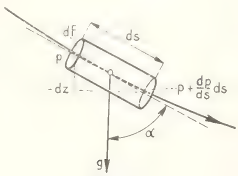


Fig. 5.

der Volumeneinheit, so ist die Masse des Teilchens $dm = \varrho \, . \, dF \, . \, ds$. Auf das Teilchen wirken nun die folgenden Kräfte:

Erstens ein Druckunterschied. An dem stromaufwärts gelegenen Ende des Zylinderchens habe der Druck den Wert p, er wirkt dann auf die dortige Endfläche dF mit einer Kraft $p \, . \, dF$; an dem stromabwärts gelegenen Ende hat der Druck einen etwas veränderten Wert $p + \frac{\partial p}{\partial s} ds$, so daß sich also die resultierende Kraft aus den Drücken zu

$$p \, dF - (p + \frac{\partial p}{\partial s} ds) \, dF = - \frac{\partial p}{\partial s} . ds \, dF$$

ergibt. Auf die Flüssigkeit wirkt ferner eine Massenkraft, deren Wirkung auf die Masseneinheit genommen g sei; schließt die Massenkraft mit der Richtung der Stromlinie einen Winkel α ein, so ergibt sich in der Richtung der Bewegung eine Kraft $\varrho \, dF \, ds \, . \, g \cos \alpha$.

Aus der Gleichung:
Beschleunigung = Kraft : Masse wird nun

$$\frac{dw}{dt} = - \frac{1}{\varrho} \frac{\partial p}{\partial s} + g \cos \alpha .$$

Für stationäre Bewegungen ist

$$\frac{dw}{dt} = \frac{\partial}{\partial s} \left(\frac{w^2}{2} \right);$$

führt man ferner unter der meist zutreffenden Voraussetzung, daß als alleinige Massenkraft die Schwerkraft wirkt, g also räumlich und zeitlich konstant ist, für $\cos \alpha - \frac{\partial z}{\partial s}$ ein (vgl. Fig. 6), so sind

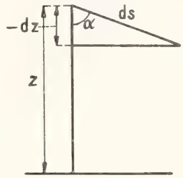


Fig. 6.

sämtliche Glieder Differentialquotienten nach s, und man kann deshalb die Gleichung längs einer Stromlinie integrieren. Man erhält so die Gleichung

$$\frac{w^2}{2} + \frac{p}{\varrho} + g z = \text{const.} \qquad (6)$$

Diese Gleichung wird **Bernoullische Gleichung** oder auch „**Druckgleichung**" genannt und bildet die Hauptgleichung für die eindimensionale Behandlung in der Hydraulik. Sie ist aber auch für die ganze Hydrodynamik von fundamentaler Bedeutung. Dividiert man alle Glieder der Gleichung mit g, so bekommen alle Glieder die Dimension einer Länge und erhalten dadurch besonders anschauliche Bedeutung. Wenn man noch beachtet, daß $\varrho g = \gamma$ das Gewicht der Volumeneinheit ist, so ergibt sich folgende Form für die **Bernoulli**sche Gleichung:

$$\frac{w^2}{2g} + \frac{p}{\gamma} + z = \text{const.} \qquad (6a)$$

Das erste Glied $\frac{w^2}{2g}$, die Geschwindigkeitshöhe genannt, ist aus den Fallgesetzen bekannt. Sie ist diejenige Höhe, aus der ein Körper herabfallen muß, um die Geschwindigkeit w durch den freien Fall zu erlangen, und ist auch gleichzeitig diejenige Höhe, zu der ein Körper ansteigen kann, wenn er mit der Geschwindigkeit w senkrecht aufwärts geworfen wird. Das zweite Glied $\frac{p}{\gamma}$, Druckhöhe genannt, ist aus der Hydrostatik als diejenige Höhe bekannt, die eine Flüssigkeitssäule haben muß, um durch ihr Gewicht den Druck p zu erzeugen. Der dritte Summand, die Ortshöhe, ist die Höhe des betrachteten Punktes über einer irgendwie festgesetzten Horizontalebene.

Nach der **Bernoulli**schen Gleichung ist also die Summe der drei Höhen in der ganzen Erstreckung einer Stromlinie konstant. Der Wert der Konstanten kann dabei von Strom-

linie zu Stromlinie verschieden sein, und ist es insbesondere, wenn die Stromlinien verschiedenen Ursprung haben. Kommen alle Stromlinien aus einem Raum, in dem statische Verhältnisse (das ist Ruhe oder gleichförmige Bewegung) herrschen, so ist die Konstante für alle Stromfäden dieselbe, es gilt also die Bernoullische Gleichung einheitlich für das ganze Gebiet. Dieser besondere Zustand ist identisch mit der im nächsten Abschnitt behandelten Potentialbewegung.

Im Falle der Hydrostatik $\left(\frac{w^2}{2g} = 0\right)$ würde sein $\frac{p'}{\gamma} + z = \text{const.}$ Führt man die Differenz $p^* = p - p'$ ein, d. h. beachtet man nur den Betrag, um den sich der Druck im Falle der Bewegung von dem im Falle der Ruhe unterscheidet, so gilt demnach hierfür die Beziehung:

$$\frac{w^2}{2g} + \frac{p^*}{\gamma} = \text{const.}$$

Durch diesen Kunstgriff erscheint die Wirkung der Massenkraft (Schwere) ausgeschaltet. Tatsächlich erfolgt auch die Bewegung im Innern einer Flüssigkeit (da die Flüssigkeitsteilchen durch den hydrostatischen Druck ausbalanziert sind) gerade so, als ob die Schwerkraft nicht auf sie wirkte. Die Wirkungen der Schwerkraft sind dagegen nicht zu vernachlässigen bei der Bewegung einer freien Flüssigkeitsoberfläche, bezw. bei der einer Grenzfläche zwischen zwei Flüssigkeiten von verschiedener Dichte. Hier ist die Schwere geradezu bestimmend für die Bewegung. Im folgenden soll, wo überall es angängig ist, einfachheitshalber die Wirkung der Schwere außer Betracht gelassen werden.

Die Druckunterschiede quer zur Strömungsrichtung regeln sich nach der Transversalbeschleunigung der Flüssigkeit; es ist, wie sich leicht ergibt, ein Druckanstieg von der Größe

$$\frac{\partial p}{\partial s'} = \varrho \frac{w^2}{r}$$

in der Richtung der äußeren Hauptnormale der Stromlinie vorhanden. Ist die Stromlinie gerade, so kann kein Druckunterschied quer zur Stromlinie vorhanden sein.

Der Zusammenhang der Druckverteilung mit der Geschwindigkeitsverteilung ergibt sich demnach bei stationärer Bewegung so, daß der Druck unter sonst gleichen Umständen um so kleiner ist, je größer die Geschwindigkeit, und daß er seinen größten Wert da erhält, wo die Geschwindigkeit gleich Null ist. Einer Geschwindigkeitszunahme in der Stromrichtung entspricht ein Druckabfall (er dient zur Beschleunigung), einer Geschwindigkeitsabnahme ein Druckanstieg (erzeugt durch die Trägheitswirkung der Verzögerung). Quer zur Stromlinie ist ein Druckabfall nach der konkaven Seite der Stromlinie, ein Anstieg nach der konvexen Seite vorhanden. Ist die Strömung nicht stationär, so ist eine Steigerung der Geschwindigkeit mit einem Druckabfall in der Strömungsrichtung, eine Verlangsamung mit einem Druckanstieg verbunden.

Einige einfache Beispiele:

a) Ausfluß aus einem Gefäß unter dem Einfluß der Schwere (Fig. 7). Die Stromlinien stehen bei A unter dem Atmosphärendruck p_0, bei B (wegen der Parallelbewegung im Strahl) ebenso; es ist also (wenn die Geschwindigkeit bei A vernachlässigbar klein ist):

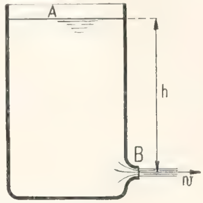


Fig. 7.

$$\frac{w^2}{2g} = z_A - z_B = h, \text{ oder } w = \sqrt{2gh}$$

(Torricellisches Theorem).

b) Ausfluß unter einem Ueberdruck im Gefäß (Fig. 8). Herrscht innen der Druck p_1, außen p_2, so ist

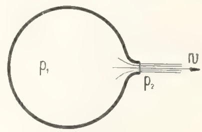


Fig. 8.

$$\frac{w^2}{2} = \frac{p_1}{\varrho} - \frac{p_2}{\varrho},$$

$$\text{oder } w = \sqrt{\frac{2(p_1 - p_2)}{\varrho}} = \sqrt{\frac{2g(p_1 - p_2)}{\gamma}}$$

c) Befindet sich in einer gleichförmigen Flüssigkeitsströmung (Geschwindigkeit w_0) ein Hindernis, so bildet sich an irgendeiner Stelle der vorderen Seite des Hindernisses eine Stauung aus, innerhalb deren sich die Strömung nach allen Richtungen zerteilt (s. Fig. 9). In der Mitte dieser Stauung, im „Staupunkt", ist die Geschwindigkeit relativ zum Hindernis gleich Null. Der Druck p_1 im Staupunkt ist demnach, wenn p_0 der Druck der ungestörten Flüssigkeit ist, wegen

$$\frac{p_1}{\varrho} + 0 = \frac{p_0}{\varrho} + \frac{w_0^2}{2}$$

$$p_1 = p_0 + \varrho \frac{w_0^2}{2}.$$

Diese Beziehung wird zur Messung von Strömungsgeschwindigkeiten benutzt, vgl. Anhang b).

2. Eulersche Gleichungen. Potentialbewegung. In der mathematischen Theorie der reibungslosen Flüssigkeit wird das Grundgesetz der Dynamik: „Masse × Beschleunigung = resultierende Kraft" durch die von

Leonhard Euler aufgestellten Gleichungen zum Ausdruck gebracht. Ist p der Druck, ϱ die Dichte, und sind X, Y, Z die Komponenten der Massenkraft g, so werden die Beschleunigungen in den drei Koordinatenrichtungen (vgl. I, 4)

$$
(7)\qquad \left.\begin{aligned}
\frac{Du}{dt} &= -\frac{1}{\varrho}\frac{\partial p}{\partial x} + X \\
\frac{Dv}{dt} &= -\frac{1}{\varrho}\frac{\partial p}{\partial y} + Y \\
\frac{Dw}{dt} &= -\frac{1}{\varrho}\frac{\partial p}{\partial z} + Z
\end{aligned}\right|
$$

Diese Gleichungen bilden zusammen mit der Kontinuitätsgleichung die vollständige mathematische Definition der idealen reibungsfreien Flüssigkeit.

Sehr wichtig ist nun der Satz von Lagrange, daß eine ideale homogene Flüssigkeit, wenn sie keine Drehung (vgl. I, 3) besitzt, unter der Wirkung von Druckkräften und von drehungsfreien Massenkräften niemals eine Drehung erlangen kann (die hauptsächlichste Massenkraft, die Erdschwere, ist bekanntlich immer drehungsfrei, besitzt ein Potential). Bewegungen aus der Ruhe heraus sind demnach immer drehungsfrei.

Nach I, 3 läßt sich die Strömung in solchen Fällen immer durch ein Potential Φ darstellen, was eine außerordentliche Vereinfachung der Aufgabe ist. Damit durch ein solches Potential eine mögliche Flüssigkeitsbewegung dargestellt wird, ist nur erforderlich, daß die aus dem Potential abgeleiteten Geschwindigkeiten der Kontinuität genügen. Die mathematische Bedingung hierfür ist:

$$
(8)\qquad \frac{\partial^2\Phi}{\partial x^2} + \frac{\partial^2\Phi}{\partial y^2} + \frac{\partial^2\Phi}{\partial z^2} = 0.
$$

Ein Gewinn dieser Darstellung, den man nicht hoch genug einschätzen kann, ist darin zu sehen, daß man wegen des linearen Charakters der Gleichung durch Addition von zwei beliebigen Lösungen Φ_1 und Φ_2 immer wieder neue Lösungen gewinnen kann. (Bei den Bewegungen mit Drehung ist dies nicht mehr der Fall.)

Sind bei einer Flüssigkeitsströmung die Geschwindigkeiten überall parallel zu einer Ebene, und ist die Strömung in senkrecht übereinanderliegenden Punkten aller Parallelebenen dieselbe, so spricht man von einer „ebenen Strömung".

Zur Darstellung einer ebenen Strömung genügen zwei Koordinaten x und y. Das Strömungspotential muß hier der Gleichung

$$
\frac{\partial^2\Phi}{\partial x^2} + \frac{\partial^2\Phi}{\partial y^2} = 0
$$

genügen. Für diese Gleichung kennt man sehr viele Lösungen, indem nämlich sowohl der reelle wie auch der imaginäre Teil einer jeden analytischen Funktion der komplexen Größe $x+iy$ eine Lösung darstellt. Schreibt man $\Phi + i\Psi = f(x+iy)$, so ist, wenn Φ als Potential genommen wird, Ψ die sogenannte „Stromfunktion". Diese ist der zwischen dem jeweils betrachteten Punkte und einem festen Punkte ($\Psi = 0$) in der Zeiteinheit hindurchströmenden Flüssigkeitsmenge proportional; die Linien $\Psi =$ const. sind deshalb Stromlinien. Durch die große Beweglichkeit dieser mathematischen Methode hat man bei der ebenen Strömung eine große Reihe schwieriger Aufgaben erledigen können, deren Durchführung bei der räumlichen Strömung unüberwindliche Hindernisse entgegenstehen.

Aus den Eulerschen Gleichungen ergibt sich für die drehungsfreie Bewegung durch Integration die „Druckgleichung" in der Form:

$$
\frac{\partial\Phi}{\partial t} + \frac{1}{2}(u^2 + v^2 + w^2) + \frac{p}{\varrho} - U = f(t).
$$

U ist hierbei die Kräftefunktion der Massenkraft (im Fall der Erdschwere $= -gz$); f(t) ist eine willkürliche Funktion der Zeit, die ausdrückt, daß durch Einwirkungen auf die Oberfläche der Flüssigkeit der Druck im ganzen Raume gleichzeitig um willkürliche Beträge geändert werden kann.

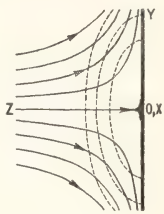


Fig. 9.

Beispiele: a) Bewegung um einen Staupunkt: Es sei $\Phi = a\left(\frac{1}{2}(x^2 + y^2) - z^2\right)$, so ist $u = ax$, $v = ay$, $w = -2az$. Die Stromlinien sind kubische Hyperbeln (vgl. Fig. 9). Es ist, wie es sein muß:

$$
\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0.
$$

Ist die Bewegung stationär, so ist der Druck konstant auf Ellipsoiden: $x^2 + y^2 + 4z^2 =$ const.

b) Quellen und Senken. Dem Potential $\Phi = \pm\frac{c}{r}$ (r = Entfernung von einem festen Punkte O) entspricht ein Abströmen von dem Punkt O, in der Richtung des Radius (oder ein Zuströmen) mit Geschwindigkeiten $\pm\frac{c}{r^2}$, wie es dem Entstehen oder Verschwinden von Flüssigkeit im Punkte O entspricht; die in der Zeiteinheit entstehende oder verschwindende Flüssigkeitsmenge ist $= 4\pi c$. Diese Lösung ist sehr vielseitig zu verwenden, auch da, wo es sich nicht, wie bei der Bewegung um eine sich aufblähende oder zusammenziehende Kugel (vgl. III 3d), um ein wirkliches Entstehen oder Verschwinden von Volumen handelt.

Bewegt sich ein stabförmiger Körper in der Flüssigkeit mit der Geschwindigkeit V vorwärts, so wird an seinem vorderen Ende Flüssigkeit verdrängt, an seinem hinteren Ende fließt sie in dem freigeschlossenen Raume zusammen (vgl. Fig. 10). Eine Flüssigkeitsbewegung, die

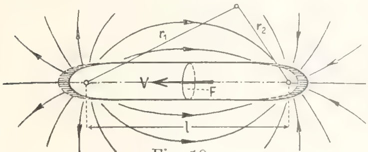


Fig. 10.

diesen Verhältnissen Rechnung trägt, wird in der Tat erhalten, wenn man

$$\Phi = c\left(\frac{1}{r_2} - \frac{1}{r_1}\right)$$

setzt, wo $c = \frac{FV}{4\pi}$ ist (F = Querschnitt des Stabes). Betrachtet man diese Bewegung, die zunächst wegen der mit dem Körper vorrückenden Geschwindigkeitsverteilung nicht stationär ist, von einem Punkt aus, der sich mit dem Körper bewegt, so erhält man eine stationäre Bewegung,

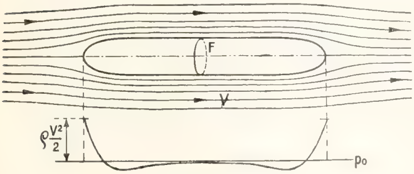


Fig. 11.

für die der Körper in Ruhe ist, und der Flüssigkeitsstrom an dem Körper vorbeigleitet. Mathematisch wird $\Phi' = Vx + \Phi$ diese Strömung darstellen. Ihre Stromlinien sind in Figur 11 wiedergegeben. An Hand der Druckgleichung überzeugt man sich, daß der Druck dem in der Figur gezeichneten Verlauf entspricht.

c) Bewegung einer Kugel. Für eine Kugel vom Radius a, die sich mit der gleichförmigen oder beliebig ungleichförmigen Geschwindigkeit V in der Richtung der negativen X-Achse bewegt, ist $\Phi = V.\frac{a^3 x}{2r^3}$, wobei $r = \sqrt{x^2+y^2+z^2}$ ist; für eine ruhende Kugel in einer mit der Geschwindigkeit V strömenden Flüssigkeit ist $\Phi = Vx\left(1 + \frac{a^3}{2r^3}\right)$. An der Kugeloberfläche erfolgt die Strömung längs den Meridianen, die Geschwindigkeit ist $w_t = \frac{3}{2} V \sin\varphi$; sie ist also am Aequator am größten, nämlich $\frac{3}{2}V$; die beiden Pole sind Stau-

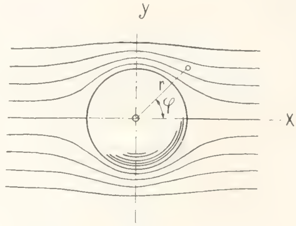


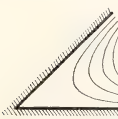
Fig. 12.

punkte. Der Druck ist, gleichförmige Bewegung vorausgesetzt, an den Polen um $\frac{1}{2}\varrho V^2$ größer, am Aequator um $\frac{5}{8}\varrho V^2$ kleiner als in der ungestörten Flüssigkeit.

d) Ebene Bewegung. Als Beispiele für die ebene Strömung mögen die folgenden angeführt werden, die die Beweglichkeit der komplexen Methode deutlich erweisen. Grenzen zwei ebene Wände unter einem Winkel α aneinander, so wird das komplexe Potential $Z = \Phi + i\Psi$, wenn $x + iy = z$ gesetzt wird, $Z = A.z^{\frac{\pi}{\alpha}}$ (vgl. die Figuren 13 bis 17).

Die Geschwindigkeit in der Ecke ist für $\alpha < \pi$ Null, für $\alpha > \pi$ unendlich.

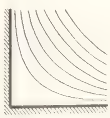
Die Strömung um einen Kreiszylinder vom Radius a wird gegeben durch $Z = V\left(z + \frac{a^2}{z}\right)$. Da man nach den Methoden der Funktionentheorie eine große Anzahl geometrischer Figuren auf



$\alpha = \frac{\pi}{4}$

$Z = A\cdot z^4$

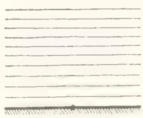
Fig. 13.



$\alpha = \frac{\pi}{2}$

$Z = A\cdot z^2$

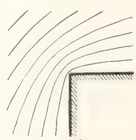
Fig. 14.



$\alpha = \pi$

$Z = A\cdot z$

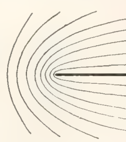
Fig. 15.



$\alpha = \frac{3}{2}\pi$

$Z = A\cdot\sqrt[3]{z^2}$

Fig. 16.



$\alpha = 2\pi$

$Z = A\cdot\sqrt{z}$

Fig. 17.

den Kreis „abbilden“ kann, und durch dieses Abbildungsverfahren sich Potential und Stromlinien der drehungsfreien Bewegung richtig mit abbilden, lassen sich die Potentialbewegungen für Umströmung einer großen Anzahl von Zylindern berechnen, die solche Figuren zum Grundriß haben.

Anmerkung: Bei dieser Abbildung entspricht jedem Punkt der ursprünglichen Ebene ein Punkt der abgebildeten und daher jeder Linie wieder eine Linie. Die kleinsten Teile der Figuren werden geometrisch ähnlich abgebildet, daher der Name konforme oder winkeltreue Abbildung.

e) Potentialbewegung mit Zirkulation. Ein besonderes Interesse beanspruchen Bewegungen von der Art der bereits in I, 3 angedeuteten drehungsfreien Umlaufsbewegungen. Man erhält eine Strömung in konzentrischen Kreisen mit Geschwindigkeiten $w = \frac{c}{r}$, durch das in Polarkoordinaten (r und φ) ausgedrückte Potential $\Phi = c\varphi$ (in komplexer Form: $Z = -ic \ln z$) (vgl. Fig. 18). Daß die Bewegung ein Umlaufen der Flüssigkeit in konzentrische Bahnen (einen Wirbel) darstellt, widerspricht keineswegs der Drehungsfreiheit. Denn die Aussage, daß die Bewegung drehungsfrei ist, bezieht sich nur auf den augenblicklichen Bewegungszustand jedes Flüssigkeitsteilchens.

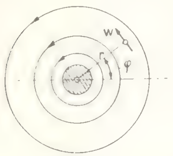


Fig. 18.

Anmerkung: Der Bewegungszustand unterscheidet sich von der gewöhnlichen Potentialbewegung allerdings dadurch, daß die Zirkulation hier nicht Null ist; sie ist für einen Kreis $\Gamma = w \cdot 2\pi r = 2\pi c$; den gleichen Wert hat sie für alle beliebigen, die Achse einmal umschlingenden Linien; er entspricht dem Zuwachs des hier vieldeutigen Potentials bei einem Umlauf.

Die Umlaufbewegung, die in dieser Weise um einen Kreis vom Radius a vor sich geht, läßt sich durch das in d) erwähnte Abbildungsverfahren auf beliebige andere Zylinder übertragen. Durch Kombination der in d) und e) beschriebenen Strömungen erhält man Strömungen, die für das Verständnis der Verhältnisse an einer Aeroplanfläche von Wichtigkeit sind. Die Figuren 19 bis 21 geben hiervon ein Beispiel.

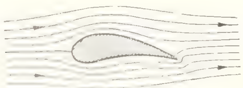


Fig. 19. Gewöhnliche Potentialströmung.



Fig. 20. Zirkulationsströmung.

f) Unstetige Potentialbewegung (Bewegung mit Trennungsflächen). In der theoretischen Hydrodynamik werden — nach

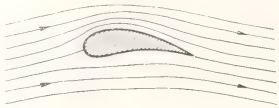


Fig. 21. Kombinierte Strömung.

dem Vorgange von Helmholtz — Bewegungen betrachtet, bei denen längs einer „Trennungsfläche" (vgl. I, 3) Flüssigkeitsteile mit endlich verschiedenen Geschwindigkeiten aneinander grenzen. Rechnerisch durchführbar sind in der Hauptsache nur ebene Strömungen, und bei diesen sind, von Wellenbewegungen (III, 1) abgesehen, fast nur solche Fälle behandelt, bei denen die Flüssigkeit auf der einen Seite der Trennungsfläche in Ruhe ist. Die Druckgleichung liefert hier sofort das Resultat, daß dann auf der anderen Seite der Trennungsfläche die Geschwindigkeit konstant ist. In solchen Fällen verhilft der Umstand zur Lösung, daß das Geschwindigkeitsbild (d. h. eine Auftragung der zu den einzelnen Flüssigkeitsteilchen gehörigen Geschwindigkeitsvektoren, auch Hodograph genannt) bei der komplexen Methode als eine konforme Abbildung des Strömungsbildes aufgefaßt werden kann. Es sind wesentlich solche Aufgaben gelöst worden, bei denen die Grenzen des Flüssigkeitsstromes zum Teil aus ebenen Wänden bestehen, bei denen die Richtung der Geschwindigkeit vorgegeben ist, zum anderen Teil aus „freien Grenzen", bei denen die Größe der Geschwindigkeit vorgeschrieben ist. Der Hodograph hat dann immer einen Kreissektor zum Umriß. Zwei Haupttypen solcher Strömungen sind „Flüssigkeitsstrahlen", die sich beim Ausströmen von Flüssigkeit zwischen zwei ebenen Wänden bilden, und Umströmung von Platten mit einem hinter den Platten befindlichen „Totwasser", vgl. Figur 22 und 23.

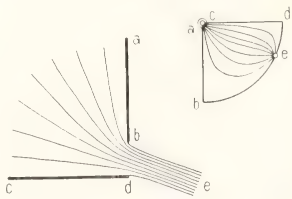


Fig. 22.

An den Figuren sind die Hodographen beigefügt, wobei die sich entsprechenden Punkte durch gleiche Buchstaben bezeichnet sind.

Untersuchungen über den Bewegungszustand einer schwach gewellten Trennungsschicht zeigen, daß die Wellen sehr schnell anwachsen. Man schließt daraus, daß Trennungsschichten labil sind. In der Tat zeigen die Beobachtungen, daß

Trennungsschichten, wo sie auftreten, sehr schnell in einzelne unregelmäßige Wirbel zerfallen.

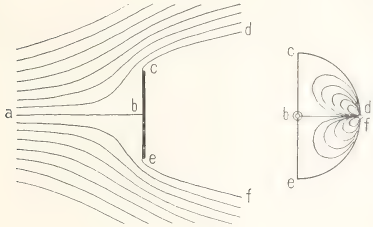


Fig. 23.

3. Dynamik der Bewegung mit Drehung. Der allgemeine Fall der Bewegung einer reibungslosen Flüssigkeit, die Bewegung mit Drehung, ist weit schwieriger mathematisch zu beherrschen, als der der drehungsfreien Bewegung. Wären die wirklichen Flüssigkeiten vollkommen reibungslos, so würde seine Behandlung wenig Wichtigkeit haben, da durch äußere Einwirkung auf die Flüssigkeit niemals eine Drehung entstehen könnte. Faßt man jedoch die Theorie der reibungsfreien Flüssigkeit als eine — in vielen Fällen recht brauchbare — Annäherung für wirkliche Flüssigkeitsbewegungen auf, so gewinnt die Behandlung der drehenden Bewegung große Bedeutung, um so mehr, als bereits eine beliebig kleine Flüssigkeitsreibung genügt, im Laufe von einiger Zeit starke Drehbewegungen in einer Flüssigkeit hervorzurufen (vgl. II, 5e). Die Theorie vermag hier einige allgemeine Sätze aufzustellen, die zur qualitativen Beurteilung der Verhältnisse sehr nützlich sind; bis zu einer quantitativen Darstellung des einzelnen Vorganges vermag sie nur in besonders einfachen Fällen vordringen, so z. B. wenn sich nur einzelne Wirbelfäden von einfacher geometrischer Gestalt in einer sonst drehungsfreien Flüssigkeit befinden.

Vorangestellt werde ein Satz von W. Thomson (Lord Kelvin): „Die Zirkulation längs einer flüssigen Linie ist in einer reibungslosen Flüssigkeit zeitlich konstant." Unter einer „flüssigen Linie" ist dabei eine Linie verstanden, die beständig aus denselben Flüssigkeitsteilchen besteht. Der Satz, der eine Folgerung der Eulerschen Gleichung ist, gibt zusammen mit den in I, 3 behandelten kinematischen Sätzen über „Zirkulation" eine gute Anschauung von den Vorgängen. Insbesondere folgen aus ihm die berühmten Sätze von Helmholtz, die dieser auf anderem Wege gewonnen hat. Diese Sätze lauten:

1. Jede Wirbellinie enthält dauernd dieselben Flüssigkeitsteilchen.

2. Die Wirbelstärke (I, 3) ist auf jedem Wirbelfaden räumlich und zeitlich konstant.

Zum Beweise wendet man den Thomsonschen Satz auf kleine geschlossene Linien an, die in einer Wirbelröhre (also in der Wandung eines Wirbelfadens) verlaufen. Für Linien, die den Wirbelfaden nicht umschlingen, ist die Zirkulation gleich Null; daraus, daß sie nach Thomson Null bleiben muß, schließt man, daß die Flüssigkeitsteilchen einer Wirbelröhre dauernd eine Wirbelröhre bilden müssen (erster Satz). Daraus, daß für Linien, die den Wirbelfaden umschlingen, die Zirkulation konstant bleibt, folgt dann der zweite Satz. Aus dem ersten Satze wird entnommen, daß jedes Element eines Wirbelfadens sich so in der Flüssigkeit verschiebt, als es die übrige Flüssigkeitsbewegung für ein Teilchen am gleichen Orte vorschreibt; aus dem zweiten folgt dabei, daß die Winkelgeschwindigkeit der Drehung bei einer Streckung oder Verkürzung des Wirbelfadenelementes sich proportional mit seiner Länge ändert (die Länge und die Winkelgeschwindigkeit sind beide umgekehrt proportional dem Querschnitt).

Beispiele: a) Für gerade und parallele Wirbelfäden in einer sonst drehungsfreien Flüssigkeit sind die Beziehungen besonders einfach. Jeder Faden bewegt sich so, wie die übrigen es ihm vorschreiben. Jeder erteilt ihm eine Geschwindigkeit umgekehrt proportional seinem Abstande und senkrecht zur Verbindungslinie. Bei zwei parallelen Wirbelfäden ergibt sich ein Kreisen der beiden um diejenige Achse, in die die resultierende Kraft fallen würde, wenn in den Wirbelachsen Kräfte proportional den Wirbelstärken angebracht wären (gleich gerichtete Kräfte, wenn die Wirbel gleichsinnig, und umgekehrt gerichtete, wenn die Wirbel von ungleichem Drehsinn). Für zwei entgegengesetzt umlaufende gleichstarke Wirbel (ein „Wirbelpaar") ergibt sich ein geradliniges Fortwandern senkrecht zur Verbindungslinie mit der Geschwindigkeit $\frac{\Gamma}{2\pi d}$ (d = Abstand der Wirbelachsen).

b) Bei kreisförmigen „Wirbelringen" ergibt sich durch die Krümmung des Wirbelfadens ein schnelleres Fortschreiten als beim Wirbelpaar, und zwar um so schneller, je kleiner der Durchmesser der mit Drehung behafteten „Wirbelseele" ist (die Geschwindigkeit ist $\frac{\Gamma}{2\pi d}\left(\ln\frac{8d}{d_1}-\frac{1}{4}\right)$, wo d der Durchmesser des Ringes und d_1 der der Seele ist. Zwei Wirbelringe mit gemeinsamer Achse, die sich im gleichen Sinn bewegen, wirken so aufeinander ein, daß

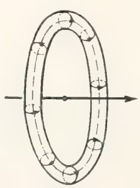


Fig. 24.

der vordere sich erweitert, der hintere aber sich zusammenzieht; dadurch nimmt die Fortschreitungsgeschwindigkeit des vorderen ab, die des hinteren zu; der hintere schlüpft schließlich durch den vorderen hindurch, und es beginnt das Spiel mit vertauschten Rollen von neuem. Zwei auf derselben Achse gegeneinander bewegte gleiche Wirbelringe vergrößern bei ihrer Annäherung ihre Durchmesser mit fortwährend wachsender Geschwindigkeit, und verlangsamen dabei ihre Bewegung so, daß sie nicht mit anderen in Berührung kommen. Da sich die mittlere Ebene zwischen den beiden Wirbelringen hierbei wie eine feste Wand verhält, so gilt das gleiche von einem gegen eine Wand prallenden Wirbelring.

Von den Wirbelringen ist bewiesen worden, daß sie gegen kleinere Störungen stabil sind und Schwingungen um die normale Lage wie um eine Gleichgewichtslage ausführen können. In der Tat beobachtet man an den bekannten Rauchringen, daß sie so lange zusammenhalten, bis die in Wirklichkeit vorhandene Reibung ihre Bewegung aufgezehrt hat.

c) Die in II, 2, Beispiel e) beschriebene Potentialbewegung mit Zirkulation ist in dieser Form nur möglich, wenn der Körper, um den die Zirkulation stattfindet, von einem Ende der Flüssigkeit bis zum anderen reicht (oder allgemeiner: wenn er den von der Flüssigkeit erfüllten Raum zweifach zusammenhängend macht). Bei einem allseitig von der Flüssigkeit umgebenen Körper, z. B. einem Aeroplan, ist eine Bewegung mit Zirkulation nur möglich, wenn von beiden Enden des Körpers Wirbelfäden ausgehen, deren Zirkulation mit der der Bewegung um den Körper übereinstimmt. Die beiden Wirbelfäden bilden in einiger Entfernung vom Aeroplan ein Wirbelpaar, das sich mit der Geschwindigkeit $\frac{\Gamma}{2\pi d}$ abwärts bewegt; die Distanz d ist dabei ungefähr gleich der Spannweite des Aeroplans.

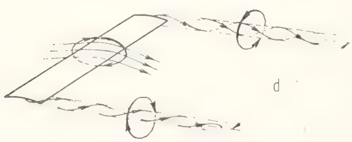


Fig. 25.

4. **Impulssätze für stationäre Bewegungen.** Die Impulssätze der allgemeinen Mechanik, die unter dem Namen Schwerpunkts- und Flächensätze sehr bekannt sind, finden eine eigenartige Anwendung auf die stationären Bewegungen der Flüssigkeiten, wie auch auf Bewegungen nicht stationärer Art, deren zeitliche Mittelwerte als stationäre Bewegung angesehen werden können. Der Wert der Impulssätze besteht darin, daß sie nur Aussagen über Zustände an den Grenzflächen eines Gebiets enthalten, und man deshalb aus ihnen auch Schlüsse auf Vorgänge ziehen kann, deren Einzelheiten man nicht vollständig beherrscht.

Unter Impuls oder Bewegungsgröße einer Masse versteht man das Produkt aus Masse und Geschwindigkeit (der Impuls ist ein Vektor und hat daher genau wie die Geschwindigkeit drei Komponenten). Es ist die zeitliche Aenderung des Impulses gleich der an der Masse angreifenden Kraft. In der Mechanik wird nun gezeigt, daß bei der Summierung über alle Massen eines mechanischen Systems alle inneren Kräfte des Systems sich fortheben, und nur die äußeren (von nicht zum System gerechneten Massen herrührenden Kräfte) übrig bleiben.

Die Aenderung der Bewegungsgröße einer irgendwie abgegrenzten stationär bewegten Flüssigkeitsmasse besteht nun allein darin, daß die Grenzen der Flüssigkeitsmasse sich durch die Bewegung verschieben; im Innern ist jedes Flüssigkeitsteilchen durch ein anderes ersetzt, das seine Geschwindigkeit angenommen hat. Was an den Grenzen vor sich geht, mag an einem Stromfaden gezeigt werden. In der Zeit dt verschwindet bei A



Fig. 26.

und tritt hinzu bei B die Masse $dm = \varrho F_A w_A dt = \varrho F_B w_B dt$. Zur gesamten Impulsänderung liefert der Stromfaden bei B in der Zeit dt den positiven Beitrag $dm . w_B$, in der Zeiteinheit also $\frac{dm}{dt} w_B = \varrho F_B w_B^2$ (in der Richtung von w_B), bei A ähnlich den negativen Beitrag $-\frac{dm}{dt} w_A = -\varrho F_A w_A^2$ (in der Richtung entgegengesetzt zu w_A). Als Kräfte kommen im Fall der Reibungslosigkeit außer etwaigen Schwerkräften lediglich die Drücke auf die Grenzflächen in Betracht. Will man nicht die Kräfte haben, die von außen auf die Flüssigkeitsmasse ausgeübt werden, sondern die Gegenwirkungen der Flüssigkeit, ihre Reaktionen, so braucht man nur in den obigen Beziehungen die Vorzeichen umzukehren. Es entspricht also der Flüssigkeitsströmung in Figur 26 bei A eine Reaktion von der oben genannten Größe in der Richtung der eintretenden Strömung, bei B eine Reaktion entgegengesetzt der Richtung der austretenden Strömung.

Um die Impulssätze richtig anzuwenden, muß die fragliche Flüssigkeitsmasse zweck-

mäßig mit einer geschlossenen Fläche, der „Impulsfläche“ oder „Kontrollfläche“ umgeben werden (diese ist in einigen der folgenden Figuren durch .... kenntlich gemacht), und es müssen für alle ein- und austretenden Stromfäden die vorstehenden Reaktionen gebildet werden. Die Reaktionskräfte müssen dann nach den Regeln der Statik mit sämtlichen äußeren Kräften ein Gleichgewichtssystem bilden, d. h. es muß sowohl die Kräftesumme wie auch die Momentensumme der Kräfte für alle Koordinatenachsen gleich Null sein. Sehr häufig ist es übrigens nur eine Komponentengleichung, die bei den speziellen Aufgaben interessiert.

Anmerkung: Im Falle nicht stationärer Bewegungen kommt noch ein weiterer Beitrag hinzu, der von der Impulsänderung im Innern der Flüssigkeit herrührt. Wenn, wie häufig bei turbulenten Bewegungen, die nicht stationäre Bewegung einen gleichbleibenden Mittelwert der Bewegungsgröße besitzt, so lassen sich die Impulssätze wie bei stationären Bewegungen anwenden.

Beispiele: a) Reaktion einer durch einen gekrümmten Kanal strömenden Flüssigkeit. Die Flüssigkeit ströme (vgl. Fig. 27) mit einer Geschwindigkeit w_1 und

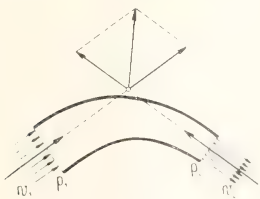


Fig. 27.

einem Drucke p_1 ein, dann ist nach dem oben Auseinandergesetzten der Impulstransport durch die Fläche $F_1 = \varrho F_1 w_1^2$; er ist gleichbedeutend mit einer von der einströmenden Flüssigkeit in ihrer Richtung ausgeübten Kraft. Dazu kommt noch eine Druckkraft in der gleichen Richtung gleich $p_1 F_1$. Eine entsprechende Kraft $F_2(\varrho w_2^2 + p_2)$ findet man am Ausströmungsende des Kanals, hier entgegengesetzt der Geschwindigkeit (also immer nach dem Innern der Kontrollfläche gerichtet!). Durch die Resultante der beiden Kräfte ist die in Wirklichkeit durch Druckkräfte an der Wand erzeugte Kraftwirkung des Flüssigkeitsstromes auf den Kanal gefunden.

b) Reaktion ausfließender Strahlen. Ein Strahl, der durch eine Oeffnung aus einem Raum mit dem Druck p_1 in einen Raum mit dem Druck p_2 ausströmt, führt mit sich einen sekundlichen Impuls von der Größe $J = \varrho F_s w^2$, wo F_s der Strahlquerschnitt ist; mit $w = \sqrt{\frac{2(p_1 - p_2)}{\varrho}}$ (II, 1 b) wird $J = 2 F_s (p_1 - p_2)$. Da dieser Impuls ein Aequivalent in der Druckverteilung haben muß, folgt hieraus, daß durch den Wegfall des Ueberdrucks auf die Oeffnung und die Druckabsenkung infolge der Zuströmung zur Oeffnung ein gesamter Ausfall an Wandungsdruck gegenüber dem geschlossenen Gefäß entsprechend dem zweifachen Strahlquerschnitt entsteht. Dieser Druckausfall macht sich als Rückdruck, als „Reaktion des ausfließenden Strahles“ bemerkbar. In einem besonderen Falle, nämlich dem der „Bordaschen Mündung“ (vgl. Fig. 28) läßt sich aus der Größe des Impulses die

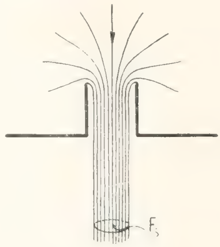


Fig. 28.

sogenannte Kontraktionsziffer, das ist das Verhältnis des Strahlquerschnittes zum Lochquerschnitt bestimmen. Da nämlich hier auf allen Wandflächen, deren Druckkräfte Komponenten in der Strahlrichtung besitzen, der volle Ueberdruck herrscht, muß der Wegfall des Ueberdruckes im Mündungsquerschnitt dem Strahlimpuls gleich sein, also $F(p_1 - p_2) = 2 F_s (p_1 - p_2)$, oder $F_s : F = \frac{1}{2}$.

c) Plötzliche Erweiterung. Tritt ein Flüssigkeitsstrom mit der Geschwindigkeit w_1 aus einem zylindrischen Rohrstück in ein weiteres, ebenfalls zylindrisches Rohr ein, so wird der Strahl sich, weil er labil ist (vgl. II, 2f), mit der umgebenden Flüssigkeit vermischen, und nach der Vermischung ungefähr gleichförmig mit einer mittleren Geschwindigkeit w_2 abströmen.

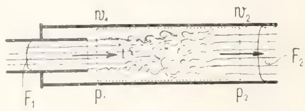


Fig. 29.

Der Impulssatz erlaubt hier die Drucksteigerung $p_2 - p_1$ zu berechnen, ohne daß die Einzelheiten des Vermischungsvorganges bekannt wären. Es ist für die in Fig. 29 gezeichnete Impulsfläche, von der nur die beiden Stirnflächen Beiträge zu den Kräften liefern,

$$\frac{dm}{dt}(w_1 - w_2) = F_2(p_2 - p_1),$$

oder mit $\frac{dm}{dt} = \varrho F_2 w_2$:

$$p_2 - p_1 = \varrho w_2 (w_1 - w_2).$$

Bei einer allmählich erweiterten Röhre wäre nach der Druckgleichung $p_2' - p_1 = \frac{1}{2}\varrho(w_1^2 - w_2^2)$; durch die plötzliche Erweiterung ist demnach ein Druckverlust $p_2' - p_2$ entstanden, der, wie leicht zu sehen, die Größe $\frac{1}{2}\varrho(w_1 - w_2)^2$ hat. Da diese Formel mit der für den Verlust an kinetischer Energie beim unelastischen Stoß fester Körper übereinstimmt, hat man vielfach von einem „Stoßverlust" bei der plötzlichen Erweiterung gesprochen, obwohl hier von einem Stoßvorgang eigentlich nicht die Rede sein kann.

d) Schwebenderhalten von schweren Körpern in Luft. Um in ruhender Luft eine Last schwebend zu erhalten, ist es nötig, fortwährend immer neue Luftmassen nach abwärts zu beschleunigen. Ist w die erteilte Endgeschwindigkeit und $\frac{dm}{dt} = M$ die in der Zeiteinheit in Bewegung gesetzte Masse, so ist, weil nennenswerte Druckunterschiede in den nach abwärts bewegten Massen nicht verbleiben, die erzielte Kraft gleich dem Impuls: $P = Mw$.

Die Anwendung des Impulssatzes auf eine abwärts bewegte Luftmasse, die von ruhender Luft umgeben ist, lehrt, daß die Bewegung sich zwar auf größere Massen ausbreiten kann, daß dabei aber der gesamte Impuls unverändert bleibt. Die Bewegung setzt sich bis zum Erdboden fort, wo die Luftmassen aufprallen und dabei den Impuls in Form von Druck an den Erdboden abgeben. Hieraus folgt, daß das Gewicht eines schweren Körpers (einer Flugmaschine) zwar durch Abwärtsbeschleunigen von Luftmassen beliebig lange in der Schwebe gehalten werden kann, daß aber die durch das Schweben dem Erdboden entzogene Belastung nach einiger Zeit durch die abwärts bewegten Luftmassen dem Erdboden vollständig wieder zurückerstattet wird.

Die abwärts bewegten Massen werden beim Aeroplan durch das in II, 3 c) erwähnte abwärts wandernde Wirbelpaar gebildet, bei der Hubschraube durch einen nach abwärts gesandten Strahl.

e) Eulersche Turbinengleichung. Durch eine Turbine ströme eine sekundliche Wassermasse M. Die absolute Eintrittsgeschwindigkeit sei w_1, ihr Winkel mit der Bewegungsrichtung des Rades β_1, der Eintrittsradius r_1; w_2, β_2, r_2 seien die entsprechenden Größen für den Austritt, dann ist, gleichviel, was im Innern des Rades vor sich geht, das Drehmoment, das vom Wasser auf die Turbine ausgeübt wird, gleich

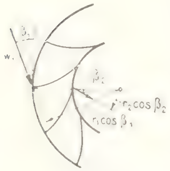


Fig. 30.

$$M(w_1 r_1 \cos\beta_1 - w_2 r_2 \cos\beta_2).$$

Die günstigsten Arbeitsverhältnisse ergeben sich dann, wenn der Austritt in radialer Richtung erfolgt, also $\cos\beta_2 = 0$ ist (weil dann die verlorene lebendige Kraft des austretenden Wassers am kleinsten ist). Die Arbeitsleistung für diesen günstigsten Fall erhält man, wenn ω die Winkelgeschwindigkeit des Rades ist, zu $L = M r \omega w_1 \cos\beta_1$.

Bemerkung: Man hat ganz entsprechend den Impulssätzen auch Sätze über den Energietransport in Flüssigkeitsströmungen aufgestellt. Diese sind in dem Artikel „Gasbewegung" dargelegt, da ihre Anwendung dort von größerer Bedeutung ist.

5. Flüssigkeitsreibung. a) Zum Verständnis des Wesens der Flüssigkeitsreibung oder Zähigkeit sei zunächst folgendes einfache Beispiel betrachtet: Von zwei parallelen Platten, zwischen denen sich Flüssigkeit befindet, bewege sich die eine mit der Geschwindigkeit V in ihrer Ebene, während die andere in Ruhe ist (vgl. Fig. 31). Unter der Wirkung der Reibung stellt sich dann in der Flüssigkeit ein solcher Bewegungszustand ein, daß die unmittelbar an den

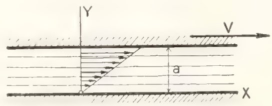


Fig. 31.

Platten befindlichen Schichten dieselbe Geschwindigkeit haben wie die Platten, die zwischenliegenden Schichten aber mit Geschwindigkeiten, die dem Abstand von der ruhenden Platte proportional sind, übereinander weggleiten ($u = \frac{y}{a} \cdot V$). Die Flüssigkeitsreibung äußert sich dabei durch eine Kraft, die der Bewegung der oberen Platte widersteht und die für die Flächeneinheit der Platte die Größe $\tau = \mu \frac{V}{a}$ hat. In etwas allgemeinerer Formulierung ist die bei dem Uebereinanderweggleiten erzeugte Schubspannung

$$X_y \text{ (oder } \tau_{xy}) = \mu \frac{du}{dy} \qquad (9)$$

(vgl. den Artikel „Elastizität", I, 1). Die Größe μ heißt Koeffizient der Flüssigkeitsreibung oder Zähigkeitsmaß.

Die Kenntnis dieser Tatsache genügt bereits, um einige einfache Fälle zu behandeln, bei denen die Bewegung ebenfalls in einem einfachen Uebereinanderweggleiten von Schichten besteht („Laminarbewegung", von lamina = Schicht). Hierher gehört die Bewegung einer reibenden („zähen") Flüssigkeit in einem geraden Rohr von Kreisquerschnitt. Die Druckdifferenz $p_1 - p_2$ bewirkt an einem zylindrischen Flüssigkeits-

körper vom Radius y (Fig. 32) eine Kraft $(p_1-p_2)\,\pi y^2$, die auf der Mantelfläche $2\pi y l$

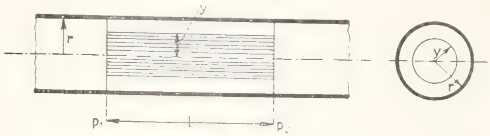


Fig. 32.

eine Schubspannung pro Flächeneinheit $\tau = \frac{p_1-p_2}{l}\cdot\frac{y}{2}$ hervorruft. Aus dem nach Gleichung (9) zu τ gehörigen $\frac{du}{dy}$ ergibt sich nun durch Integration unter Hinzufügung der Aussage, daß die äußerste Flüssigkeitsschicht an der Wand haftet, die Geschwindigkeitsverteilung zu $u = \frac{p_1-p_2}{4\mu l}(r^2-y^2)$; die Durchflußmenge, d. h. das in der Zeiteinheit durch die Röhre fließende Volumen, läßt sich hieraus zu $Q = \frac{\pi r^4}{8\mu}\cdot\frac{p_1-p_2}{l}$ berechnen. Diese Formel ist für die Erkenntnis des Reibungsgesetzes von grundlegender Bedeutung gewesen, da sie sich durch das Experiment mit großer Genauigkeit nachprüfen läßt; sie ergibt auch die besten Bestimmungen des Zähigkeitsmaßes μ. Ihr Ergebnis, daß die Durchflußmenge dem Druckgefälle auf die Längeneinheit und der 4. Potenz des Rohrhalbmessers proportional ist, wurde von Poiseuille durch das Experiment gefunden. Das Gesetz führt deshalb seinen Namen. Es sei hier schon bemerkt, daß das Poiseuillesche Gesetz nur in engen Röhrchen bei allen praktisch erreichbaren Geschwindigkeiten zutrifft. In weiteren Röhren tritt bei den größeren Geschwindigkeiten ein anderes Gesetz an seine Stelle. Diese Abweichung rührt indes keineswegs von einer Ungenauigkeit des Reibungsgesetzes her, dieses, sowie die Tatsache des Haftens an der Wand ist vielmehr durch Versuche mit engen Röhren mit aller Genauigkeit bestätigt.

5b) Die allgemeine Theorie der Flüssigkeitsreibung lehrt, daß durch die Formänderung der einzelnen Flüssigkeitselemente Spannungen von ähnlicher Art entstehen wie bei den elastischen Körpern, nur mit dem Unterschied, daß diese Spannungen nicht den Formänderungen, sondern den Formänderungsgeschwindigkeiten proportional sind (Navier und Poisson).

Unter Verweisung auf den Artikel „Elastizität" (I, 4a) sei hier einfach angegeben, daß diese Spannungen, die sich dem Flüssigkeitsdruck p überlagern, durch die Formeln:

$$\begin{aligned} X_x &= 2\mu\frac{\partial u}{\partial x}; & X_y &= Y_x = \mu\left(\frac{\partial u}{\partial y}+\frac{\partial v}{\partial x}\right);\\ Y_y &= 2\mu\frac{\partial v}{\partial y}; & Y_z &= Z_y = \mu\left(\frac{\partial v}{\partial z}+\frac{\partial w}{\partial y}\right);\\ Z_z &= 2\mu\frac{\partial w}{\partial z}; & Z_x &= X_z = \mu\left(\frac{\partial w}{\partial x}+\frac{\partial u}{\partial z}\right); \end{aligned} \tag{10}$$

bestimmt sind.

Die resultierende Kraft, die aus der örtlichen Verschiedenheit dieser Spannungen entsteht, ist für die Volumeneinheit entsprechend den Gleichungen

$$X = \frac{\partial X_x}{\partial x} + \frac{\partial X_y}{\partial y} + \frac{\partial X_z}{\partial z}.\ \text{usw.}$$

der Elastizitätslehre (I, 5) unter Berücksichtigung der Kontinuitätsgleichung (2)

$$\begin{aligned} X_R &= \mu\left(\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}+\frac{\partial^2 u}{\partial y^2}+\frac{\partial^2 u}{\partial z^2}\right) = \mu\varDelta u\\ Y_R &= \mu\left(\frac{\partial^2 v}{\partial x^2}+\frac{\partial^2 v}{\partial y^2}+\frac{\partial^2 v}{\partial z^2}\right) = \mu\varDelta v\\ Z_R &= \mu\left(\frac{\partial^2 w}{\partial x^2}+\frac{\partial^2 w}{\partial y^2}+\frac{\partial^2 w}{\partial z^2}\right) = \mu\varDelta w, \end{aligned}$$

wo $\varDelta$ die übliche Abkürzung für den Laplaceschen Operator

$$\frac{\partial^2}{\partial x^2}+\frac{\partial^2}{\partial y^2}+\frac{\partial^2}{\partial z^2} \quad \text{ist.}$$

Die dynamischen Gleichungen für die volumbeständige reibende Flüssigkeit werden erhalten, indem man auf der rechten Seite der Eulerschen Gleichungen (7) die durch ϱ dividierten Reibungskräfte X_R, Y_R, Z_R hinzufügt. Die für die X-Achse geltende lautet demnach:

$$\frac{Du}{dt} = \frac{\partial u}{\partial t} + u\frac{\partial u}{\partial x} + v\frac{\partial u}{\partial y} + w\frac{\partial u}{\partial z} = -\frac{1}{\varrho}\frac{\partial p}{\partial x} + X + \frac{\mu}{\varrho}\varDelta u. \tag{11}$$

Durch Hinzunahme der Kontinuitätsgleichung (2) und der Bedingung für die durch feste Körper gebildeten Grenzen, daß die Geschwindigkeit hier mit der Geschwindigkeit der festen Körper übereinstimmt (die Flüssigkeit also an ihnen haftet), erhält man die vollständige mathematische Definition

der volumbeständigen reibenden Flüssigkeiten.

5c) Leider kennt man keine einzige strenge Lösung dieses Gleichungssystems, bei der die für die Flüssigkeitsbewegungen gerade charakteristischen konvektiven Glieder (vgl. I, 4) mit den Reibungsgliedern in Wechselwirkung treten würden.

Die bereits erwähnte Gruppe von strengen Lösungen, die Laminarbewegungen, enthalten nur solche Fälle, bei denen ganze Schichten der Flüssigkeit sich wie starre Gebilde meist in geradliniger (sonst auch in drehender) Bewegung in sich verschieben. Andererseits stellen auch die Potentialbewegungen strenge Lösungen dar, indem bei ihnen wegen Gleichung (8) die Reibungsglieder von selbst fortfallen. Jedoch vermögen die Potentialströmungen fast niemals den Bedingungen des Haftens an der Wand zu genügen, da infolge der Eigenart der Potentialströmung durch die Angabe der Begrenzung des Flüssigkeitsstromes die Geschwindigkeitsverhältnisse schon mitbestimmt sind. Es ist also dem eigentlichen Problem mit dieser Erkenntnis wenig genützt.

Man hat nun, da der direkte Weg verschlossen ist, versucht, auf Umwegen dem Ziele näher zu kommen, indem man einerseits die Bewegungen bei sehr großer Reibung, andererseits die bei sehr kleiner, fast verschwindend kleiner Reibung studiert hat, um so wenigstens über die Grenzvorgänge, zwischen denen die Wirklichkeit liegen muß, Aussagen zu gewinnen.

Zur Klärung der Verhältnisse ist eine Betrachtung über **mechanische Aehnlichkeit** sehr nützlich. Es ist die Frage zu beantworten: wann wird bei geometrisch ähnlichen äußeren Umständen (geometrisch ähnlichen Kanälen, geometrisch ähnlichen Körpern in der Flüssigkeit usw.) auch die Bewegung der Flüssigkeit geometrisch ähnlich verlaufen? Man kann die Antwort zunächst so formulieren, daß die von den Beschleunigungen herrührenden Druckanteile in den verglichenen Fällen in demselben Verhältnis zu den aus den Reibungswirkungen entstehenden Druckanteilen stehen müssen. Greift man etwa die Ausdrücke $u\frac{\partial u}{\partial x}$ und $\frac{\mu}{\varrho}\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$ als Vertreter der Beschleunigungs- und der Reibungsglieder heraus, so wird, wenn l eine Länge und w eine Geschwindigkeit der verglichenen Strömungen bedeutet, $u\frac{\partial u}{\partial x}$ sich mit $\frac{w^2}{l}$ und $\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$ mit $\frac{w}{l^2}$ proportional ändern; die Aehnlichkeit verlangt demnach, daß $\frac{w^2}{l} : \frac{\mu w}{\varrho l^2}$ = const. ist, oder

$$(12) \qquad \frac{\varrho w l}{\mu} = \text{const.}$$

Die vorstehende Größe, eine dimensionslose Zahl, wird nach dem Entdecker dieses Aehnlichkeitsgesetzes, **Osborne Reynolds**, die **Reynoldssche Zahl** genannt. Das Verhältnis $\frac{\mu}{\varrho}$ (Zähigkeit : Dichte) wird kinematisches Zähigkeitsmaß genannt und mit ν bezeichnet. Es hat die einfache Dimension $\frac{L^2}{T}$.

Irgendein Strömungszustand einer reibenden Flüssigkeit kann durch den Wert seiner Reynoldsschen Zahl $R = \frac{\varrho w l}{\mu} = \frac{w l}{\nu}$ charakterisiert werden. Die im Vorstehenden genannten Fälle sehr großer Reibung und sehr kleiner Reibung können jetzt bestimmter als die Fälle sehr kleiner und sehr großer Reynoldsscher Zahl bezeichnet werden. Wie man sieht, ist neben dem Zähigkeitsmaße auch die Größe der Raumabmessungen und Geschwindigkeiten von entscheidendem Einfluß. Bei sehr winzigen räumlichen Abmessungen werden die für kleines R geltenden Gesetze für alle praktisch vorkommenden Geschwindigkeiten gelten, für große Abmessungen dagegen nur bei sehr kleinen Geschwindigkeiten oder bei sehr zähen Flüssigkeiten.

Es ist noch von Interesse, festzustellen, daß bei Einhaltung der Aehnlichkeit (gleiches R bei geometrisch ähnlichen äußeren Umständen) die bei der Bewegung auftretenden Druckunterschiede sich wie ϱw^2 oder, was wegen (12) dasselbe ist, wie $\frac{\mu w}{l}$ verhalten.

Werte des kinematischen Zähigkeitsmaßes ν in cm^2/sec.

Wasser von 0°	0,0178	cm^2/sec.
,, ,, 20°	0,0100	,,
,, ,, 50°	0,0056	,,
,, ,, 100°	0,0030	,,
Quecksilber von 0°	0,00125	,,
,, ,, 100°	0,00091	,,
Glycerin von 20°	6,8	,,
Luft von 0° und 760 mm	0,133	,,
,, ,, 100° und 760 mm	0,245	,,
,, ,, 0° und 7,6 mm	13,3	,,

5d) Der Grenzfall der sehr kleinen Reynoldsschen Zahl, die „schleichende Bewegung", ist dadurch gekennzeichnet, daß die Trägheitseinflüsse gänzlich gegen die Reibungseinflüsse zurücktreten; es werden demnach sämtliche Beschleunigungsglieder vernachlässigt und die Gleichungen erhalten die als **Naviersche Gleichungen** bekannte Gestalt:

$$\frac{\partial p}{\partial x} = \mu \Delta u; \quad \frac{\partial p}{\partial y} = \mu \Delta v; \quad \frac{\partial p}{\partial z} = \mu \Delta w;$$

von ihnen sind verschiedene Lösungen bekannt.

Erwähnung verdient die Stokessche Lösung für die Bewegung einer Kugel, die einen Widerstand $= 6\pi\mu Va$ ergibt, und die für die Fallbewegung kleiner Tröpfchen von Bedeutung ist (V = Geschwindigkeit, a = Radius).

Es ist hier der Widerstand gleich Gewicht minus Auftrieb zu setzen, was eine Fallgeschwindigkeit $V = \frac{2}{9} \cdot \frac{\varrho_1 - \varrho}{\mu} g a^2$ ergibt. Die Formel gilt nur für Reynoldssche Zahlen, die klein gegen 1 sind. (Für Wassertröpfchen in Luft ergibt sich $V = 1{,}3 . 10^6 a^2$, wobei a in cm einzusetzen ist; die Formel ist gültig für Tröpfchen, deren Radius kleiner als $^1/_{50}$ mm ist.)

5e) Der andere Grenzfall der sehr großen Reynoldsschen Zahl oder der sehr kleinen Reibung würde durch ein völliges Zurücktreten des Reibungseinflusses gekennzeichnet sein, also einfach die in II, 1 bis 3 behandelte Bewegung der reibungslosen Flüssigkeit ergeben, wenn nicht die Bedingung des Haftens an der Wand hinzukäme, die von der reibungsfreien Flüssigkeitsbewegung nicht erfüllt werden kann. Eine nähere Untersuchung zeigt nun, daß die wenig reibende Flüssigkeit sich zwar da, wo keine Wände sind, so gut wie eine reibungslose Flüssigkeit verhält, daß sich aber an den Wänden unter dem Einfluß der Reibung eine dünne „Grenzschicht" ausbildet, in der die Geschwindigkeit von dem Wert, der der reibungsfreien Bewegung entspricht, auf denjenigen übergeht, den das Haften an der Wand erfordert. Je kleiner die Reibung ist, desto dünner ist die Grenzschicht.

Die quantitativen Verhältnisse lassen sich leicht durch die folgende Impulsbetrachtung für die stationäre Strömung entlang einer ebenen Platte abschätzen. Die Länge der Platte sei l, die Breite b, die Geschwindigkeit der Strömung w, die ungefähre Dicke der Grenzschicht a (Fig. 33), dann ist die sekundlich in die Grenz-

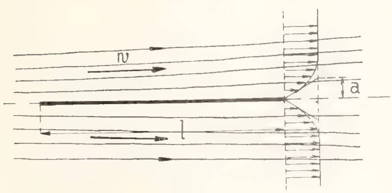


Fig. 33.

schicht geratene Masse $\sim \varrho . a b w$ (das Zeichen $\sim$ bedeutet proportional); diese Masse, die mit der Geschwindigkeit w ankam, verliert in der Grenzschicht einen bestimmten Bruchteil davon; der Impuls, der dem entspricht, ist demnach $\sim \varrho a b w^2$. Dem Impuls muß gleich sein die durch die Reibung an der Wand auf die Flüssigkeit ausgeübte Kraft. Nach Gleichung (9) kann diese gesetzt werden $\sim \mu l b \frac{w}{a}$. Aus der Proportionalität der beiden Ausdrücke folgt, daß $a \sim \sqrt{\frac{\mu l}{\varrho w}} = \sqrt{\frac{\nu l}{w}}$. Das Verhältnis $\frac{a}{l}$ ist demnach $\sim \sqrt{\frac{\nu}{w l}} = \frac{1}{\sqrt{R}}$, also eine reine Funktion der Reynoldsschen Zahl. Diese Beziehung gilt in gleicher Weise für alle stationären Grenzschichten. Für Bewegungen, die zur Zeit $t = 0$ aus der Ruhe heraus beginnen, ist in der ersten Zeit die Dicke der Grenzschicht gegeben durch

$$a \sim \sqrt{\nu . t}.$$

Die für die ganze Hydrodynamik fundamentale Bedeutung der Grenzschichten liegt nun darin, daß sich unter bestimmten Bedingungen Teile der Grenzschichten als Trennungsschichten (vgl. I, 3 und II, 2f.) in die freie Flüssigkeit hinausschieben und so zur Ablösung der Strömung von der Wand und zur Erzeugung von Wirbeln Anlaß geben. Eine notwendige Bedingung für diesen „Ablösungsvorgang" ist nach Prandtl, daß die freie Flüssigkeit längs der Wand (für einen Beobachter, für den die Wand in Ruhe ist) verzögert strömt. Da diejenigen Ursachen, die die Verzögerung der freien Flüssigkeit hervorrufen (Druckdifferenzen usw.), auch auf die Flüssigkeitsteilchen in der Grenzschicht einwirken, die durch die Reibungswirkung schon einen Teil ihrer Geschwindigkeit eingebüßt haben, so kommt es hier leicht zu einer Bewegungsumkehr. Der so entstehende Rückstrom, der zwischen der Wand und der Vorwärtsströmung verläuft, erteilt durch Reibungswirkung immer neuen Flüssigkeitsmassen eine Geschwindigkeitsverminderung, so daß auch diese durch die bestehenden Druckdifferenzen zur Umkehr gebracht werden. Der Rückstrom nimmt auf diese Weise rasch an Breite zu, und hebt nun die Vorwärtsströmung von der Wand ab. Ein Teil des Grenzschichtmaterials wird dabei von der äußeren Strömung als spiralig sich aufwickelnde Trennungsschicht fortgeführt und es wird so von der Grenzschicht ausgehend das ganze Strömungsbild umgewandelt (vgl. Fig. 34—36, die die Ablösungsbewegung gut veranschaulichen).

Die Vorgänge in den Grenzschichten sind rechnerisch verfolgt worden. Die Ergebnisse dieser Rechnungen stehen in vollem Einklang mit den Beobachtungen. U. a. ergibt sich aus der Rechnung, daß die Rückströmung in der Grenzschicht unabhängig von der (sehr kleinen) Reibung nach Zurücklegung eines bestimmten Weges beginnt.

Von der Bewegung der Flüssigkeit mit kleiner Reibung läßt sich demnach dieses aussagen: Beginnt die Bewegung von der Ruhe aus, so herrscht zunächst überall mit Ausnahme dünner Schichten an den festen Wänden Potentialbewegung. Sehr

bald aber werden von solchen Stellen der Wand, an denen die Flüssigkeit verzögert, also mit Druckanstieg strömt, Wirbelschichten ausgesandt, und die Flüssigkeitsströmung löst sich von der Wand ab. Die

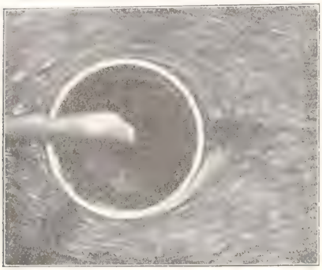


Fig. 34.



Fig. 35.



Fig. 36.

Ablösungsstelle rückt dabei soweit gegen die Strömung vor, bis der Druckanstieg fast ganz beseitigt ist. Sind scharfe Kanten vorhanden, so heftet sich die Ablösungsstelle regelmäßig an diese (weil anderenfalls hier sehr große Beschleunigung und Verzögerung auftreten würde). Die Wirbelschichten zerfallen hinterher wegen ihrer Labilität in einzelne Wirbel, und es ergibt sich deshalb hinter der Ablösungsstelle ein „turbulentes" Durcheinanderwirbeln der Flüssigkeit.

An solchen Stellen der Wand, wo die Flüssigkeit beschleunigt, also mit Druckabfall in der Strömungsrichtung fließt, findet niemals Ablösung statt. Deshalb bleibt in der Umgebung des vorderen Staupunktes an einem Körper der drehungsfreie Charakter der Bewegung erhalten.

Die im Dauerzustande vorhandenen Wirbelgebilde können sehr mannigfacher Art sein. Sie sind niemals völlig stationär, sondern in mehr oder weniger regelmäßiger periodischer Umgestaltung begriffen. Die Figur 37 (nach einer photographischen Aufnahme des National Physical Laboratory, Teddington) gibt ein Beispiel von der Strömung um einen Körper im Dauerzustande. Den Uebergang von dem Ablösungsvorgang (Fig. 34 bis 36) zum Dauerzustand veranschaulichen die Figuren 38 und 39 (sämtlich photographische Aufnahmen von H. Rubach, Göttingen).

Besteht die Bewegung lediglich aus kurzen Schwingungen, deren Amplituden klein sind gegen die Körperabmessungen (oder genauer gesagt gegen den kleinsten Krümmungsradius), so bleibt die Ablösung aus, und es gelten deshalb, abgesehen von der Grenzschicht, die Ergebnisse der Theorie der reibungslosen Flüssigkeit hier mit großer Genauigkeit (vgl. III 3d).

5f) Der Widerstand, den die in der Flüssigkeit bewegten Körper erfahren, hat seinen Grund zum kleineren Teil darin, daß in den Grenzschichten hemmende Reibungskräfte geweckt werden (diese sind z. B. bei der vorhin betrachteten Platte proportional $b\sqrt{\mu \varrho l \omega^3}$), zum größeren aber darin, daß der bei der einfachen Potentialbewegung auftretende Staupunkt auf der Hinterseite des Körpers durch die Ablösung der Strömung in Wegfall kommt. Dieser Teil des Widerstandes ist demnach als von Druckdifferenzen herrührend proportional $\varrho w^2 . F$. Fischförmige Körperformen mit schlank auslaufendem Hinterteil (vgl. Fig. 76) sind besonders günstig für die Erreichung eines kleinen Widerstandes. Die Gestaltung des Vorderteils ist weniger wichtig, die Form muß nur wohl gerundet und nicht zu stumpf sein, damit nicht hier schon eine Ablösung erfolgt. Bei solchen Körpern von sehr kleinem Widerstand stimmt der experimentell beobachtete Druckverlauf sehr gut mit dem aus der Potentialbewegung berechneten überein, mit Ausnahme des Schwanzendes, wo auch hier eine Ablösung auftritt.

Die Strömung mit Zirkulation (vgl. II, 2, e und Fig. 21) entsteht aus der gewöhnlichen Potentialströmung durch Abspaltung eines Wirbels beim

Bewegungsbeginn (vgl. Fig. 40); dieser entfernt sich im Verlauf der Strömung immer weiter und läßt dabei eine Zirkulation, die der seinigen entgegengesetzt gleich ist, am Körper zurück.



Fig. 40.

Auch im Innern von Kanälen bringt die Ablösung Verluste (proportional ϱw^2). Nach dem Gesagten ist es verständlich, daß die Strömung in einem verengten Kanale ohne merkliche Wirkung der Reibung, in einem erweiterten jedoch unter Ablösung und Wirbelbildung, also mit mehr oder minder großen Verlusten erfolgt.

5g) Turbulenz. Eine besondere Stellung nehmen die Laminarströmungen ein. Wie die Versuche gezeigt haben, gilt das in II, 5a) entwickelte Widerstandsgesetz nur unter einer gewissen Grenze der Geschwindigkeit. Bei größeren Geschwindigkeiten ergibt sich ein anderes Widerstandsgesetz. Reynolds hat entdeckt, daß bei einer kritischen Geschwindigkeit die bisher geradlinig verlaufende Bewegung in eine unregelmäßig wirbelnde, turbulente übergeht. Die kritische Geschwindigkeit entspricht bei Röhren von kreisförmigem Querschnitt (Radius r, mittlere Geschwindigkeit w) der Reynoldsschen Zahl $\frac{wr}{\nu} = 1000$, also bei Wasser von 20° C eine Geschwindigkeit in cm/sec von $10 : r_{cm}$.

Die Ursachen der Turbulenz sind trotz großer Anstrengungen seitens der Theoretiker bisher noch nicht aufgeklärt. Man weiß nur, daß bei der Ueberlagerung der Laminarströmung mit gewissen Störungsströmungen ein anfängliches Anwachsen der Energie der Störung eintreten kann, wenn die Reynoldssche Zahl eine gewisse Grenze überschreitet, und daß dieses Anwachsen um so stärker ist, je größer die Reynoldssche Zahl ist. Daß es sich um keine gewöhnliche Labilität handelt, ist daraus zu entnehmen, daß die Laminarströmung durch sehr störungsfreie Einführung der Flüssigkeit in die Röhre auch noch bei beträchtlich höheren Geschwindigkeiten erhalten werden kann (dann genügt aber auch eine sehr kleine Störung, um den turbulenten Strömungszustand herbeizuführen). Verschiedentliche nach der Methode der kleinen Schwingungen geführte Untersuchungen haben denn auch immer Stabilität gegenüber sehr kleinen Störungen ergeben.

Der ausgebildeten Turbulenz entspricht eine wesentlich andere Geschwindigkeitsverteilung über den Röhrenquerschnitt, als der Laminarbewegung (vgl. Fig. 41 u. 42), außerdem entsprechen ihr wesentlich höhere Strömungswiderstände. Aus den vorangegangenen Betrachtungen über mechanische Aehnlichkeit kann gefolgert werden, daß der Druckabfall in einem Rohr durch die Formel

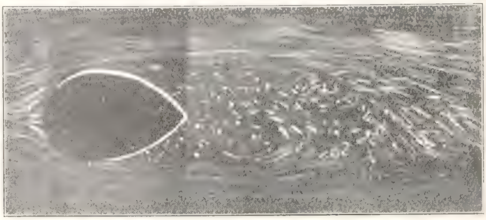


Fig. 37.

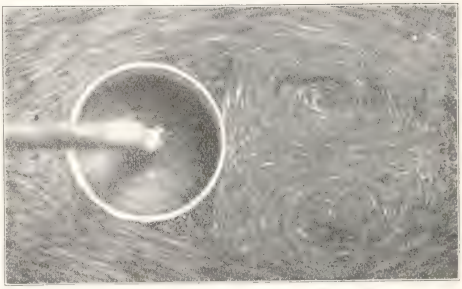


Fig. 38.

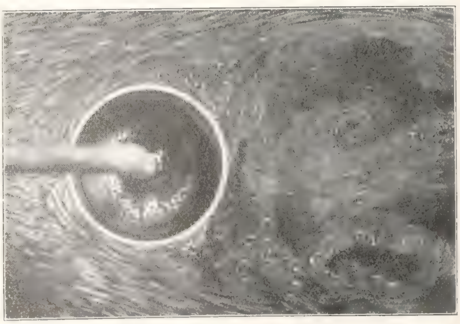


Fig. 39.

$$\frac{p_1 - p_2}{l} = \frac{\mu w}{r^2} f(R)$$

dargestellt werden kann, wo w die mittlere Geschwindigkeit, r den Radius und f(R) eine Funktion der Reynoldsschen Zahl $R = \frac{wr}{\nu}$ ist. Nach den besten Versuchen an Wasser und Luft ist in glatteren Röhren über der kritischen Geschwindigkeit:

$$\frac{p_2 - p_1}{l} = 0{,}0665 \frac{\mu w}{r^2} \cdot R^{\frac{3}{4}}$$

also der Widerstand proportional mit $w^{1.75}$. In rauhen Röhren findet man dagegen annähernde Proportionalität mit w^2. Bei der Laminarströmung ist $\frac{p_1 - p_2}{l} = \frac{8 \mu w}{r^2}$. Der erhöhte Widerstand läßt sich durch eine Impulsbetrachtung verstehen. Ueberlagert

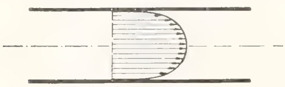


Fig. 41. Turbulente Strömung.

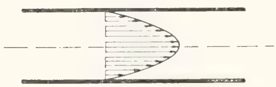


Fig. 42. Laminarströmung.

sich der mittleren Strömung eine turbulente „Mischbewegung", so werden Teile der in rascher Bewegung befindlichen mittleren Schicht an den Rand getragen und langsamer bewegte Teile vom Rand zur Mitte geführt. Betrachtet man eine zur Rohrwand konzentrische Kontrollfläche (II, 4), so sieht man, daß mehr Impuls heraus- als hereingetragen wird. Die hieraus folgende Abnahme des Impulsinhalts kann nur durch die Druckdifferenz $p_1 - p_2$ wieder ausgeglichen werden.

Reynolds hat gezeigt, daß man die Wirkung einer der mittleren Bewegung u, v, w überlagerten Mischbewegung, deren Geschwindigkeiten u′, v′, w′ den Mittelwert Null haben, dadurch darstellen kann, daß man zu den Reibungsspannungen nach Gleichung (10) noch die Turbulenzspannungen

$$\begin{aligned} X_x &= -\varrho \overline{u'^2} \;; & X_y &= -\varrho \overline{u'v'} \\ Y_y &= -\varrho \overline{v'^2} \;; & Y_z &= -\varrho \overline{v'w'} \\ Z_z &= -\varrho \overline{w'^2} \;; & Z_x &= -\varrho \overline{w'u'} \end{aligned}$$

hinzunimmt ($\overline{u'^2}$ und $\overline{u'v'}$ bedeuten hierbei die zeitlichen Mittelwerte von u'^2 und $u'v'$).

In etwas anderer Weise hat Boussinesq bei seinen Untersuchungen zur Hydraulik der Reibungsvermehrung in der turbulenten Flüssigkeitsströmung Rechnung getragen. Er setzt an Stelle des Reibungskoeffizienten μ ohne sonstige Aenderung der Formeln einen Turbulenzkoeffizienten ε, und nimmt den Wert dieser fiktiven Reibung der Erfahrung entsprechend an.

In noch einfacherer Weise verfährt die gewöhnliche Hydraulik, indem sie nach dem Vorgang von Weisbach die Reibungs- und Turbulenzverluste in der Bernoullischen Gleichung summarisch durch Einführung von Druckverlusten nach meist empirischen Beziehungen berücksichtigt. Die Druckverluste werden meist in Teilen der Geschwindigkeitshöhe angegeben:

$$p_1 - p_2 = \zeta \varrho \frac{w^2}{2}, \text{ oder } h_1 - h_2 = \frac{p_1 - p_2}{\gamma} = \zeta \frac{w^2}{2g}$$

(vgl. III, 2). ζ heißt hierbei Widerstandsziffer.

III. Einzelausführungen.

1. Bewegungen mit freier Flüssigkeitsoberfläche. a) Die Bedingung, die an der freien Grenze einer Flüssigkeit (gegen Luft, oder auch gegen ihren eigenen Dampf) gewöhnlich angenommen wird, ist die, daß der Druck der Luft mit dem konstanten Werte p_0 auf der Oberfläche lastet. Dies ist nicht streng richtig, da die Luft meist an den Bewegungen mehr oder minder teilnimmt, und man deshalb die durch die Bewegung der Luft hervorgerufenen Druckunterschiede beachten müßte. In den weitaus meisten Fällen kann man indes wegen der geringen Dichte der Luft (etwa $^1/_{800}$ der des Wassers!) von diesen Einflüssen, sowie auch von der durch die Schwere bedingten Druckzunahme der Luft bei Höhendifferenzen absehen.

Bei stark gekrümmter Flüssigkeitsoberfläche muß die Wirkung der Oberflächenspannung (Kapillarität) berücksichtigt werden, die darin besteht, daß hinter einer konvex gekrümmten Flüssigkeitsoberfläche der Druck der Flüssigkeit größer ist, als der des angrenzenden Mediums, hinter einer konkaven dagegen kleiner.

Ist C die Kapillaritätskonstante, d. h. die Spannung, die auf der Längeneinheit in der Oberfläche wirkt, und sind r_1 und r_2 die Krümmungsradien zweier aufeinander senkrechter Richtungen in der Oberfläche (positiv gerechnet, wenn die Krümmung von der Luftseite her betrachtet, konkav ist, negativ gerechnet, wenn sie konvex ist), so ist

$$p = p_0 - C\left(\frac{1}{r_1} + \frac{1}{r_2}\right) \qquad (14)$$

Aus der Aussage über den Druck an der Oberfläche folgt mit Hilfe der Druckgleichung ein Zusammenhang zwischen Geschwindigkeitsänderung und Höhe. Für die stationäre drehungsfreie Bewegung ergibt sich, unter der Annahme konstanten

Drucks an der Oberfläche, aus Gleichung (6) für die Geschwindigkeit die Beziehung:

$$w = \sqrt{2g(z_0 - z)};$$

z_0 (an Stelle der Konstanten in Gleichung (6) eingeführt) ist dabei die Höhe eines ruhenden Wasserspiegels oder eines solchen Punktes (Staupunktes), an dem die Strömung vorübergehend zur Ruhe kommt. Die Geschwindigkeiten an der Oberfläche stimmen hier somit an allen Stellen mit der Geschwindigkeit $w = \sqrt{2gh}$ überein, die ein Körper beim freien Fall von der Höhe z_0 eines ruhenden Wasserspiegels bis zur Höhe z des in Rede stehenden Oberflächenpunktes erlangen würde.

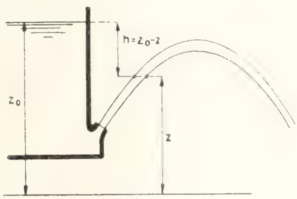


Fig. 43.

Als Beispiele mögen angeführt werden die Bewegungen beim Ausströmen aus Gefäßen; so weit es sich um dünne Strahlen handelt, ist der Druck durch das ganze Innere des Strahls, abgesehen von der nächsten Umgebung der Ausflußöffnung, genügend genau gleich dem Atmosphärendruck und daher die Geschwindigkeit überall gleich der Fallgeschwindigkeit. Die Bewegungen erfolgen danach einfach gemäß den Wurfgesetzen (vgl. Fig. 43). In der nächsten Nachbarschaft der Ausflußöffnung herrscht wegen der meist vorhandenen Krümmung der Stromlinien (II, 1) im Strahlinnern ein Ueberdruck.

Der drehungsfreien Umlaufsbewegung von II, 2e) (Geschwindigkeit $w = \frac{c}{r}$) entspricht eine freie Oberfläche, die durch die Gleichung $z = z_0 - \frac{c^2}{2r^2g}$ gegeben ist, eine Trichterform, die man häufig auf Wasseroberflächen beobachten kann (vgl. Fig. 44).

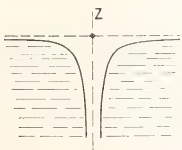


Fig. 44.

Als Gegenbeispiel einer nicht drehungsfreien Bewegung mag die gleichförmige Rotation einer Wassermasse angeführt werden, wie sie sich in einem gleichförmig um eine senkrechte Achse umlaufenden Gefäße nach einiger Zeit einstellt. Ist die Winkelgeschwindigkeit $= \omega$, die Umlaufsgeschwindigkeit also $w = \omega r$, so erhält man $z = z_0 + \frac{\omega^2 r^2}{2g}$. Die Oberfläche ist hier ein Paraboloid (vgl. Fig. 45).

1b) Wellen in tiefem Wasser. Das Gebiet der Wellenbewegungen auf einer Flüssigkeitsoberfläche ist sehr eingehend durchforscht, vornehmlich von englischen Gelehrten (Stokes, Lord Kelvin, Scott Russell u. a.). Da hier keine Wände störende Reibungen ergeben, sind die Ergebnisse der Theorie in sehr guter Uebereinstimmung mit der Beobachtung.

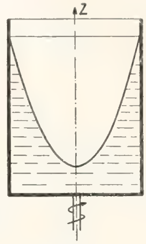


Fig. 45.

α) Der einfachste theoretische Ansatz ergibt sich unter der Annahme einer ebenen Wellenbewegung von sehr geringer Wellenhöhe; wird dabei die Annahme gemacht, daß Windstille herrscht, und die Wellen von fernher in das betrachtete Gebiet eindringen, dann ist sicher eine drehungsfreie Bewegung zu erwarten. Man kann also ein Strömungspotential ansetzen, und zwar ist für eine Wellenoberfläche $z_0 = A \cos \alpha(x - ct)$ (A Amplitude, c Fortpflanzungsgeschwindigkeit, Wellenlänge $\lambda = \frac{2\pi}{\alpha}$)

$$\Phi = cA \sin \alpha(x - ct) e^{\alpha z}.$$

Die Geschwindigkeiten sind hiermit:

$$u = cA\alpha \cos \alpha(x - ct) e^{\alpha z},$$
$$w = cA\alpha \sin \alpha(x - ct) e^{\alpha z}.$$

Die Bewegung läßt sich so charakterisieren, daß für eine nach rechts fortschreitende Welle an einem festgehaltenen Punkte des Raumes die resultierende Geschwindigkeit beständig dieselbe Größe hat (nämlich $= cA\alpha e^{\alpha z}$), und daß die Richtung der Geschwindigkeit sich gleichförmig im Sinne des Uhrzeigers bewegt, und beim Vorübergang einer Welle gerade einmal herumdreht. Nach der Tiefe zu nimmt die Bewegung ungemein rasch ab; bereits in der Tiefe gleich einer halben Wellenlänge $z = -\frac{\lambda}{2} = -\frac{\pi}{\alpha}$ ist die Amplitude nur noch etwa der 23. Teil von der an der Oberfläche. Die Stromlinien dieser Wellenbewegung sind in Figur 46 dargestellt. Die Bahnen der einzelnen Flüssigkeitsteilchen sind nahezu kreisförmig; da jedoch die Vorwärtsgeschwindigkeit in den Wellenbergen größer ist, als die Rückwärtsgeschwindigkeit im Wellental, schließen sich die Bahnen nicht genau, sondern die

Teilchen werden bei jedem Umlauf ein wenig in der Richtung der Wellenfortpflanzung verschoben.



Fig. 46.

Die Bedingung, daß an der Oberfläche konstanter Luftdruck herrschen soll, liefert nun die Größe der Fortpflanzungsgeschwindigkeit. Wird auf die Kapillarwirkungen keine Rücksicht genommen, was bei großen Wellenlängen zulässig ist, so ergibt sich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu

$$c = \sqrt{\frac{g}{\alpha}} = \sqrt{\frac{g\lambda}{2\pi}};$$

es laufen also die langen Wellen schneller als die kurzen.

Berücksichtigt man die Kapillarität nach Gleichung (14), so erhält man:

$$c = \sqrt{\frac{g\lambda}{2\pi} + \frac{2\pi C}{\varrho\lambda}} \tag{15}$$

Für lange Wellen überwiegt der erste Summand, für sehr kurze der zweite. Für die Wellenlänge $\lambda_1 = 2\pi\sqrt{\frac{C}{g\varrho}}$ hat die Fortpflanzungsgeschwindigkeit einen kleinsten Wert, nämlich $c_1 = \sqrt[4]{\frac{4gC}{\varrho}}$. Für Wasser ($\varrho = 1$, $C = 74$) wird $\lambda_1 = 1{,}72$ cm und $c_1 = 23{,}3$ cm/sec

Man nennt Wellen, deren Wellenlänge größer ist als λ_1, Schwerewellen, die kleineren Kapillarwellen.

Die Verhältnisse der Wellen von endlicher Amplitude sind für den Fall der Schwerewellen näher untersucht (Stokes); es ergibt sich, daß die Wellenberge stärker gekrümmt sind, wie die Wellentäler. Die Grenzform, bei deren Ueberschreiten Schäumen eintritt, zeigt Kämme mit einem Winkel von 120°. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit steigt mit zunehmender Amplitude etwas an (um 20 v. H. bei der Grenzform).

Anmerkung. Die vielfach beschriebene Gerstnersche Welle, bei der die Flüssigkeitsteilchen genaue Kreisbahnen beschreiben und die Wellenform eine Zykloide ist, ist physikalisch unmöglich, da bei ihr die Teilchen eine Drehung haben müßten, entgegengesetzt derjenigen, die die Reibung eines in der Wellenrichtung wehenden Windes erzeugen könnte.

β) Von der bisher als Fortpflanzungsgeschwindigkeit bezeichneten Geschwindigkeit c ist wohl zu unterscheiden die Geschwindigkeit, mit der eine „Wellengruppe" fortschreitet. Unter Wellengruppe wird dabei eine Anzahl aufeinander folgender Wellen verstanden, vor und hinter denen der Flüssigkeitsspiegel in Ruhe ist. Durch Betrachtung der Interferenz von Wellenzügen mit wenig verschiedener Wellenlänge findet man die Beziehung für die Gruppengeschwindigkeit c':

$$c' = c - \lambda\frac{dc}{d\lambda}.$$

Die Rechnung ergibt für den Grenzfall der Schwerewellen $c' = \frac{1}{2}c$, für den der Kapillarwellen $c' = \frac{3}{2}c$; für die Minimalgeschwindigkeit c_1 ergibt sich $c_1' = c_1$. Man beobachtet dementsprechend, daß bei Schwerewellen fortwährend an der Front der Gruppe Wellen verschwinden und hinten entsprechend neue entstehen; bei Kapillarwellen entstehen im Gegensatz hierzu in regelmäßigen Abständen vor der Front neue Wellen, während hinten eine gleiche Anzahl verschwindet.

Bei der natürlichen durch Wind bewegten Wasseroberfläche bewegen sich Gruppen von Wellen verschiedener Längen und verschiedener Richtungen durcheinander, so daß sehr verwickelte Interferenzbewegungen zustande kommen. Durch Entgegenbewegung von zwei gleichartigen Wellenzügen bezw. durch Reflexion der Wellen an einer senkrechten Ufermauer, entstehen stehende Wellen (Plätscherwellen).

Ein störendes Objekt in einer Flüssigkeitsoberfläche, das sich gegen die Flüssigkeit verschiebt (eine Angelschnur oder ein Pfahl in fließendem Wasser, ein Schiffbug in ruhendem usw.), erzeugt so lange keine Wellen, als es sich mit kleinerer Geschwindigkeit als die kleinste Wellengeschwindigkeit c_1 bewegt. Bei etwas größerer Geschwindigkeit lagern sich, den Eigenschaften ihrer Gruppengeschwindigkeit entsprechend, nach vorn Kapillarwellen, nach hinten (in einem sektorförmigen Gebiet) Schwerewellen an. Bei großen Geschwindigkeiten treten die Kapillarwellen praktisch ganz zurück, und es ergibt sich ein System von Schwerewellen, das einen Sektor von

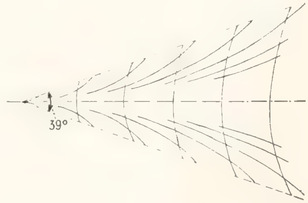


Fig. 47. Wellensystem. Nach Ekman.

39° Zentriwinkel hinter dem störenden Objekt erfüllt und auf die halbe Länge des relativ zum Wasser zurückgelegten Weges zurückreicht. Bei einem Schiff ergibt sich ein solches Wellensystem, das vom Bug ausgeht, und ein ähnliches, vom Heck ausgehendes, das mit dem ersteren interferiert. Die theoretischen Untersuchungen über diesen Gegenstand (von Lord Kelvin u. a.) stehen in gutem Einklang mit der Beobachtung.

γ) Bei Wellen auf der Grenzfläche zwischen zwei übereinander geschichteten Flüssigkeiten hat man in den Formeln an Stelle der Schwere g den Wert $g \cdot \frac{\varrho_1 - \varrho_2}{\varrho_1 + \varrho_2}$, an Stelle der Dichte ϱ den Wert $\varrho_1 + \varrho_2$ einzusetzen, sonst bleiben (für kleine Wellenamplituden) alle Verhältnisse ungeändert. Bewegen sich die beiden Flüssigkeiten längs ihrer Grenzfläche übereinander weg, so ist (Drehungsfreiheit in beiden Flüssigkeiten vorausgesetzt) die ebene Grenzfläche stabil, solange die Verschiebungsgeschwindigkeit V kleiner ist als $\frac{\varrho_1 + \varrho_2}{\sqrt{\varrho_1 \varrho_2}} \cdot c_1$, wo c_1 die kleinste Fortpflanzungsgeschwindigkeit bei gegeneinander ruhenden Flüssigkeiten ist (s. oben). Ist V größer als dieser Wert, so ist die Grenzfläche instabil, sie kräuselt sich. Für Wasser und Luft ist $\varrho_1 : \varrho_2 = 800$. Die Windgeschwindigkeit, bei der die Wellenbildung einsetzt, ist demnach 28,3 . 23,3 = 660 cm/sec. Die bei dieser Untersuchung vernachlässigte Reibung zwischen Wind und Wasser ist vermutlich bei den wirklichen Vorgängen ebenfalls von Einfluß.

δ) Die bei der Untersuchung von Wellenbewegungen angewandten Rechenmethoden finden häufig Anwendung beim Studium der Stabilität oder Instabilität einer Flüssigkeitsbewegung. Man nimmt irgendeine wellenförmige Störung an und sieht zu, ob die Amplitude sich dauernd in den anfänglichen Grenzen hält (oder auch abnimmt), oder ob sie zunimmt. Trifft für alle Wellenlängen der erstere Fall zu, so ist Stabilität vorhanden; gibt es anwachsende Wellen, so ist die Bewegung instabil.

Man erhält so in dem Fall der zwei übereinander weg strömenden Flüssigkeiten immer Instabilität, wenn die Kapillarspannung zwischen ihnen Null ist (übereinander geschichtete Gase). Die Instabilität führt zur Vermischung. Lange Wellen, deren Fortpflanzungsgeschwindigkeit bei gegeneinander ruhenden Gasschichten größer ist als $\frac{\sqrt{\varrho_1 \varrho_2}}{\varrho_1 + \varrho_2}$ V, können dabei bestehen bleiben. Solche Wogen werden in der freien Atmosphäre, wo warme Luft über kältere geschichtet ist, vielfach beobachtet (Helmholtzsche Luftwogen).

Ist eine schwach gewellte dünne Wand in einer Flüssigkeitsströmung vorhanden, vgl. Figur 48, so stellt sich in den hohlen Teilen erhöhter Druck ein, in den erhabenen Unterdruck. Die Flüssigkeitsströmung sucht demnach die Durchbiegung der Wand zu vergrößern. Das Flattern der Fahnen hat hierin seinen Grund.

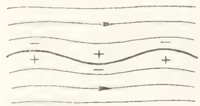


Fig. 48.

Kehrt man in Figur 48 die Strömungsrichtung der einen Seite um, so ändert das die Druckunterschiede nicht; man versteht hieraus leicht, daß Trennungsflächen instabil sind. Die Umgestaltung, die eine Trennungsfläche unter diesen Einflüssen bei einer anfänglich wellenförmigen Störung erfährt, ist in Figur 49 dargestellt.



Fig. 49.

Erwähnung verdient ferner eine Untersuchung von Lord Rayleigh, die zeigt, daß ein zylindrischer Flüssigkeitsstrahl wegen der Kapillarkräfte instabil ist, und deshalb in Tropfen zerfällt.

10c) Bewegungen in seichten Gewässern. In einem seichten Gewässer pflanzen sich Wellen etwas langsamer fort, wie in einem tiefen, die Wirkung wird aber erst merklich, wenn die Tiefe weniger als ein Drittel der Wellenlänge beträgt. Für Wellen, die sehr lang gegenüber der Wassertiefe (a) sind, wird die Fortpflanzungsgeschwindigkeit unabhängig von λ

$$c_0 = \sqrt{g a} \tag{16}$$

Da bei diesen Wellen die Geschwindigkeit der Wasserbewegung bis zum Grund hinunter fast die gleiche Stärke behält (die Bahnen sind annähernd Ellipsen, die nach unten hin immer flacher werden), so nennt man sie Grundwellen. Die Gruppengeschwindigkeit stimmt hier mit der Wellengeschwindigkeit überein, so daß also Wellengruppen beliebiger Form sich ohne Verzerrung fortpflanzen.

Die genaue Formel für Schwerewellen von kleiner Amplitude bei endlicher Wassertiefe ist

$$\sqrt{\frac{g\lambda}{2\pi}\mathfrak{Tg}\frac{2\pi a}{\lambda}}$$

da $\mathfrak{Tg}\,x$ (tangens hyperbolica) für kleine Werte $= x$, für große $= 1$ ist, ergeben sich hieraus die genannten Grenzfälle in einfacher Weise.

Anmerkung. Ob ein Gewässer als seicht anzusehen ist oder nicht, hängt also von der Größe der Wellenlänge ab. Für die Wellenbewegung der Ebbe und Flut z. B. ist der Ozean als seichtes Gewässer anzusehen.

Bei Wellen von großer Wellenhöhe laufen in seichtem Wasser die Wellenberge — entsprechend der dort größeren Wassertiefe — schneller als die Wellentäler, die Wellenberge werden deshalb nach vorn immer steiler und überstürzen sich schließlich.

Stehende Schwingungen werden in tiefen, wie in seichten Becken beobachtet. Die Schwingungszeit ergibt sich z. B. in länglichen seichten Becken gleich der Zeit, die eine Grundwelle braucht, um die Länge des Beckens hin und zurück zu durchlaufen.

Eine andere Bewegungsform, die in seichten Gewässern und in Kanälen da vorkommt, wo zwei Strömungen mit verschiedenen Geschwindigkeiten aufeinander stoßen, ist der Schwall. Die Wasseroberfläche bildet dabei eine Stufe, deren Uebergangszone unregelmäßige turbulente Bewegungen aufweist.

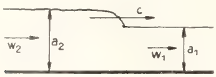


Fig. 50.

Man kann die Aufgabe mit dem Impulssatz behandeln (ähnlich wie II, 4c) und findet das geometrische Mittel der Geschwindigkeiten, die der Schwall relativ zu den Flüssigkeitsmassen vor und hinter ihm hat, gleich der Geschwindigkeit der Grundwelle für das arithmetische Mittel der Wassertiefen:

$$(c - w_1)(c - w_2) = g \cdot \frac{a_1 + a_2}{2}.$$

Die Schwallhöhe hängt mit der Geschwindigkeitsdifferenz zusammen durch die Gleichung

$$w_2 - w_1 = (a_2 - a_1)\sqrt{\frac{2\,a_1\,a_2}{g\,(a_1 + a_2)}}.$$

Solche Stufenwellen werden beobachtet, wenn in der Brandung an flachem Strand Wellen gegen ruhendes oder gegenbewegtes Wasser anlaufen; in einigen Flüssen mit trichterförmig verengter Mündung (Ems, Seine, Garonne u. a.) entsteht infolge der Ebbe- und Flutbewegung durch Ueberstürzen der Flutwelle ein gegen den Ebbestrom flußaufwärts wandernder Schwall. In Kanälen kann er bei plötzlicher Geschwindigkeitsänderung der Strömung (z. B. plötzlichem Abschluß) ebenfalls beobachtet werden.

1d) Strömende Bewegung in offenen Kanälen. Der Einfachheit halber soll nur die stationäre Bewegung behandelt und auch die Breite des rechteckig angenommenen Kanals konstant angenommen werden. Die Reibung sei vernachlässigt.

Für den Spiegel gilt dann die Beziehung, daß $w = \sqrt{2gh}$ ist, wo $h = z_0 - z$ als die Senkung des Spiegels gegen den eines Sees, aus dem das Wasser kommt, angesehen werden kann.

α) Unter der Annahme eines sehr wenig gekrümmten Bettes und Wasserspiegels lassen sich die Trägheitswirkungen der senkrechten Geschwindigkeitskomponenten (also die „Zentrifugalkräfte" der Wassermassen) vernachlässigen; dies gibt statische Druckverteilung in jedem Querschnitt und damit nach der Druckgleichung konstante Geschwindigkeit w für alle Punkte eines Querschnittes. Unter diesen Voraussetzungen werde die Bewegung über einen flachen Wehrrücken untersucht, bei der sekundlich ein bestimmtes Wasservolumen Q durch jeden

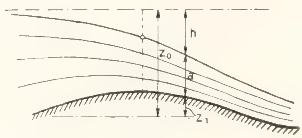


Fig. 51.

Querschnitt strömt. Ist h die Spiegelsenkung und a die Wassertiefe, b die Breite, so ist

$$Q = a\,b\sqrt{2gh};$$

ist ferner z_1 die Ordinate des Wehrrückens, z_0 die des Seespiegels, so ist (vgl. Fig. 51)

$$h + a = z_0 - z_1$$

oder

$$h + \frac{Q}{b\sqrt{2gh}} = z_0 - z_1.$$

Aus dieser Gleichung ergibt sich ein Verlauf von $z_0 - z_1$ mit h, den die Figur 52 darstellt. $z_0 - z_1$ besitzt ein Minimum $= \frac{3}{2}\sqrt[3]{\frac{Q^2}{b^2 g}}$; steht der Seespiegel um weniger als diese Größe über

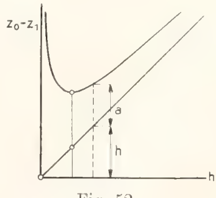


Fig. 52.

dem Wehrrücken, so ist das Ueberströmen der gegebenen Menge Q unmöglich, steht er höher, so ergeben sich für jede Stelle des Wehrs (jedes z_1) zwei Werte von h und a. Die Zeichnung ergibt für die verschiedenen Seespiegel die in Figur 53

wiedergegebenen Gestalten des Wasserspiegels. Sowohl die von I nach II führenden Kurven, wie

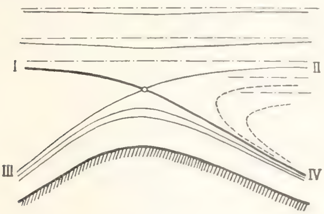


Fig. 53.

die von III nach IV führenden entsprechen möglichen Strömungen, wie dies aus den Figuren 54 und 55 zu erkennen ist. Die Strömungsfigur von

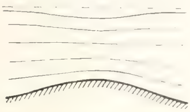


Fig. 54.

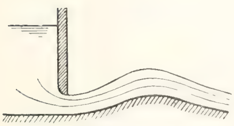


Fig. 55.

Figur 51 ist, wie man erkennt, die einzige von I nach IV führende Linie; sie gehört dem vorerwähnten tiefsten Seespiegel an. Mit $(z_0 - z_1)_{\min.} = H$ ergibt sich die überfließende Menge zu $Q = b\sqrt{g}\cdot(\frac{2}{3}H)^3 = 0{,}385\, bH\sqrt{2gH}$, was mit der Beobachtung gut übereinstimmt.

Von den punktierten Kurven zwischen II und IV, die niedrigeren Spiegeln entsprechen, tritt der obere Ast ebenfalls in Erscheinung, indem bei einem Unterwasserstand, der höher ist als der in Figur 51, sich durch einen stationären Schwall („Wassersprung") der Uebergang von der Kurve I—IV aus herstellt (vgl. Fig. 56).

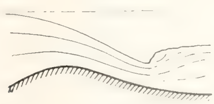


Fig. 56.

Es verdient Erwähnung, daß bei dem Minimum von $z_0 - z_1$, also bei der Strömung nach Figur 51, über dem Wehrscheitel $h = \frac{1}{2}a$ und deshalb $w = \sqrt{ga}$, also gleich der Geschwindigkeit c_0 der Grundwelle bei der Wassertiefe a ist. Da gezeigt werden kann, daß irgendwelche Anschwellungen des Wasserspiegels nur dann flußaufwärts vordringen können, wenn die Strömungsgeschwindigkeit kleiner ist als die Grundwellengeschwindigkeit, so ist hieraus verständlich, daß, wenn, ausgehend von der Strömung der Figur 51, das Unterwasser ansteigt, der Schwall vor der mit größerer als Grundwellengeschwindigkeit erfolgenden Strömung zum Stehen kommt. Die Stelle, an der dies eintritt, bestimmt sich aus der unter c) für den Schwall abgeleiteten Beziehung, die hier $w_1 w_2 = g \frac{(a_1 + a_2)}{2}$ lautet.

Die in Figur 54 und 55 zur Darstellung gebrachten Ergebnisse lassen sich so aussprechen, daß bei Strömungsgeschwindigkeiten, die kleiner sind, als die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Grundwelle, über einer Bodenerhebung eine Spiegelsenkung entsteht, bei größeren Geschwindigkeiten als die der Grundwelle dagegen eine Spiegelerhebung, die stärker ist als die Bodenerhebung.

β) Bei stärkeren Bettkrümmungen und Spiegelkrümmungen müssen die senkrechten Beschleunigungen der Wassermassen berücksichtigt werden. Es gibt eine sehr brauchbare Annäherungstheorie, bei der ein linearer Zusammenhang der Krümmung einer Stromlinie mit der von Spiegel und Bett angenommen wird, und nun unter Berücksichtigung der durch die Zentrifugalkräfte modifizierten Druckverteilung Gleichungen für den Zusammenhang der mittleren Geschwindigkeit und der Spiegelkurve ermittelt werden. Diese eindimensionale Theorie liefert bereits alle wichtigen Details. Es ergeben sich, ganz entsprechend der exakten Wellentheorie, bei Geschwindigkeiten, die kleiner sind als die der Grundwelle, hinter einer quer zum Fluß verlaufenden Bodenunebenheit stationäre Wellen, wie sie auch beobachtet werden. Der stationäre Schwall ist ebenfalls unter gewissen Umständen von Wellen begleitet. Bei Annäherung an die Grundwellengeschwindigkeit wächst die Länge und Höhe der Wellen bedeutend an, über der Grundwellengeschwindigkeit bleibt allein eine Erhebung über der Bodenschwelle bestehen.

Von Unebenheiten an den Seitenwänden gehen bei mäßigen Geschwindigkeiten schräge Wellen, ähnlich den unter 1b) beschriebenen Schiffswellen aus; bei Geschwindigkeiten über der Grundwellengeschwindigkeit gesellen sich zu diesen schräge Grundwellen, die sich über die ganze Breite des Gerinnes fortpflanzen und sich vielfach gegenseitig durchkreuzen.

2. Strömung mit Widerständen (technische Hydraulik). a) Ausfluß aus Mündungen. Bei kleinen Mündungen in dünner Wand ist zunächst zu beachten, daß der Strahl sich wegen der beim Zuströmen auf die Mündung vorhandenen radialen Geschwindigkeitskomponenten nach dem Durchgang durch die Mündung noch etwas zusammenzieht (Strahlkontraktion). Bei Mündungen in ebener Wand (Fig. 57) ist die Kontraktionsziffer α (Verhältnis von Strahlquerschnitt zu Lochquerschnitt) = 0,61 bis 0,64, bei kegelförmigen Ansatzröhren größer, bei guter Abrundung der Oeffnung (Fig. 58) nahezu = 1. Außer der Kontrak-

tion ist auch ein Geschwindigkeitsverlust vorhanden, der meist summarisch nach Versuchsergebnissen durch eine Geschwindigkeitsziffer φ berücksichtigt wird:

$$w = \varphi\sqrt{2gh}.$$

Die Ausflußmenge wird damit

$$Q = \alpha F \cdot \varphi\sqrt{2gh}.$$

Das Produkt $\alpha\varphi = \mu$ wird Ausflußziffer genannt. Die Geschwindigkeitsziffer ist bei

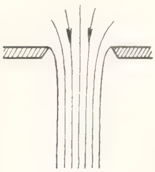


Fig. 57.

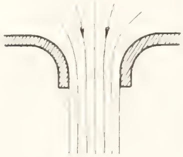


Fig. 58.

Mündungen der obigen Art je nach Form und Größe $\varphi = 0{,}96 \sim 0{,}995$. Bei scharfkantig anschließenden Ansatzröhren (Fig. 59) ist $\varphi = 0{,}8 \sim 0{,}88$; α ist hier $= 1$.

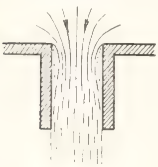


Fig. 59.

Ist die Höhe der Oeffnung nicht klein gegen h, so muß die Verschiedenheit von h für die einzelnen Stromfäden berücksichtigt werden. Man hilft sich in der technischen Hydraulik hier dadurch, daß man sich die Oeffnung aus einer großen Anzahl kleiner Oeffnungen zusammengesetzt denkt, und für die kleinen Oeffnungen nach den vorstehenden Formeln rechnet. Das Resultat für die große Oeffnung wird so nach durch eine Integration erhalten. Man erhält z. B. so für eine rechteckige Oeffnung von nebenstehenden Abmessungen (Fig. 60)

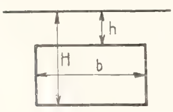


Fig. 60.

$$Q = \tfrac{2}{3}\mu b\sqrt{2g}\,(H^{3/2} - h^{3/2})$$

Ist eine merkliche Zuflußgeschwindigkeit (w_0) in dem Raum vor der Oeffnung vorhanden, dann ist der ideelle Wasserspiegel, von dem aus die Höhen H und h gerechnet werden, um $\frac{w_0^2}{2g}$ höher anzusetzen, als der des fließenden Wassers. Für einen Ueberfall, d. h. eine oben offene rechteckige Oeffnung (Fig. 61) wird hierbei $h = 0$ gesetzt. Trotz der veränderten Verhältnisse stimmt die Ausflußziffer einigermaßen mit der für kleine Oeffnungen überein. Es ist (nach Poncelet und anderen) $\mu = 0{,}60$ bis $0{,}585$ für $H : b = {}^1/_4$ bis 1. Für den in III, 1d) behandelten flachen Wehrrücken ist theoretisch $\mu = 0{,}577$, praktisch etwas kleiner. Die Ueberfallbewegung ist deshalb sehr genau studiert, weil sie eine sehr bequeme und auch zuverlässige Methode zur Messung von Wassermengen ist.

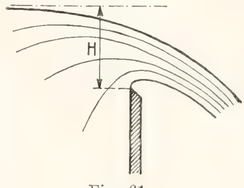


Fig. 61.

2b) Widerstände bei Querschnittsänderungen in Rohrleitungen (für Flüssigkeiten und Gase gemeinsam gültig; bei Flüssigkeiten gibt man meist „Druckhöhen" $\frac{p_0 - p_1}{\gamma}$ usw. an, bei Gasen meist die Druckdifferenzen selbst. γ ist dabei $= g\varrho$).

Eine allmähliche Verengerung der Rohrleitung bringt nach II, 5f) keine merklichen Widerstände mit sich. Sie ist deshalb für die Messung der durchfließenden Mengen geeignet.

Es wird

$$Q = \sqrt{\frac{2g(p_0 - p_1)}{\gamma\left(1 - \eta\left(\frac{F_1}{F_0}\right)^2\right)}}$$

(vgl. Fig. 62 und 63). Die Durchflußziffer μ ist nahezu $= 1$; η ist etwa $= 1{,}1$ zu setzen und

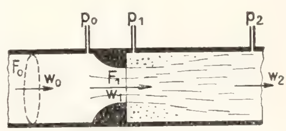


Fig. 62. Düsenrohr.

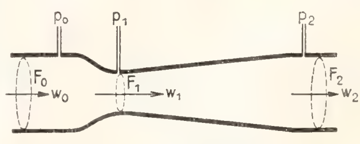


Fig. 63. Venturirohr.

bedeutet eine Berücksichtigung der ungleichförmigen Geschwindigkeitsverteilung in der Zuströmung.

Die Verluste bei allmählicher Erweiterung sind ziemlich beträchtlich. Die wirk-

lich zu erreichenden Drucksteigerungen sind etwa 0,8 bis 0,85 der theoretischen, der Druckhöhenverlust also $\zeta \cdot \frac{w_1^2 - w_2^2}{2g}$ mit $\zeta = 0{,}15$ bis 0,2.

Bei plötzlicher Erweiterung ergibt sich (vgl. II, 4c) ein Druckhöhenverlust von $\frac{(w_1 - w_2)^2}{2g}$. Plötzliche Verengerung ergibt dadurch einen Verlust, daß sich in der Verengerung eine Kontraktion einstellt und sich der Strahl dann wieder ausbreitet (Fig. 64).

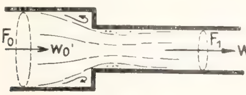


Fig. 64.

Der Verlust wird demnach gleich $\frac{w_1^2}{2g}\left(\frac{1}{\alpha} - 1\right)^2$. Der Geschwindigkeitsverlust in der Ansatzröhre Figur 59 ist nach dem gleichen Gesichtspunkt zu beurteilen.

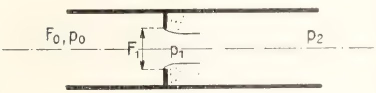


Fig. 65. Röhre mit Drosselscheibe.

Bei einer Röhre nach Figur 65 ist entsprechend der Verlust $p_0 - p_2 = \frac{w_0^2}{2g}\left(\frac{F_0}{\alpha F_1} - 1\right)^2$. Die Kontraktionsziffer ist in solchen Fällen von dem Verhältnis $F_1 : F_0$ abhängig. Da diese Einrichtung ebenfalls, wie die in Figur 62 und 63 dargestellten, mittels Beobachtung der Druckdifferenz $p_0 - p_1$ zur Mengenmessung verwendet wird, sei angegeben, daß nach Versuchen von Weisbach $\alpha = 0{,}63 + 0{,}37\left(\frac{F_1}{F_0}\right)^3$ gesetzt werden kann.

Die Drucksteigerung $p_2 - p_1$ in einem plötzlich oder allmählich erweiterten Rohr wird in den Strahlapparaten dazu verwendet, andere Flüssigkeiten anzusaugen und fortzuschaffen. Unter den Anwendungen sind zu nennen die Wasserstrahlluftpumpe, mit der man beträchtliche Luftleere herstellen kann (damit $p_2 - p_1$ gleich einer Atmosphäre wird, muß w_1 etwa 20 m/sec sein), ferner der Bunsenbrenner, bei dem der aus einer Düse austretende Gasstrahl Luft ansaugt und sich mit ihr mischt. Eine andere Anwendung ist das Lokomotivblasrohr, bei dem der aus dem Zylinder strömende Dampf die Verbrennungsgase aus der Rauchkammer absaugt und so die Verbrennung unterhält. Eine sehr merkwürdige Anwendungsform ist der Jnjektor, der mittels Dampf angesaugtes Wasser in denselben Dampfkessel pumpt, aus dem der Dampf entnommen wird (die Wirkung ist durch die Dichtevermehrung zu erklären, die der Dampf bei seiner Kondensation auf dem Wasser erfährt). Auf die Theorie des Strahlapparats, die sich auf dieselben Beziehungen aufbaut, wie die der vorgenannten Apparate, kann hier nicht eingegangen werden.

2c) Widerstände in geraden Kanälen und Flußläufen. Die Widerstände in geraden glatten Rohrleitungen sind bereits in II, 5g) behandelt. Das dort besprochene Aehnlichkeitsgesetz trifft für rauhe Rohroberflächen nicht mehr genau zu, da im allgemeinen die Rauhigkeiten bei verschiedenen Rohrdurchmessern nicht geometrisch ähnlich sind. Man benutzt in der Praxis meist formal ein Gesetz, bei dem der Widerstand der zweiten Potenz der Geschwindigkeit proportional ist:

$$\frac{1}{l}\,\frac{p_1 - p_2}{\gamma} = \frac{\lambda}{r}\,\frac{w^2}{2g}.$$

Die Widerstandsziffer λ ist dabei nicht als eine genaue Konstante anzusehen; sie ist vielmehr eine verwickelte Funktion des Durchmessers, der Geschwindigkeit, der Zähigkeit und der Rauhigkeit, die allerdings für den praktischen Anwendungsbereich keine allzustarke Veränderlichkeit zeigt. In glatten Rohren ist gemäß dem früheren $\lambda = 0{,}133\sqrt[4]{\frac{\nu}{wr}}$ zu setzen (Blasius), was für $R = \frac{wr}{\nu} = 2000$, 6000, 32 000, 100 000 und 500 000 die Werte 0,020, 0,015, 0,010, 0,0075 0,005 ergibt. Für rauhe Röhren ist λ je nach der Rauhigkeit größer und steigt bis zum zweifachen bei kleinen und zum drei- bis vierfachen bei großen Reynoldsschen Zahlen.

Die vielen Formeln für den Rohrwiderstand,

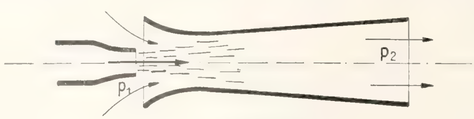


Fig. 66. Strahlapparat.

die von älteren Experimentatoren stammen (so die von Weisbach, Darcy, H. Lang u. a.), berücksichtigen nicht den Einfluß der Zähigkeit und geben ein unvollständiges und vielfach widersprechendes Bild der Sachlage. Rationelle

Zusammenstellungen, bei denen die Widerstandswerte abhängig von der Reynoldsschen Zahl dargestellt werden, sind erst in der letzten Zeit häufiger geworden (vgl. etwa Gümbel, Schiffbautechnische Gesellschaft 1912).

Bei Kanälen und besonders bei natürlichen Flußläufen kommt eine weitere Verwickelung dadurch hinein, daß die Rauhigkeit des Bettes durch die Bodenart, besonders aber durch die Wassergeschwindigkeit selbst beeinflußt wird, indem die Korngröße desjenigen Bodenmaterials, das nicht weggeschleppt wird, um so größer ist, je größer die Wassergeschwindigkeit.

Der Widerstand wird zweckmäßig durch das Spiegelgefälle $i = \frac{z_1 - z_2}{l}$ ausgedrückt.

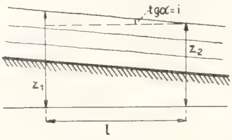


Fig. 67.

Bei der großen Rauhigkeit ist der Widerstand wesentlich durch Druckdifferenzen an den Bodenunebenheiten verursacht, und daher bei gegebener Rauhigkeit ziemlich genau proportional mit dem Quadrat der Geschwindigkeit. Die Gestalt des Querschnitts wird meist durch den sogenannten hydraulischen Radius oder Profilradius:

$$r_h = \frac{\text{durchflossener Querschnitt}}{\text{benetzter Umfang}}$$

in die Formeln eingeführt (für ein Rohr von Kreisquerschnitt, wie für eine halbkreisförmige Rinne ist $r_h = \frac{1}{2} r$, für ein sehr flaches rechteckiges Bett gleich der Tiefe).

Die älteste Formel (von de Chézy) setzt

$$i = \frac{\lambda_1}{r_h} \cdot \frac{w^2}{2g}$$

oder, wie die Formel gewöhnlich geschrieben wird

$$w = C \sqrt{r_h \cdot i} \qquad (17)$$

C hat dabei nach Eytelwein für Kanäle den Wert 51 $m^{1/2}\,sec^{-1}$.

Spätere Forscher haben die Formel dadurch verbessert, daß sie C nicht konstant, sondern als eine langsam veränderliche Funktion des Profilradius und einer Rauhigkeitsziffer annahmen. Da mit dem Gefälle auch die Rauhigkeit wechselt, findet man auch einen Einfluß von i auf die Größe von C. Auf eine Wiedergabe der Formeln muß hier verzichtet werden. Die Werte für C schwanken bei Tiefen von 0,5 bis 3 m von 80 bei Kanälen aus glattem Holz oder glatt geputztem Mauerwerk, 60 bis 70 bei rauheren Wänden bis 32—50 bei Erdwänden und 24 bis 40 bei Gerölle. Zum Vergleich sei erwähnt, daß diese Zahlen Werten in λ von 0,006 bis 0,068 entsprechen.

Ueber die Verteilung der Geschwindigkeit über den Querschnitt sind vielfach Beobachtungen angestellt. Ein Beispiel für die sich ergebenden Isotachen (Linien gleicher Geschwindigkeit) ist in Figur 68 gegeben.

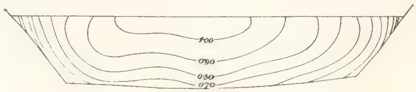


Fig. 68.

Die häufig gemachte Beobachtung, daß der Ort der größten Geschwindigkeit nicht an der Oberfläche, sondern etwas darunter ist, hat bis jetzt keine ausreichende Erklärung gefunden.

2d) Ungleichförmige Strömung in Flüssen und Kanälen. Die Bewegungszustände, die sich in einem Fluß vor oder hinter einem Wehr oder einer ähnlichen Unterbrechung des stetigen Laufes einstellen, haben das Interesse der Hydrauliker in hohem Maß in Anspruch genommen. Bei Vorgängen, die sich innerhalb relativ kurzer Flußstrecken abspielen, kann man in erster Annäherung von der Reibung absehen, und erhält so die in III, 1d) dargelegten Gesetzmäßigkeiten. Für viele Fragen ist indes gerade die Berücksichtigung des Strömungswiderstandes von entscheidendem Einfluß. Man verwendet hierbei fast durchweg die einfache Chézysche Formel, mit einem passend gewählten Wert von C. Für den Fall, daß die Krümmung der Bahnen der Wasserteilchen nicht berücksichtigt zu werden braucht, wird sonach das Spiegelgefälle $i = -\frac{dz}{dx}$ der Summe aus dem Widerstand $\frac{1}{C^2 r_h} w^2$ und der nach der Druckgleichung vorhandenen Beschleunigungswirkung $\frac{d}{dx}\left(\frac{w^2}{2g}\right)$ gleichzusetzen sein. Die Kontinuitätsgleichung $w \cdot F = \text{const.}$ bringt, da der Stromquerschnitt von der Wassertiefe abhängig ist, das Spiegelgefälle mit dem Sohlengefälle i_1 in Verbindung.

Für einen breiten Fluß von gleichmäßiger Sohlenneigung und von der Breite nach konstanter Wassertiefe (wo also der Profilradius r_h gleich der Wassertiefe a wird) werden die Verhältnisse am einfachsten. Es zeigt sich, daß man zu unterscheiden hat, ob die dem gleichförmigen Strömen entsprechende Geschwindigkeit kleiner oder größer ist als die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Grundwellen (Gleichung (16) und (17))

$$w = C\sqrt{a i_1} = \sqrt{g a}$$

was einfach $i_1 = \frac{g}{C^2}$ liefert.

Man nennt Wasserläufe, deren Sohlengefälle kleiner als der kritische Wert $\frac{g}{C^2}$ ist, „Flüsse“, die mit einem größeren Gefälle „Wildbäche“. Unter Annahme des Eytelweinschen Wertes für C wird das kritische Gefälle = 0,0038.

Die Rechnung ergibt nun für Flüsse oberhalb eines Stauwerks stetigen Spiegelverlauf, für Wildbäche unstetigen Verlauf mit Wassersprung. Der Ausgleich einer abweichenden Geschwindigkeit unterhalb eines Hindernisses geht beim Wildbach immer stetig vor sich, beim Fluß dagegen unstetig oder stetig, je nachdem die Grundwellengeschwindigkeit überschritten war oder nicht. In Figur 69 und 70 sind die aus den Rechnungen

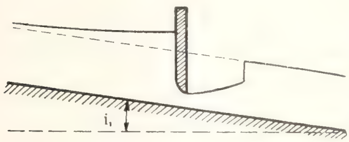


Fig. 69. Fluß.

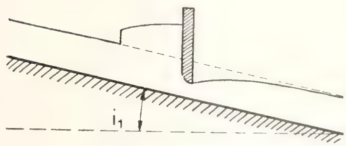


Fig. 70. Wildbach.

folgenden „Staukurven“ für ein bestimmtes Beispiel in stark verkürzter Darstellung wiedergegeben. Es sei hierzu erwähnt, daß der Fluß zwischen der „Spannschütze“ und dem Wassersprung „wild“ ist, während der Wildbach zwischen Wassersprung und der Spannschütze als Fluß läuft.

Wo starke Vertikalbewegungen auftreten, müssen die Vertikalbeschleunigungen berücksichtigt werden; eine Uebertragung des in III, 1 d β Auseinandergesetzten auf den Fall der Strömung mit Reibung ergibt u. a., daß der Fluß oberhalb des Stauwerks ohne Wellen, unterhalb mit Wellen (von mit der Entfernung vom Stauwerk abnehmender Höhe) fließt. Der Wildbach fließt ohne Wellen, doch kann der Wassersprung, wenn das Gefälle nicht weit vom kritischen abweicht, durch Wellen abgelöst werden, von denen jede folgende stufenartig höher liegt (Boussinesq). Diese theoretischen Resultate stimmen gut mit der Beobachtung.

Zeitlich veränderliche Strömungen sind ebenfalls vielfach untersucht, so z. B. die Einwirkung von Ebbe und Flut auf Flußläufe, die zu sehr verwickelten Ergebnissen führt; ferner die Fortpflanzung von Hochwassern. Es ergibt sich hier, daß das Hochwasser, solange keine Ueberflutung der Ufer eintritt, mit etwa $^4/_3$ der Strömungsgeschwindigkeit weiter wandert (durch die wegen des höheren Wasserstandes schneller fließenden Wassermassen der Hochwasserwelle wird das im Fluß vorher vorhandene Wasser zusammengeschoben, so daß das Hochwasser schneller fortschreitet als das Wasser in ihm). Durch den Eintritt von Ueberflutungen wird die Fortpflanzung des Hochwassers verlangsamt und die Höhe vermindert. Da die Wassermassen im Maximum des Hochwassers schneller fließen als die übrigen, so eilt das Maximum mit der Zeit vor, man findet deshalb regelmäßig, daß Hochwasser schnell steigen und langsam fallen.

Von besonderem Interesse, aber noch nicht sehr weit geklärt, sind die Fragen nach der Wechselwirkung eines Flusses mit seinem Bett. Die Sohle des Bettes ist dadurch, daß bei geringen Geschwindigkeiten vom Fluß mitgeführte Sinkstoffe abgesetzt, und bei größeren Geschwindigkeiten die Ablagerungen wieder angegriffen werden, in fortwährender Bewegung, so daß der Fluß durch seine Wasserbewegung die Form seines Bettes selbst bestimmt. Besonderen Einfluß hat natürlich die Aufeinanderfolge von Hochwasser und Niedrigwasser.

Die vielfach beobachteten Sandbänke wandern dadurch, daß sie stromaufwärts von der Strömung angegriffen werden, und die in Bewegung gebrachten Massen sich hinter ihnen in ruhigerem Wasser wieder absetzen, langsam flußabwärts. In Krümmungen des Flusses gelangt das schneller fließende Oberflächenwasser durch Zentrifugalwirkung nach außen und drängt das mit Sinkstoffen angereicherte Tiefenwasser nach innen; die Wirkung ist eine Vertiefung des Bettes auf der Außenseite, Verflachung innen. Die weitere Folge ist eine fortwährende Zunahme der Krümmung; es erklärt sich hieraus die auffallend gewundene Form der meisten natürlichen Flußläufe (Mäanderbildung). Diese Vorgänge werden in den Flußbaulaboratorien im kleinen mit guter Übereinstimmung nachgeahmt.

3. Widerstand von Körpern in Flüssigkeit. a) Allgemeine Bemerkungen über das Widerstandsgesetz. α) Für den Widerstand, den eine Flüssigkeit der Bewegung eines in ihr befindlichen Körpers vermöge ihrer Trägheit entgegensetzt, hat schon Newton den Schluß gezogen, daß dieser Widerstand proportional der Flächenausdehnung des Körpers quer zur Bewegungsrichtung (F), ferner proportional der Dichte der Flüssigkeit (ϱ) und dem Quadrat der Geschwindigkeit (V) sein muß. Dieses Ergebnis läßt sich durch eine sehr einfache

Betrachtung nachprüfen: Der Körper muß sekundlich eine Flüssigkeitsmasse $M = \varrho . F . V$ aus seiner Bahn räumen, und erteilt dabei jedem Massenelement eine Geschwindigkeit, die seiner Geschwindigkeit proportional gesetzt werden kann. Der Widerstand ist gleich der sekundlich erteilten Bewegungsgröße

$$W \sim MV = \varrho F V^2.$$

Die näheren Einzelheiten der Newtonschen Theorie, die den Flüssigkeitswiderstand nach den Gesetzen des elastischen Stoßes behandelt (Newton dachte sich das Medium als aus freischwebenden ruhenden Massenteilchen bestehend, die von dem bewegten Körper in regelmäßiger Weise reflektiert werden), haben sich allerdings nicht halten lassen; an Stelle der Newtonschen Auffassung ist die hydrodynamische Auffassung getreten, nach der der Widerstand aus den bei der Umströmung des Körpers entstehenden Druckdifferenzen und Reibungsspannungen besteht. Ein prinzipieller Unterschied zwischen den Ergebnissen der alten und der neuen Theorie ist der, daß bei der alten nur die Gestaltung der nach vorn gekehrten Flächen des Körpers in Betracht gezogen wird, während man jetzt weiß, daß die eigentlichen Widerstandsvorgänge hinter dem Körper zu suchen sind, und daß daher die Ausbildung der hinteren Teile von größter Bedeutung sein kann. Auch ist hervorzuheben, daß die alte Theorie den Widerstand irgend eines Körpers durch einfache Summierung über alle Flächenelemente (unter Verwendung eines für ebene Platten gewonnenen Gesetzes) erhalten wollte, während nach der hydrodynamischen Anschauung sofort einzusehen ist, daß dies unzulässig ist (Beispiel: die Strömung um ein Dieder, vgl. Figur 71, muß einen ganz anderen Verlauf nehmen, als um zwei einzelstehende, gleich geneigte Platten. Nach Versuchen von Eiffel ist denn auch der Widerstand eines aus zwei quadratischen Platten mit Winkeln von 30° gegen die Bewegungsrichtung bestehenden Dieders etwa 60% des der einzelstehenden Platten, während nach der alten Theorie beide Objekte den gleichen Widerstand haben müßten).

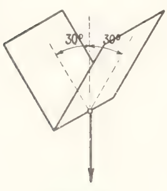


Fig. 71.

Ueber die allgemeine Form des nach der Hydrodynamik zu erwartenden Widerstandsgesetzes für eine bestimmte Art von Körpern läßt sich aus den Betrachtungen über mechanische Aehnlichkeit (II, 5c) folgendes aussagen. So lange nur geometrisch und mechanisch ähnliche Fälle verglichen werden, bei denen also die Reynoldssche Zahl $R = \frac{V l}{\nu}$ (l ist irgendeine Vergleichslänge) denselben Wert hat, werden die Druckdifferenzen und Reibungsspannungen im selben Verhältnis zusammenwirken, der Widerstand ist dann dem Produkt einer Druckdifferenz (oder auch einer Reibungsspannung) mit einer Fläche, auf die die Druckdifferenz wirkt, proportional. Die Druckdifferenzen sind proportional ϱV^2 (vgl. etwa II, 2c), also der Widerstand $W \sim \varrho F V^2$.

Der Proportionalitätsfaktor ist dabei nur so lange unveränderlich, als die Reynoldssche Zahl unveränderlich ist; er ändert sich im allgemeinen mit ihr, kann also als Funktion von R geschrieben werden. Hiermit wird

$$W = \varrho F V^2 f(R).$$

Ist in einem bestimmten Fall eine merkliche Wirkung der Reibung nicht zu erwarten, so ergibt sich dem Vorstehenden gemäß eine merklich genaue Proportionalität des Widerstandes mit $\varrho F V^2$ für alle in Betracht kommenden Verhältnisse, das heißt die Funktion von R wird durch eine Konstante (ψ) ersetzt. Dies ist bei Platten, die senkrecht zu ihrer Ebene bewegt werden und bei ähnlichen Objekten ziemlich genau der Fall. Für kreisförmige Platten ist der Faktor etwa $\psi = 0{,}56$.

Spielt dagegen die Reibungswirkung die Hauptrolle, wie z. B. bei Platten, die in ihrer Ebene bewegt werden, so sind starke Abweichungen vom Newtonschen Gesetz zu erwarten.

Man findet (für $R > 2\,200\,000$) bei rechteckigen dünnen Platten nach Messungen von Gebers etwa $f(R) = 0{,}0123 \left(\frac{1}{R}\right)^{0{,}135}$ (dies gibt für $R = 2\,200\,000$ bezw. $120\,000\,000$ die Werte $0{,}0017$ bezw. $0{,}0010$); für kleinere R, wo die Strömung nicht mehr turbulent verläuft, wird nach der Theorie (Blasius) $f(R) = \frac{1{,}327}{\sqrt{R}}$.

Für die allerkleinsten Geschwindigkeiten (R klein gegen 1) ergibt sich das Stokessche Gesetz (vgl. II, 5d), dem ein zu $\frac{1}{R}$ proportionales f (R), also ein Widerstand proportional V entspricht. Der Uebergang zwischen diesem Gesetz und den obigen ist noch nicht genügend untersucht.

Anmerkung. Die vorstehenden Gesetze für große R gelten nur für glatte Oberflächen. Bei rauhen Oberflächen würde die mechanische Aehnlichkeit nur zutreffen, wenn bei ähnlichen Körpern auch die einzelnen Höcker usw. der rauhen Oberfläche geometrisch ähnlich sind. Da dies im allgemeinen nicht zutrifft, sind hier Abweichungen von den obigen Gesetzmäßigkeiten zu erwarten.

β) Im allgemeinen Fall eines allseitig von Flüssigkeit umgebenen bewegten Körpers läßt sich der Widerstand der Flüssigkeit immer in zwei Teile zerlegen, den Druckwiderstand und den Reibungswiderstand.

Man kann nämlich auf jedem Flächenelement die von der Flüssigkeit auf den Körper übertragene Kraftwirkung in eine Normalkomponente und eine Tangentialkomponente, d. i. in eine Druckkraft und eine Reibungskraft, zerlegen. Die Resultante aller Druckkräfte ist der Druckwiderstand, die Resultante aller Reibungskräfte der Reibungswiderstand. (Bei rauhen Oberflächen wird man dabei aus praktischen Rücksichten die Zerlegung nach einer dem mittleren Verlauf der Fläche angepaßten glatten Idealfläche vornehmen. Der nach der strengen Definition auf die einzelnen Rauhigkeiten entfallende Druckwiderstand wird so mit zum Reibungswiderstand geschlagen.) Die Trennung des Gesamtwiderstandes in diese beiden Teile läßt sich im Experiment so durchführen, daß man die Druckverteilung um den Körper beobachtet, und daraus durch Rechnung den Druckwiderstand ermittelt. Ist der Gesamtwiderstand durch eine Kraftmessung beobachtet, so ergibt die Differenz den Reibungswiderstand. Von der Vorstellung ausgehend, daß zwar der Druckwiderstand stark von der Form des Körpers abhänge, daß aber der Reibungswiderstand im wesentlichen nur von der Größe der Oberfläche und nicht von der Form des Körpers abhängig sei, hat man die Trennung des Widerstandes in einen Formwiderstand und einen Oberflächenwiderstand vorgeschlagen. Neuere Versuche weisen indes darauf hin, daß auch der Reibungswiderstand stark von der Formgebung abhängt.

γ) Bei Körpern, die sich an der freien Oberfläche der Flüssigkeit bewegen, kommt noch ein weiterer Widerstand, der Wellenwiderstand hinzu, der durch das von dem Körper bei der Bewegung erzeugte Wellensystem verursacht wird (vgl. III, 1b). Da die Wellenbewegung unter dem Einfluß der Erdschwere vor sich geht (von den Kapillarkräften sei abgesehen), so ist hier ein anderes mechanisches Aehnlichkeitsgesetz maßgebend, wie bei den Reibungsvorgängen. Aus Geschwindigkeit (V), Länge (l) und Erdschwere (g) läßt sich eine dimensionslose Zahl $\frac{V^2}{gl}$ bilden. Das zu erwartende Wellensystem wird bei zwei verschieden großen Ausführungen einer Schiffsform (z. B. Modell und Schiff) geometrisch ähnlich ausfallen, wenn diese Zahl denselben Wert annimmt, wenn sich also die Geschwindigkeiten verhalten wie die Wurzeln aus den Längen (Froudesches Gesetz).

Der Wellenwiderstand ist mit kleinen Aenderungen der Schiffsform und der Geschwindigkeit sehr stark veränderlich; bei einer Verlängerung des Schiffskörpers kann er sowohl wachsen, wie abnehmen, je nachdem die Heckwelle, die mit dem vom Bug kommenden Wellensystem interferiert, dieses verstärkt oder abschwächt. — In seichtem Wasser kann sich das Wellensystem ganz erheblich modifizieren. Der Widerstand wächst ganz erheblich an, wenn das Schiff gerade mit der Geschwindigkeit der Grundwelle (III, 1c) fährt.

Dem Wellenwiderstand entspricht ein in dem Wellensystem vorhandener Impuls; am Schiff selbst macht er sich als ein Teil des Druckwiderstandes geltend. Der andere Teil des Druckwiderstandes, der dem gewöhnlichen Druckwiderstand eines allseitig von Flüssigkeit umgebenen Körpers entspricht, findet sich in dem Impuls der Kielwasserwirbel wieder und heißt deshalb auch Kielwasserwiderstand.

Da der Reibungswiderstand und der Kielwasserwiderstand, abgesehen von den Störungen durch die Wellenbildung, die Reynoldssche Aehnlichkeit befolgt, der Wellenwiderstand aber die Froudesche Aehnlichkeit, sind streng übertragbare Modellversuche unmöglich. Da bei den Schiffen der Wellenwiderstand das Hauptinteresse besitzt, hält man sich bei den Versuchen in den Schiffsmodell-Schleppanstalten an die Froudesche Aehnlichkeit und berücksichtigt die anderen Widerstandsanteile nach Erfahrungsregeln.

δ) Eine wichtige Frage ist noch die, wie sich der Widerstand eines Körpers in ruhender Flüssigkeit zu der Kraft verhält, die eine strömende Flüssigkeit auf einen ruhenden Körper ausübt. Wenn die strömende Flüssigkeit sich in allen Teilen vollkommen gleichförmig bewegt, so kann nach den Gesetzen der allgemeinen Mechanik zwischen beiden Fällen kein Unterschied bestehen, da die Hinzunahme einer gemeinsamen gleichförmigen Bewegung (entgegengesetzt gleich der Geschwindigkeit des Körpers, so daß dieser in Ruhe versetzt wird) an dem Ablauf von mechanischen Vorgängen nichts ändert. Einen Unterschied aber macht es, ob die Flüssigkeit bei ihrer Bewegung gegen den Körper vollkommen gleichförmig oder ob sie turbulent strömt. Die Widerstände sind in der Regel im zweiten Fall größer. Da natürliche Flüssigkeitsströmungen (Wind, Strömung in Kanälen usw.) bei großen Abmessungen regelmäßig turbulent sind, wird man solche Unterschiede immer beobachten. Wenn man zum Zwecke von Widerstandsversuchen die Verhältnisse eines in ruhender Flüssigkeit bewegten Körpers mit einem in strömender Flüssigkeit

ruhenden Modell nachahmen will, so wird man durch geeignete Beruhigungseinrichtungen (Leitflächen, Siebe) für einen angenähert gleichförmigen Flüssigkeitsstrom zu sorgen haben.

3b) Hydrodynamische Betrachtungen über den Flüssigkeitswiderstand. α) Die einfache Potentialströmung der reibungslosen Flüssigkeit liefert für einen gleichförmig bewegten Körper in sonst ungestörter Flüssigkeit niemals einen Widerstand, noch auch einen zur Bewegung senkrechten Auftrieb; nur Kräftepaare, die den Körper irgendwie zur Richtung der Relativbewegung gegen die Flüssigkeit einzustellen suchen, werden gefunden, ferner werden bei ungleichförmiger Bewegung Kräfte gefunden, die der Beschleunigung proportional sind, und die daher nichts anderes bedeuten als eine Vermehrung der Trägheit des Körpers durch die bei beschleunigter Bewegung mit zu beschleunigenden Flüssigkeitsmassen. Diese „scheinbare Masse" ist z. B. bei einer Kugel nach der Theorie gleich der halben von der Kugel verdrängten Flüssigkeitsmasse.

Daß die gewöhnliche Potentialbewegung in allseitig unbegrenzter Flüssigkeit nie einen Widerstand in der Bewegungsrichtung oder auch eine Kraft quer dazu ergeben kann, ist leicht aus dem Impulssatz zu ersehen, wenn man bedenkt, daß die durch den Körper in die Flüssigkeit hereingebrachte Störung, sowohl was die Geschwindigkeits- wie die Druckabweichungen betrifft, nach allen Seiten sehr rasch, nämlich proportional zu $\left(\frac{l}{r}\right)^3$ abklingt (l Körperlänge, r Abstand des betrachteten Punktes). Mittels einer Kontrollfläche (II, 4) im Abstand r wird man also um so kleinere Beiträge zum Impuls vorfinden, je größer der Abstand r gewählt wird (denn die Fläche wächst nur wie r^2). Zum Zustandekommen eines Widerstandes müßte aber von dem Körper ein endlicher Betrag von Impuls in der Flüssigkeit zurückgelassen werden, und dieser daher auch in allen Kontrollflächen, die man um den Körper zieht, gefunden werden. Die Betrachtung ist, wie nebenher betont sein möge, für den Fall, daß ein zweiter Körper oder eine Wand in endlichem Abstand von dem untersuchten Körper vorhanden ist, nicht mehr gültig (weil man hier die Kontrollfläche nicht ohne weiteres ins Unendliche rücken kann). In der Tat zeigt eine nähere Untersuchung, daß Kräftewirkungen zwischen zwei Körpern oder einem Körper und einer Wand auch bei reiner Potentialbewegung vorkommen (vgl. III, 3d). Daß in der Bewegungsrichtung nur ein Widerstand gegen Beschleunigung, aber kein Widerstand bei gleichförmiger Bewegung auftreten kann, ist auch aus der Betrachtung der Energie der Flüssigkeitsbewegung herzuleiten. Diese kann zwar durch Geschwindigkeitsänderung vermehrt oder vermindert werden, aber sie erleidet in keiner Weise eine Zerstreuung, sondern bleibt um den Körper konzentriert. Diese Betrachtung bezieht sich jedoch nicht auf den Fall einer freien Wasseroberfläche; hier findet in den Wellen, die vom Körper ausgehen, eine Energiezerstreuung statt, die dem Wellenwiderstand entspricht.

β) Das Ergebnis der einfachen Potentialtheorie, daß der Widerstand Null ist, steht in unmittelbarem Zusammenhang damit, daß diese Theorie von der Flüssigkeitsreibung keinerlei Notiz nimmt. Die bei der Annahme einer sehr kleinen Reibung (II, 5e) auftretenden Trennungsschichten und die aus diesen entstehenden Wirbel sind der eigentliche Sitz des Druckwiderstandes.

Die Helmholtz-Kirchhoffschen Trennungsschichten an einer ebenen Platte (vgl. II, 2f und Figur 23) liefern bereits einen Widerstand proportional $F\varrho V^2$, allerdings einen kleineren, als das Experiment ihn ergibt. Dies rührt davon her, daß bei Kirchhoff im „Totwasser" hinter der Platte derselbe Druck wie in der ungestörten Flüssigkeit herrscht, während sich nach den Beobachtungen hinter der Platte unter der Wirkung der dort vorhandenen Wirbel ein Unterdruck einstellt. Der Ueberdruck auf der Vorderseite wird dagegen von der Kirchhoffschen Theorie ziemlich genau wiedergegeben, da die Strömungsform hier nahezu mit der wirklichen übereinstimmt.

Bei der wirklichen Strömung um einen Körper beobachtet man häufig ein mehr oder

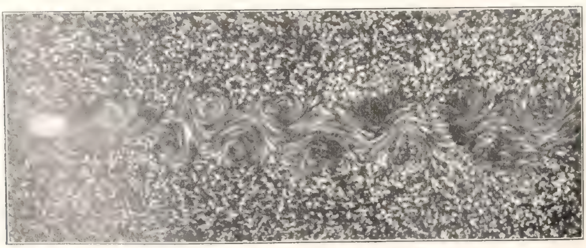


Fig. 72.

minder regelmäßiges Pendeln des Wirbelsystems hinter dem Körper; bei ebenen Bewegungen (z. B. bei einem langen zylindrischen Stab) werden bei diesem Pendeln von dem Wirbelsystem abwechselnd rechts und links drehende Einzelwirbel abgespalten, die nun in regelmäßiger Reihe hinter dem Körper einherziehen, vgl. Figur 72 (Aufnahme von Rubach). Diese Beobachtung veranlaßte Th. v. Kármán, die Stabilität eines solchen Wirbelsystems zu untersuchen. Es zeigte sich, daß allein ein ganz bestimmtes System stabil ist, nämlich eins mit einem Verhältnis des Abstandes der zwei Wirbelreihen h zur Teilung l von 0,283, vgl. Fig. 73 (die Stabilität ist nicht

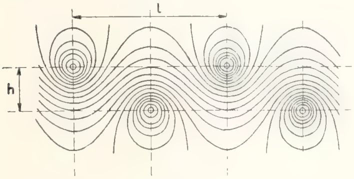


Fig. 73.

vollkommen, gegen Störungen von der Wellenlänge 2 l ist das System indifferent). Der fortwährenden Neuerzeugung von solchen Wirbeln entspricht, wie eine Impulsbetrachtung zeigt, ein Widerstand. Es ist ein schöner Erfolg dieser Theorie, daß aus einer photographischen Ausmessung des Wirbelsystems und Beobachtung der Geschwindigkeit der Wirbel der Widerstand des wirbelerzeugenden Körpers in guter Uebereinstimmung mit den Widerstandsversuchen gefunden wurde.

γ) Ein anderer Erfolg der Theorie, der auch zunächst für die ebene Strömung errungen wurde, ist die Erklärung des Auftriebs von Flügelprofilen durch die Potentialbewegung mit Zirkulation (II, 2e), von Kutta und Schukowski. Der letztere hat mittels des Impulssatzes den allgemeinen Beweis geführt, daß an irgend einem sehr langen zylindrischen Körper (Länge l) ein Auftrieb von der Größe $\varrho \Gamma$ Vl entsteht, wenn er mit der Geschwindigkeit V vorwärts bewegt wird, und die Strömung dabei die Zirkulation Γ aufweist. Da die Zirkulation regelmäßig der Geschwindigkeit proportional ist, kommt man auch hier auf das quadratische Widerstandsgesetz.

Der Auftrieb kommt dadurch zustande, daß durch die Ueberlagerung der gewöhnlichen Potentialbewegung mit der Zirkulationsbewegung (vgl. Fig. 21) eine Verlangsamung der Strömung, also eine Drucksteigerung unter dem Flügel und zugleich eine Verschnellerung und daher eine Druckverminderung (Saugwirkung) über dem Flügel entsteht. Nach praktischen Messungen kann die Saugwirkung dabei das Dreifache der Druckwirkung betragen (entgegen der Laienvorstellung, daß die „Verdichtung der Luft unter den Flügeln“ die Hauptsache sei).

Die Zirkulationsbewegung, auch Peripteralbewegung genannt (Lanchester), hat bei einem allseitig von Flüssigkeit umgebenen Flügel (Tragfläche eines Aeroplans) die in II, 3c) beschriebenen, an den Flügelenden austretenden Wirbel im Gefolge (die Wirbel entstehen aus einer sich spiralig aufrollenden Trennungsschicht, die am Flügelende durch die Druckunterschiede erzeugt wird: die Flüssigkeit strömt auf der Saugseite nach innen ab, auf der Druckseite nach außen).

Das Wirbelpaar hat pro Längeneinheit die Bewegungsgröße $\varrho \Gamma$d (d = Distanz der Wirbel voneinander). Da von dem Wirbelpaar pro Sekunde ein Stück von der Länge V neugebildet wird, ist demnach der dem Auftrieb gleichzusetzende Impuls $\varrho \Gamma$d.V. Der Vergleich mit der obigen Schukowskischen Formel, in der l die „tragende Länge“ des Flügels bedeutet, liefert d = l. Das Wirbelpaar wirkt auf die Form, in der die Flüssigkeit dem Flügel zuströmt, zurück, indem es einen absteigenden Strom erzeugt, und dadurch den erzeugten Auftrieb im Vergleich mit dem aus den Kuttaschen und Schukowskischen Rechnungen für den „unendlich breiten Flügel“ folgenden vermindert (Prandtl). Die an diese Gedankengänge geknüpften Rechnungen für einfache Aeroplanflächen wie für „Doppeldecker“ haben durch das Experiment eine gute Bestätigung gefunden.

Mit dieser Bewegung ist auch ein Widerstand verknüpft, der der im Wirbelsystem gebliebenen Energie entspricht.

Ein aerodynamisch verwandter Vorgang liegt der Beobachtung von Lord Rayleigh zugrunde, daß ein Ball, der um eine zur Bewegungsrichtung senkrechte Richtung eine starke Rotation besitzt, beim Flug durch die Luft deutliche Ablenkungen aufweist; es ist sogar, wenn der Ball unter der Mitte angeschlagen wird, möglich, durch den entstehenden Auftrieb die Schwere zu überwinden. Die Erklärung hierfür ist, daß durch die Rotation eine unsymmetrische Ablösung der Grenzschicht verursacht wird, und so die zum Auftrieb nötige Zirkulation entsteht.

δ) Die Vorgänge in Schraubenpropellern lassen sich nach den gleichen Grundsätzen beurteilen, wie die an den Tragflächen (Flügeln) der Aeroplane; die Verhältnisse werden hier allerdings so verwickelt, daß bisher noch keine rechnerischen Schlüsse aus dem hydrodynamischen Bilde haben gezogen werden können. Jeder Flügel der Schraube kann als

ein im Kreise geführter Aeroplan angesehen werden und läßt ganz entsprechend Figur 25 sowohl am äußeren Ende wie am inneren einen seiner Zirkulation entsprechenden Wirbel hinter sich. So ergibt sich das in Figur 74

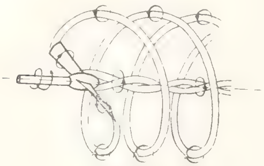


Fig. 74.

dargestellte Wirbelgebilde; der Raum zwischen dem äußeren und inneren Wirbelsystem ist dabei von dem Schraubenstrahl erfüllt, d. h. von den von der Schraube in Bewegung gesetzten Flüssigkeitsmassen, deren fortschreitende Bewegung dem Schraubenschub, deren drehende (Zirkulationsbewegung um das innere Wirbelsystem) dem Schraubendrehmoment entspricht. Eine schematische Darstellung der Strömung im Schraubenstrahl, bei der die Drehung im Strahl zur Vereinfachung vernachlässigt ist, gibt die Figur 75.

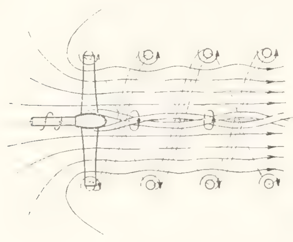


Fig. 75.

Die älteren Schraubentheorien gehen entweder von der Vorstellung aus, daß einzelne voneinander hinreichend weit entfernte Flügel in ruhender Flüssigkeit eine schraubenförmig fortschreitende Bewegung ausführen und vernachlässigen so die gegenseitige Einwirkung der Flügel aufeinander (Froudesche Flügelblattheorie), oder sie knüpfen ihre Betrachtungen an den Schraubenstrahl an, der zu diesem Zweck gewöhnlich als ein glatter Strahl mit homogener Geschwindigkeitsverteilung unter Hinzunahme einer gleichförmigen Rotation angesehen wird (Rankinesche Schraubenstrahltheorie). Die Vorgänge innerhalb der Schrauben werden hierbei nach Art der Turbinentheorie behandelt.

Neuerdings ist mehrfach, so z. B. von H. Reißner mit Erfolg versucht worden, die Ansätze beider Theorien zu vereinigen, und so in der Hinzunahme der Impulssätze zur Flügelblattheorie die Wirkung der Schraubenblätter aufeinander angenähert zu berücksichtigen. Durch Hinzunahme von Erfahrungswerten vermögen diese nichthydrodynamischen Theorien praktisch durchaus befriedigende Ergebnisse zu liefern.

3c) Der Flüssigkeitswiderstand nach den Ergebnissen der Experimente. Da bei der großen Kompliziertheit der hinter einem Körper wirklich eintretenden Wirbelbewegung eine genaue mathematische Analyse bisher in keinem Falle durchführbar war, ist man immer auf die Versuche angewiesen. Die Experimente zeigen dabei je nach der Art ihrer Anstellung leicht große Abweichungen. Die älteren Versuche sind zum großen Teil unbrauchbar, weil man nur auf die Vorgänge auf der Vorderseite achtete, und den Widerstandsvorgang durch irgendwelche seitlich oder hinter dem Körper befindliche störende Objekte veränderte. Von den neueren Versuchen zeigen diejenigen, bei denen die Körper in ruhender Luft geradlinig und annähernd gleichförmig bewegt werden, gute Uebereinstimmung mit denen, wo ein gleichförmiger, nicht turbulenter Luftstrom an dem ruhenden Körper vorbeigeführt wird. Versuche, die am Rundlauf ausgeführt werden (d. h. an einem rotierenden Arm, mittels dessen die Körper im Kreise herum bewegt werden), zeigen, wenn der Kreis nicht gegenüber den Abmessungen des Objektes sehr groß ist, charakteristische Abweichungen. Untersuchungen in einem turbulenten Strom, wie auch im natürlichen Wind, der ebenfalls turbulent ist, geben große Abweichungen. Darauf, daß die Befestigungsteile nicht viel Luftwiderstand bieten, ist besonders zu achten.

Die Abhängigkeit der Luftwiderstandsziffern von der Formgebung der Körper ist sehr verwickelt und läßt die Aufstellung einfacher Gesetze in fast keinem Falle zu. Auffällig ist z. B. der große Einfluß der Gestalt des äußeren Umrisses bei ebenen Platten. Eine länglich rechteckige Platte verhält sich z. B. ganz anders als eine quadratische Platte (s. unten).

Einige geradezu paradoxe Ergebnisse mögen hier vorangestellt werden: Eine Kreisscheibe, ein Kreiszylinder von einer Länge gleich dem Durchmesser und einer von einer Länge gleich dem Anderthalbfachen des Durchmessers (alle senkrecht zur Kreisfläche bewegt) haben nach Eiffel (Fallversuche am Eiffelturm) eine Widerstandsziffer 0,56; 0,55; 0,405. Die Zahlen sind in der Göttinger Modellversuchsanstalt (künstlicher Luftstrom) nachgeprüft und bestätigt worden. Daß der längere Zylinder weniger Widerstand hat wie der kürzere, kann nur so erklärt werden, daß in diesem Fall das Wirbelsystem (wahrscheinlich durch Anlegen der Strömung an die Mantelfläche des Zylinders) kleiner ausfällt als

in den beiden anderen Fällen. — Eine quadratische Platte, die gegen die Bewegungsrichtung um 40° geneigt ist, hat, je nachdem sie von steileren oder flacheren Neigungen her in diese Stellung gebracht worden ist, verschiedene Widerstände. Die Widerstandsziffer ist im letzteren Fall um etwa 50% größer als im ersteren und um 55% größer als bei 90°! (O. Föppl, Göttinger Modellversuchsanstalt). Dem entspricht die Beobachtung von zwei verschiedenen Wirbelsystemen mit stärkerer und schwächerer Ablenkung der Strömung. Bei turbulenter Bewegung des Luftstromes bleibt die Erscheinung aus (Riabuschinsky). — Der Widerstand von Kugeln zeigt nach Eiffel (künstlicher Luftstrom) folgende Merkwürdigkeit, die geeignet ist, die Verwendbarkeit von Kugeln zur Windstärkemessung in Frage zu ziehen: die Widerstandsziffer sinkt mit zunehmender Geschwindigkeit V zwischen den Reynoldsschen Zahlen $\frac{Vr}{\nu} =$ 60 000 bis 75 000 von etwa 0,21 auf etwa 0,085, um dann diesen $2\frac{1}{2}$mal kleineren Wert bei allen bisher untersuchten größeren Geschwindigkeiten beizubehalten. Der verschiedene Widerstand spricht sich auch in der verschiedenen Gestalt der Wirbelgebilde aus. Eine Erklärung dieses Verhaltens fehlt vollständig.

Die folgenden Zahlenangaben über den Luftwiderstand einiger wichtigerer Objekte beziehen sich immer auf die dimensionslose Größe $\frac{W}{\varrho F V^2}$, die in III 3a) als f(R) bezeichnet wurde, die aber hier, da es sich nur um das angenähert quadratische Luftwiderstandsgesetz handeln soll, als Konstante angesehen werden kann. Wenn, wie bei einfachen Widerständen üblich, als Fläche F die Projektion des Körpers in der Bewegungsrichtung gewählt ist, soll die Widerstandsziffer mit ψ bezeichnet werden. Wenn es sich dagegen um die Tragkräfte an Platten und Flügeln handelt, so ist es üblich, als Fläche F die größte Projektion (also bei ebenen Platten die Plattenfläche selbst) zu nehmen. Die auf diese Fläche bezogenen Ziffern mögen mit ζ bezeichnet werden, und zwar ist ζ_A die Auftriebsziffer ($A = \zeta_A \varrho F V^2$ die Auftriebskraft senkrecht zur Bewegung) und ζ_W die Widerstandsziffer ($W = \zeta_W \varrho F V^2$ der Widerstand in der Bewegungsrichtung).

α) Einfacher Widerstand. Um einen Anhalt über die Zahlenwerte zu geben, sind hier einige Werte zusammengestellt:

Quadratische Platte, senkrecht zur Bewegungsrichtung . . . . $\psi = 0{,}55$
Rechteckplatte, Seitenverhältnis 1:50, senkrecht zur Bewegungsrichtung. $\psi = 0{,}78$
(zum Vergleich: Kirchhoffscher Wert für die unendlich lange Platte) . . $\psi = 0{,}440$
Langer Kreiszylinder (Draht), Achse senkrecht zur Bewegungsrichtung, Reynoldssche Zahl $\frac{Vr}{\nu} > 500$ . . . $\psi = 0{,}45$
(Bei kleineren Reynoldsschen Zahlen etwas größer.)
Bestes Luftschiffmodell, vgl. Figur 76 (Druckwiderstand) . . . . $\psi = 0{,}02$
Kreisplatte, Kugel, Zylinder mit Achse parallel zur Bewegungsrichtung s. oben.

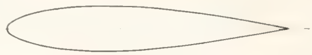


Fig. 76.

β) Auftrieb und Widerstand von Tragflächen. Hier interessiert die Abhängigkeit von dem Neigungswinkel α der Fläche (oder bei gewölbten Flügeln der Sehne des Profils) gegen die Bewegungsrichtung. In der Flugtechnik kommen hauptsächlich die kleinen Winkel, bis zu 10° etwa, in Frage, da nur bei diesen Winkeln große Auftriebe mit kleinen Widerständen erreicht werden (das Verhältnis $\frac{A}{W} = \frac{\zeta_A}{\zeta_W}$ ist ein Gütemaß für die Eignung einer Fläche als Tragfläche).

Die flachgewölbten Flächen erweisen sich als günstiger als die ebenen, weil sie sich der Zirkulationsströmung besser anpassen wie diese. Am günstigsten scheinen Profile zu sein, die, dem Vogelflügel ähnlich, an der Vorderkante leicht gerundet, an der Hinterkante scharf auslaufen, vgl. Figur 77. —



Fig. 77.

Von großem Einfluß ist auch die Umrißform der Flächen. Nur solche Flächen, deren Erstreckung quer zur Bewegungsrichtung (l) die in der Bewegungsrichtung gemessene Breite (b) um ein Vielfaches übertrifft, ergeben günstige Verhältnisse. Die besten gemessenen Werte von $\frac{A}{W}$ (bei 3 bis 5° Neigung der Sehne) sind bei ebenen Platten etwa 8, bei kreisförmig gewölbten etwa 15 (bei einem Wölbungspfeil von $^1/_{20}$ bis $^1/_{25}$ der Sehne). Bei Profilen nach Figur 77 dürfte die Zahl 20 erreichbar sein.

Für den Verlauf des Auftriebs solcher länglicher Flächen mit dem Winkel α ist sehr charakteristisch, daß in einem kleinen Winkelbereich (etwa 0 bis 8° bei ebenen, — 3 bis 9° bei flach gewölbten Flächen) die Auftriebsziffer ζ_A nach einem annähernd geradlinigen Gesetz von Null bis zu einem Wert von 0,35 (bei ebenen Flächen) bis 0,5 (bei flach gewölbten Flächen) ansteigt und dann annähernd konstant wird oder langsam weiter steigt.

Die Vorgänge bei den kleinen Winkeln werden recht befriedigend durch die Ergeb-

nisse der Kutta-Schukowskischen Theorie wiedergegeben, besonders, wenn man die durch die endliche Länge des Flügels erforderlichen Korrekturen anbringt.

Für ebene Flächen ist nach Kutta $\zeta_A = \pi \sin \alpha$; nach dem Experiment erhält man an Stelle von $\pi = 3{,}14$

für das Längenverhältnis	1:1	1:2	1:4	1:8
die Werte	0,95	1,4	2,0	2,5

Der Widerstand ergibt sich weniger abhängig vom Seitenverhältnis. Bei kleinen Winkeln ist annähernd $\zeta_W = c_1 + c_2 \sin^2\alpha$, wobei c_1 der sehr kleine Widerstand für die Stellung parallel zum Wind ist, und c_2 ungefähr mit den Zahlen der vorstehenden Tabelle übereinstimmt. Bei gewölbten Platten ist das allgemeine Verhalten ähnlich, nur daß sich schon bei kleinen negativen Winkeln der Sehne mit der Bewegungsrichtung Auftrieb zeigt (er ist Null etwa bei -3^0), und daß überhaupt größere Werte des Auftriebs erreicht werden, was aerodynamisch durch die günstigere, der Strömungsform angepaßte Gestalt zu erklären ist. Das Verhalten des Gesamtwiderstandes von ebenen Platten verschiedenen Seitenverhältnisses, sowie das von Auftrieb und Widerstand bei nach einem Kreisbogen gewölbten Platten vom Seitenverhältnis 1:4 und verschiedenem Wölbungsverhältnis (Verhältnis von Wölbungspfeil zur Sehne) ist in den Figuren 78 bis 80 dargestellt.

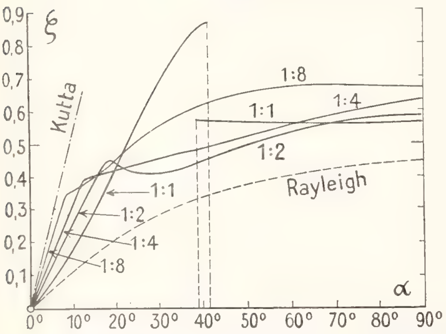


Fig. 78. Gesamtwiderstand von ebenen Flächen.

Bei „Doppeldeckern" (zwei Flügeln übereinander) findet man für jeden Flügel kleineren Auftrieb, und ein geringeres Verhältnis $\frac{A}{W}$, weil jeder Flügel in dem absteigenden Luftstrom des anderen steht. Trotzdem sind sie oft vorteilhaft, weil sie in gegebenen Raumabmessungen größeren Auftrieb zu erzeugen vermögen als Eindecker.

3d) Wechselwirkung zwischen mehreren in einer Flüssigkeit bewegten Körpern. *a*) Bewegen sich mehrere Körper in einer Flüssigkeit, so treten Kräfte zwischen ihnen auf, die allerdings in den meisten Fällen sehr klein ausfallen und sich daher der Beobachtung entziehen. Unter Voraussetzung der drehungsfreien Bewegung erhält man rechnerisch zwischen zwei Kugeln, die sich mit gleicher Geschwindigkeit hintereinander her bewegen, Abstoßung, zwischen solchen, die sich nebeneinander her bewegen, Anziehung. Man kann dieses Resultat dadurch erklären, daß bei den hintereinander

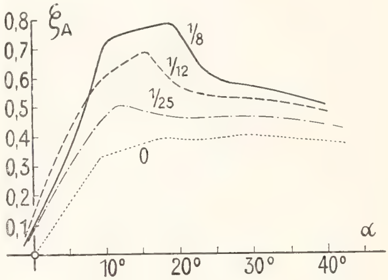


Fig. 79. Auftrieb von gewölbten Flächen.

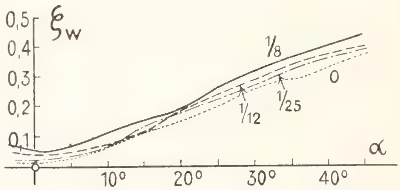


Fig. 80. Widerstand von gewölbten Flächen.

her bewegten Kugeln zwischen ihnen die Geschwindigkeit gemindert und daher das Gebiet mit Ueberdruck vergrößert ist; bei den nebeneinander her bewegten Kugeln ist zwischen ihnen die Geschwindigkeit erhöht und daher der Druck erniedrigt. Die erstere Erscheinung ist wegen der hinter dem ersten Körper sich bildenden Wirbel in Wirklichkeit häufig in ihr Gegenteil verkehrt, die zweite aber z. B. bei nebeneinander geschleppten Schiffen sehr deutlich zu beobachten. Die Symmetrieebene zwischen beiden Körpern läßt sich in dem zweitbetrachteten Fall durch eine Wand ersetzen; man schließt hieraus, daß ein längs der Wand bewegter Körper sich der Wand zu nähern versucht. Hiermit hängt die Erscheinung zusammen, daß in einem Kanal fahrende Schiffe die Neigung haben, sich der Kanalwand zu nähern.

β) Zu sehr bemerkenswerten Ergebnissen wurde C. A. Bjerknes bei der Untersuchung der Bewegung einer Flüssigkeit geführt, in der sich Kugeln befinden, die eine rasche Hinundherbewegung ausführen oder deren Volumen sich periodisch ändert (pulsiert). Man kann beide Flüssigkeitsbewegungen, soweit sie eine einzige Kugel betreffen, durch sehr einfache, zeitlich periodische Poten-

tiale darstellen: für die pulsierende Kugel $\Phi = \frac{A}{r} \cos \omega t$, für die in der X-Richtung schwingende $\Phi = \frac{Ax}{r^3} \cos \omega t$; dabei ist $r = \sqrt{x^2 + y^2 + z^2}$ (vgl. II, 2b und c). Die Potentiale haben unverkennbare Aehnlichkeit mit den magnetischen Potentialen eines einzelnen Magnetpoles und eines kurzen Magnetstabes (ebenso mit den elektrostatischen Potentialen eines geladenen Körpers und eines Dipols). Die Schwingungsrichtungen und -stärken der Flüssigkeit stimmen sowohl im Falle gleichnamiger wie ungleichnamiger Pole (Kugeln, die gleichzeitig ihr Volumen vergrößern und verkleinern, bezw. solche, bei denen die Vergrößerung der einen mit der Verkleinerung der anderen zusammenfällt) mit den Richtungen und Stärken der magnetischen bzw. elektrischen Feldstärke überein, so daß also in kinematischer Hinsicht eine volle Analogie besteht (vgl. Figur 81 und 82.)

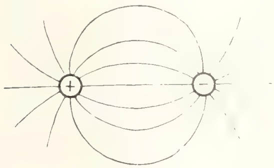


Fig. 81.

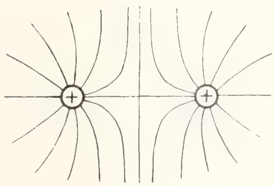


Fig. 82.

Das Bemerkenswerteste ist nun aber die Entdeckung, daß bei diesen Bewegungen Anziehungen und Abstoßungen umgekehrt proportional dem Quadrat der Entfernung auftreten, genau wie bei den magnetischen und elektrostatischen Wirkungen. Allerdings ist insofern ein fundamentaler Unterschied vorhanden, als bei der hydrodynamischen Analogie gleichnamige Pole sich anziehen, ungleichnamige sich abstoßen, während in der Elektrostatik und Magnetostatik das Umgekehrte zutrifft.

Der Sohn von C. A. Bjerknes, V. Bjerknes, hat nicht nur die Theorie seines Vaters vervollkommnet, sondern auch Versuchsapparate von hoher Vollkommenheit geschaffen, mit denen sich die elektrostatischen und magnetischen Vorgänge (auch verwickeltere) sehr getreu nachahmen lassen. Daß die Vorgänge sich, trotz der Flüssigkeitsreibung, genau nach den Voraussagen der Theorie abspielen, liegt wesentlich daran, daß bei den kurzen und schnellen Schwingungen eine Grenzschichtablösung und Wirbelbildung nicht eintritt (vgl. II, 5e).

Anhang.

Messung von Druck, Geschwindigkeit und Menge von bewegten Flüssigkeiten.

a) Die Druckmessung in bewegter Flüssigkeit begegnet der Schwierigkeit, daß durch das Rohr (oder eine sonstwie geformte Sonde), das man in eine strömende Flüssigkeit einführt, um den Druck an einer Stelle nach einem Druckmesser (Manometer, Mikromanometer usw., vgl. den Artikel „Flüssigkeit") hinzuleiten, der Druck gerade da gestört wird, wo man ihn messen will. Durch Verkleinerung der Sonde werden die Druckdifferenzen vor der Sondenöffnung nicht verkleinert, bleiben im Gegenteil von der Größenordnung des Staudrucks („dynamischen Drucks") $\varrho \frac{w^2}{2}$. Wenn Abweichungen von dieser Größenordnung nicht zulässig sind, so sind solche Formen der Sonde zu wählen, bei denen sich gerade der Druck der ungestörten Flüssigkeit einstellt.

Ist eine glatte Wand vorhanden, so gibt eine feine Anbohrung in der Wand den Druck der Flüssigkeit vor der Wand gut wieder; ein Grat am Lochrand, oder Ein- oder Ausbeulungen am Loch müssen dabei peinlichst vermieden werden. Die Lochränder können leicht abgerundet werden. vgl. Figur 83.

Um den Druck im Innern zu messen, kann man in Verwendung des Grundgedankens der Wandanbohrung eine vor das Ende eines dünnen Rohres gelötete, in der Mitte durchbohrte, sehr feine Scheibe (Sersche Scheibe, Fig. 84) benützen

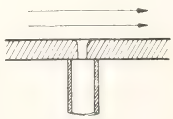


Fig. 83.

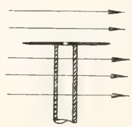


Fig. 84.

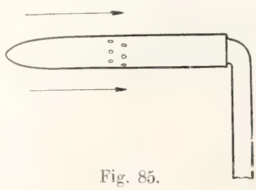


Fig. 85.

doch entstehen hier bei schräger Haltung gegen die Flüssigkeitsströmung sehr leicht Fehler. Besser ist ein Rohr mit seitlichen Anbohrungen oder Schlitzen, das parallel zur Strömungsrichtung gehalten wird (Fig. 85). — Es sei erwähnt, daß das, was hier schlechthin Druck genannt wird, in der technischen Literatur „statischer Druck" genannt wird.

Die Größe $p + \varrho \frac{w^2}{2}$, die, wenn von Druckdifferenzen durch Erdschwere abgesehen wird, einfach die Konstante der Bernoullischen Gleichung (II, 1) bedeutet, läßt sich leicht dadurch beobachten, daß man eine Rohrmündung der Strömung entgegenstellt (da in der Rohr-

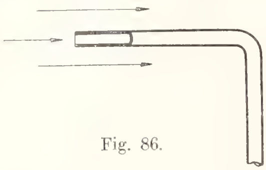


Fig. 86.

mündung die Strömung zur Ruhe kommt, findet eine Drucksteigerung um $\varrho \frac{w^2}{2}$ statt). Man hat diesen Druck, der die Summe aus dem „statischen Druck" und „dynamischen Druck" bildet, den „Gesamtdruck" genannt. Das Gerät Figur 86 führt den Namen Pitotsche Röhre.

In einer drehungsfreien Strömung ist der Gesamtdruck, wenn von Schwerewirkungen abgesehen wird, überall derselbe (die Schwerewirkungen heben sich bei der Beobachtung von selbst heraus, wenn das Manometer in derselben Höhe verbleibt, weil dann die Schwerewirkungen der Flüssigkeit in der Zuleitung zum Manometer die in der strömenden Flüssigkeit gerade ausgleichen). In einer geradlinig parallelströmenden Flüssigkeit ist der „statische Druck" nach den statischen Gesetzen verteilt (hiervon ist sein Name genommen), der Gesamtdruck aber, wenn die Bewegung nicht drehungsfrei ist, veränderlich.

b) Zur Geschwindigkeitsbestimmung kommen hauptsächlich zwei Methoden in Betracht, einerseits die manometrische Methode, andererseits die Methode der Flügelräder. Die erstere ergibt sich aus dem unter a) Gesagten. Die Differenz des Gesamtdrucks (p_1) und des statischen Drucks (p_0) hat den Wert $\varrho \frac{w^2}{2}$. Ist die Dichte bekannt, so kann hieraus w berechnet werden:

$$w = \sqrt{\frac{2(p_1 - p_0)}{\varrho}} = \sqrt{2g(h_1 - h_0)},$$

wenn die Drücke durch Flüssigkeitshöhen (h_1 und h_0) in den Manometerschenkeln gemessen werden.

Geräte, die zum Zwecke dieser Geschwindigkeitsmessungen die beiden Druckmeßeinrichtungen Fig. 85 und 86 vereinigen („Staugeräte"), gibt es in verschiedenen Ausführungsformen. Eine von ihnen ist in Figur 87 dargestellt.

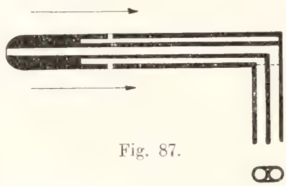


Fig. 87.

Von Flügelrädern wird sowohl bei Wassermessungen wie bei Windmessungen Gebrauch gemacht. Die ersteren heißen Woltmannsche Flügel oder hydrometrische Flügel (eine Ausführungsform zeigt Fig. 88), die letzteren Anemometer, bei denen man noch das Flügelradanemometer (Fig. 89) und das Schalenkreuzanemometer (Fig. 90) unterscheidet.

Die Beobachtung geschieht z. B. dadurch, daß ein mit dem Flügelrad verbundenes Zählwerk eingerückt und nach einer bestimmten Zeit, z. B. 2 Minuten, wieder ausgerückt wird, die gezählten Umdrehungen, durch eine Korrektion verbessert, ergeben die Geschwindigkeit. Eine andere Art ist die, daß das Zählwerk nach einer bestimmten Anzahl von Umdrehungen ein

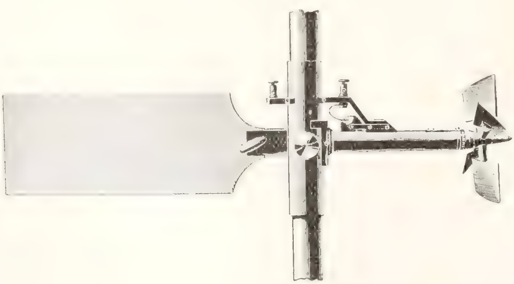


Fig. 88.

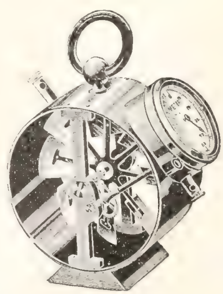


Fig. 89.

elektrisches Signal gibt und nun die Zeiten zwischen zwei Signalen beobachtet werden.

Alle Flügelräder bedürfen einer Eichung; diese wird bei hydrometrischen Geräten meist dadurch ausgeführt, daß man sie mit gemessener

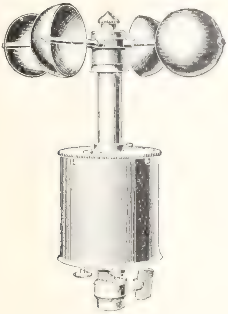


Fig. 90.

Geschwindigkeit durch ruhendes Wasser schleppt, bei Anemometern dadurch, daß man sie an einem sich drehenden Arm (Rundlauf) im Kreise herum bewegt, wobei sehr auf den ,,Mitwind" geachtet werden muß, oder daß man sie in einem sehr gleichmäßigen künstlichen Luftstrom mit einem Staugerät vergleicht. Bei großen Genauigkeitsansprüchen ist auch die Eichung der Staugeräte anzuempfehlen.

Weitere Einrichtungen zur Geschwindigkeitsmessung sind die ,,Stoßplatte" (eine meist kreisförmige Platte, bei der die Winddruckkraft mittels Federwage gemessen wird), ferner neuerdings elektrische Einrichtungen, bei denen die Abkühlung eines elektrisch geheizten Drahtes durch die Flüssigkeitsströmung beobachtet wird. In manchen Fällen kann die Geschwindigkeit auch durch Beobachtung der Bewegung von Schwimmern, d. h. auf der Oberfläche oder im Innern der Flüssigkeit treibenden Gegenständen beobachtet werden. Die Beobachtung der Windgeschwindigkeiten durch Pilotballons gehört ebenfalls hierher.

c) Zur Messung von in Kanälen und Rohrleitungen strömenden Flüssigkeitsmengen kann man in einem Querschnitt die Geschwindigkeitsverteilung beobachten und daraus die Menge berechnen. Dieses Verfahren, das bei großen Flüssigkeitsmengen (z. B. in Flüssen) häufig das einzig mögliche ist, ist sehr umständlich, da zur Kenntnis der meist sehr unregelmäßigen Geschwindigkeitsverteilung sehr viele Beobachtungen erforderlich sind; es ist auch nicht sehr genau, weil besonders der Geschwindigkeitsabfall nach der Wand schlecht zu beobachten ist. Für rohere Messungen genügt es, aus der Geschwindigkeit in der Mitte des Kanals (z. B. mit Schwimmern ermittelt), auf Grund empirischer Formeln die mittlere Geschwindigkeit und damit die Menge zu berechnen.

Wo sie anwendbar sind, da sind die in III, 2a und b aufgeführten Methoden des Ueberfalls und der Druckdifferenz bei Querschnittsänderung bequemer und genauer. Von den letzteren Messungen wird besonders in der Form der Düsenmessung (Fig. 62) in neuester Zeit sehr viel Gebrauch gemacht.

Die zuverlässigste Methode ist die direkte Volumen- oder Gewichtsmessung durch Auffangen der strömenden Flüssigkeit in Behältern, Gasglocken usw. (oder ihre Entnahme aus solchen Behältern; wobei bei Gasen auf konstante Temperaturen zu achten ist). Solche Verfahren werden indes im allgemeinen nur bei kleinen Liefermengen anwendbar sein. — Weiter kommen noch die selbsttätigen Wassermesser und Gasmesser in Betracht, die teils auf dem volumetrischen Prinzip, teils auf dem der Flügelräder beruhen. Sie bedürfen für genauere Messungen sämtlich der Eichung.

Verzeichnis der wichtigsten Formelgrößen.

a = Abstand, auch Wassertiefe.
h = Höhe, insbesondere Fallhöhe.
l = Länge.
λ = Wellenlänge (auch Rohrreibungsziffer).
r = Radius.
x, y, z = Raumkoordinaten.
F = Fläche.
c = Fortpflanzungsgeschwindigkeit (auch ,,Konstante").
V = Verschiebungsgeschwindigkeit.
w = Strömungsgeschwindigkeit.
u, v, w = Geschwindigkeitskomponenten.
Γ = Zirkulation.
Φ = Strömungspotential.
g = Erdbeschleunigung.
ϱ = Dichte (Masse der Volumeneinheit).
γ = Raumgewicht (Gewicht der Volumeneinheit).
m = Masse.
M = Masse pro Zeiteinheit.
Q = Ergiebigkeit einer Strömung (Volumen pro Zeiteinheit).
μ = Zähigkeitsmaß (Reibungsziffer).
γ = kinematisches Zähigkeitsmaß.
R = Reynoldssche Zahl.
ψ, ζ = Widerstandsziffer.
A = Amplitude (auch Auftrieb).
W = Widerstand.

Literatur. *I. Lehrbücher: a) Hydrodynamik:* **H. Lamb,** *Lehrbuch der Hydrodynamik, nach der 3. englischen Auflage übersetzt von J. Friedel. Leipzig 1907.* — **W. Wien,** *Lehrbuch der Hydrodynamik. Leipzig 1900.* — *Kürzere Darstellungen in verschiedenen Werken über Mechanik (***Helmholtz, Kirchhoff, Föppl, Voigt, Webster** *u. a. m.).*

b) Hydraulik: **F. Grashof,** *Theoretische Maschinenlehre, Bd.* 1. *Leipzig 1875.* — **J. Weisbach,** *Lehrbuch der Ingenieur- und Maschinenmechanik, 5. Aufl. Braunschweig 1875.* — **H. Lorenz,** *Technische Hydromechanik. München 1910.*

c) Aerodynamik: **F. W. Lanchester,** *Aerodynamik, ein Gesamtwerk über das Fliegen, 2 Bde., übersetzt von C. und A. Runge. Leipzig 1909.*

II. Zusammenfassende Darstellungen: Enzyklopädie der mathematischen Wissenschaften, Bd. 4 *(Mechanik).*

Artikel 15: Hydrodynamik, Physikalische Grundlegung, und 16: Theoretische Ausführungen, von **A. E. H. Love**: *17: Aerodynamik, von* **S. Finsterwalder**; *20: Hydraulik, von* **Ph. Forchheimer**. — *Winkelmanns Handbuch der Physik, Bd.* **2**, *Artikel Hydrodynamik, von* **F. Auerbach**.

III. Monographien (ausführliche Literaturangaben im Lambschen Lehrbuch und in der Encyklopädie). a) Wichtige historische Arbeiten: **D. Bernoulli**, *Hydrodynamica. Straßburg 1738.* — **L. Euler**, *Principes généraux du mouvement des fluides. Berlin, Hist. de l'Academie* **11** *(1755).* — **Derselbe**, *De principiis motus fluidorum. Petersburg. Novi Comm.* **16** *(1759).* — **Lagrange**, *Mehrere Arbeiten von 1760 an, vgl. Oeuvres Bd.* **1** *und* **4** *und Mécanique analytique.* — **G. G. Stokes**, *On the theories of the internal friction of fluids in motion. Cambr. Phil. Soc. Trans. 1845.* — **H. v. Helmholtz**, *Ueber Integrale der hydrodynamischen Gleichungen, welche den Wirbelbewegungen entsprechen. Crelles Journal* **55** *(1858).* — **Derselbe**, *Ueber diskontinuierliche Flüssigkeitsbewegungen. Berliner Monatsberichte, 1868.* — **Kirchhoff**, *Zur Theorie freier Flüssigkeitsstrahlen. Crelles Journal* **70** *(1869).* — **W. Thomson**, *On Vortex Motion. Edinb. Trans.* **25** *(1869).* — **Bazin**, *Recherches hydrauliques. Paris, Mém. prés. par div. savants* **19** *(1865).* — **Boussinesq**, *Essai sur la théorie des eaux courantes. Paris. Mém. prés. par div. savants* **23** *und* **24** *(1877).* — **O. Reynolds**, *Experimental Investigation etc. Philos. Trans.* **174** *(1883); on the Dynamical Theorie of viscous fluids etc. Phil. Trans. A.* **186** *(1894).*

b) Einige neuere Arbeiten: **L. Prandtl**, *Ueber Flüssigkeitsbewegung bei sehr kleiner Reibung. Verhandl. d. III. Int. Math. Kongr. 1904. Leipzig 1905.* — **Fr. Ahlborn**, *Hydrodynamische Experimental-Untersuchungen. Jahrbuch der Schiffbautechnischen Gesellschaft, 1904, 1905 und 1909.* — **G. Eiffel**, *Recherches expérimentales sur la résistance de l'air, exéc. à la tour Eiffel. Paris 1907.* — **Derselbe**, *La résistance de l'air et l'aviation. Paris 1910.* — *Berichte der Göttinger Modellversuchsanstalt. Zeitschr. f. Flugtechn. u. Motorluftsch., von 1910 ab, und Jahrb. d. Motorluftsch.-Studienges. 1910/11 und 1911/12.* — **H. Blasius**, *Das Aehnlichkeitsgesetz bei Reibungsvorgängen. Zeitschr. d. Ver. deutsch. Ing., 1912 und Heft 131 der Mitteilungen über Forschungsarbeiten des Vereins deutscher Ingenieure, 1913.*

L. Prandtl.

Flysch.

Eine eigentümliche Ausbildungsweise der Kreide und des älteren Tertiärs in den östlichen Nordalpen (versteinerungsarme Sandsteine, Mergel, Schiefertone) (vgl. den Artikel „Kreideformation").

Formationen.

Geologische Formationen.

A. Historische Entwickelung des Begriffs „Formation". B. Die Bestimmung der Altersfolge der Formationen mit Hilfe der stratigraphisch-paläontologischen Methode und die Bedeutung der Leitfossilien. C. Die Facies. 1. Kontinentale Facies. 2. Binnenmeerfacies. 3. Marine Facies. 4. Heteropie, Heterotopie usw. D. Rückschlüsse aus den Formationen auf das Klima. E. Die Formationen. I. Archäische Formationsgruppe. II. Paläozoische Formationsgruppe. III. Mesozoische Formationsgruppe. IV. Känozoische Formationsgruppe. F. Die Katastrophenlehre und der Aktualismus. G. Das absolute Alter der Formationen.

A. Historische Entwickelung des Begriffs Formation.

Die Bezeichnung Formation ward 1762 von Füchsel, einem Arzte in Rudolstadt, angewendet für eine Reihe von Schichten, die unter gleichen Verhältnissen unmittelbar nacheinander gebildet wurden und eine Epoche in der Erdgeschichte darstellen. Die Bildungsstätte der Schichten ist nach ihm das Meer; Pflanzenabdrücke deuten an, daß das Meer zeitweilig die Küsten des Festlandes überflutete. Eine Formation im Sinne Füchsels bildeten z. B. der (obere) Muschelkalk, der Buntsandstein (das Sandgebirge), Zechstein und Kupferschiefer (die Flötze). Die Charakterisierung erfolgt hauptsächlich nach dem Gestein, obwohl des Vorkommens von Versteinerungen (Muschelkerne, Astroiten, Gryphiten, Fischabdrücke, Pflanzenabdrücke) gedacht wird. Die Bedeutung der Füchselschen Darlegungen liegt darin, daß er sich von der Sintflutlehre völlig frei machte, und den Absatz der Schichten auf mehrere große Zeitabschnitte verteilte. Die innerhalb eines Zeitabschnittes gebildeten Schichten haben unter sich größere Verwandtschaft und lassen sich eben hierdurch als zusammengehörige Formation erkennen.

Seitdem ist die Bezeichnung Formation in wechselndem Sinne und verschiedenem Umfange angewendet worden. A. G. Werner, der 1775—1817 in Freiberg als Lehrer der Mineralogie wirkte und einen bedeutenden Einfluß auf die Entwickelung der Geognosie gewann, hielt sich bei der Unterscheidung seiner Formationen noch wesentlich an die Gesteinsart; gleiche Gesteine sind auf gleiche oder ähnliche Weise gebildet. Demnach ist die Bezeichnung Formation zur damaligen Zeit eine wesentlich genetische. In den Wernerschen Formationssuiten wurden dann die Formationen zu größeren Einheiten zusammengefaßt, die Perioden der Erdgeschichte entsprechen (1. Urgebirge, 2. Ueber-

gangsgebirge, 3. Flötzgebirge, 4. Aufgeschwemmtes Gebirge, 5. Vulkanisches Gebirge — in der ersten Fassung nur die jüngsten, nach damaliger Ansicht durch Brände von Kohlenflötzen verursachten vulkanischen Ausbruchsmassen umfassend.) In den Formationssuiten wiederholen sich zum Teil die Formationen (z. B. Urgips, Uebergangsgips, Flötzgips); eine universelle Verbreitung ward den Formationssuiten und damit auch den Formationen zugeschrieben — die Quelle vieler Irrtümer.

Bei dieser starken Betonung des petrographischen und genetischen Charakters der Formationen verlor sich mehr und mehr der Gebrauch, die Bezeichnung für die Schichtenreihen zu verwenden, die innerhalb einer Epoche der Erdgeschichte gebildet sind; es wurden hierfür verschiedene Ausdrücke eingeführt, in Frankreich „terrains", in England „group" oder „system", auch „series", in Deutschland (Bronn) „Gebirge" und „Gruppe" (z. B. Anhydritgebirge, Oolithgebirge, Liasgruppe). Sehr bald kehrte man aber wenigstens in Deutschland zum Gebrauch des Wortes „Formation" zurück, um bestimmte große Abschnitte in der Reihenfolge der Schichten auszuzeichnen, über deren Umfang im großen und ganzen in den verschiedenen Ländern Uebereinstimmung besteht. Bei dieser Uebereinstimmung hat auch die Benennungsfrage mehr und mehr an Interesse verloren, und wenn es auch zu begrüßen wäre, wenn eine ganz einheitliche Nomenklatur herrschte, so haben sich doch auch die Beschlüsse der internationalen geologischen Kongresse gegen den in den verschiedenen Ländern eingebürgerten Gebrauch nicht durchzusetzen vermocht. Formation, System und Terrain werden als gleichbedeutend nebeneinander gebraucht.

Mehrere Formationen können zu Einheiten höheren Grades zusammengefaßt werden, und jede Formation ist wieder in kleinere Abschnitte, die nach bestimmten Charakteren abgrenzbar und nicht willkürlich gewählt sind, teilbar. Den größeren und kleineren Abschnitten in der Folge der Sedimente entsprechen korrelate Zeiten, innerhalb derer die Bildung der Schichten sich vollzog. Die Bezeichnungen sind oder sollten sein:

Für die Sedimente:	Für die Zeit:
Gruppe,	Zeitalter, Aera,
Formation, System, Terrain,	Periode,
Abteilung, Stockwerk, série	Epoche,
Stufe, étage,	Alter.

Abstrakte Namen sind nur für die größten Abschnitte im Gebrauch (Paläozoikum, Mesozoikum, Känozoikum). Alle anderen Bezeichnungen knüpfen an Länder, Orte, Gebirge, Gesteinsbeschaffenheit, Fossilführung u. dgl. an und sind meist so geformt, daß man die Bezeichnungen Stufe, Abteilung, Alter und Epoche umgehen kann.

Die kleinste geologische Einheit ist die Schicht (bed, assise); in die geologische Skala wird sie aber nur aufzunehmen sein, wenn sie durch eine bestimmte Fossilführung (Leitfossilien) sich als selbständig und über größeren Raum ausgedehnt nachweisen läßt. Gewöhnlich gehören aber mehrere Schichten eng zusammen, die dann eine paläontologische Zone im Sinn Oppels bilden und das Lager bestimmter Versteinerungen sind (Schichten des Ammonites tenuilobatus, Zone des Ammonites tenuilobatus). In ungefähr gleichem Sinn mit Zone wird auch Niveau und Horizont, in Nordamerika leider auch die Bezeichnung Formation gebraucht.

B. Die Bestimmung der Altersfolge der Formationen mit Hilfe der stratigraphisch-paläontologischen Methoden und die Bedeutung der Leitfossilien.

Die Altersfolge der Formationen würde auf stratigraphischem Wege nur dann mit Sicherheit ermittelt werden können, wenn sie in jedem Fall durch die gleiche Gesteinsbeschaffenheit charakterisiert wären. Die ältere Geologie ist zu ihrem Schaden von dieser Voraussetzung ausgegangen (irrige Parallelisierung roter Sandsteine, alpiner Kalke usw.). Auch ist selbst bei konkordanter Lagerung das Vorhandensein großer Schichtenlücken, der Ausfall ganzer Formationen, nicht ausgeschlossen. In den großen Profilen der Saltrange des nordwestlichen Indiens liegen kambrische, dyadische, triassische, eocäne Schichten so gleichmäßig übereinander, als wenn sie sich in unmittelbarem Anschluß aneinander gebildet hätten.

Die Charakterisierung der Formationen und Schichten durch ihre Versteinerungen, die Kenntnis der Leitfossilien, hat erst jenen subtilen und sicheren Ausbau der Stratigraphie ermöglicht, der notwendig der Bearbeitung der Probleme der Erdgeschichte vorausgehen muß. Die Bedeutung der Leitfossilien ist relativ spät gewürdigt worden; für die Wernerschen Formationssuiten haben sie noch keine Bedeutung. Die Methode, das relative Alter von Formationen und Schichten nach Leitfossilien zu bestimmen, ist zuerst in England praktisch ausgebildet und in Europa mit so großem Erfolg angewendet worden, daß jeder Versuch, sie zu diskreditieren, an der Festigkeit der Tatsachen scheitern muß. Gewisse theoretische Einwürfe sind längst bekannt und berücksichtigt. Sie ergeben sich aus den

Grundgedanken der Entwickelungslehre, daß die Lebewesen in kontinuierlicher Wandelung begriffen sind und für das Ausmaß der Umformung kein zeitliches Aequivalent existiert. Der Ingenieur William Smith war der Erste, der methodisch den Fossilinhalt der einzelnen Schichten studierte und nachwies, daß gewisse Arten stets ein bestimmtes Lager einhalten. Eine von ihm diktierte Tabelle über die Folge der englischen Schichten von der Steinkohle bis zur Kreide, nebst ihren Leitfossilien, rührt aus dem Jahre 1799 her.

Hierher kann man den Ausgangspunkt der modernen Stratigraphie setzen.

Die Tatsache, daß die verschiedenen Schichten durch verschiedene Leitfossilien gekennzeichnet werden, konnte nach dem Dogma der Diluvianer, welche alle Versteinerungen auf die große Sintflut zurückführten, nicht erklärt werden. Sie führte mit Notwendigkeit zu der Annahme einer größeren Anzahl von Schöpfungsperioden, aber dann auch zu erneuten Bedenken, je höher die Zahl wohl unterscheidbarer Stufen mit eigener Tierwelt stieg. Schon d'Orbigny nahm deren 27 an. Heute, wo der Grundgedanke einer nicht abreißenden Entwickelung auch die Geologie und Paläontologie beherrscht, kommen die Schwierigkeiten von der anderen Seite. Leitfossilien sind um so wertvoller, je enger begrenzt die Schicht oder Schichtenfolge ist, in der sie auftreten; aber damit stehen sie abseits von den langzügigen Entwickelungsbahnen, die für die Organismen gelten. Ein plötzliches Aussterben wäre denkbar, wenn man an den Zeitbegriff in der Geologie einige Konzessionen macht, ein plötzliches Auftreten ist unvereinbar mit den fundamentalen Lehren der Entwickelungstheorie. Man nennt solche Formen kryptogen und nimmt an, daß sie aus ihrer ursprünglichen uns unbekannten Heimat, wo sie sich entwickelten, zu einer bestimmten Zeit ausgeschwärmt und in verschiedene andere Gebiete eingedrungen sind (Invasionen; vgl. z. B. die Clymenien des Oberdevons).

C. Facies.

Ein und dieselbe Formation oder ein Teil einer Formation kann an verschiedenen Orten sehr verschiedenes Aussehen, Facies, zeigen, je nach den Umständen, unter denen die Bildung sich vollzog. Die Bezeichnung Facies wurde von Gressly (Solothurn) eingeführt. Bei der Abgrenzung der Formationen gegeneinander ist man von den im Meer gebildeten Gesteinen (der marinen Facies) ausgegangen und auch gegenwärtig bilden die marinen Formationen das Grundgerüst der Stratigraphie. Es ist aber in vielen Formationen auch eine kontinentale Facies bekannt; daß die Gesteine dieser Kategorien relativ zurücktreten, erklärt sich aus der Schwierigkeit ihrer Erhaltung. Wenn Länder in das Meer zurücksinken, werden die kontinentalen Bildungen zum großen Teil weggespült und in marines Sediment verarbeitet werden.

1. Kontinentale Facies. Man kann folgende kontinentalen Facies unterscheiden:

a) Fluviatile Facies, Gesteinsanhäufungen durch Flüsse. Im jüngeren Tertiär und Diluvium verbreitet, aber auch im Karbon, Perm, Trias.

b) Limnische Facies, tonige, sandige, kalkige oder geröllführende Absätze in Süßwasserseen, auch Sapropelbildungen. Im Tertiär weit verbreitet. Wealden.

c) Vegetabilische Facies, mit der vorigen eng verbunden, durch die Aufspeicherung von Pflanzenstoff in Torfmooren und swamps ausgezeichnet. Steinkohlen im Karbon und Perm; Braunkohlen im Tertiär.

d) Subaerische Facies, auf trockenem Lande entstanden.

α) Verwitterungsschutt (Halden), Steinströme. In den älteren Formationen selten sicher gestellt, so im Perm (alpine Grundkonglomerate). Wildbachschutt im Tertiär (Pikermi).

β) Aeolische Anhäufungen, durch Wind zusammengetragen. Dünen, Flugsand, Löß zum Teil. Von ziemlich weiter Verbreitung, aber oft nicht sicher von ähnlichen Bildungen am Meeresstrand zu scheiden.

e) Glaziale Facies. Moränen von Gletschern, zum Teil mit Flußablagerungen eng verknüpft (Fluvioglazial). Angeblich schon im Präcambrium. Sicher im Perm, Quartär.

2. Binnenmeer-Facies. In abgesonderten Meeresteilen vollzieht sich eine Gesteinsbildung, die schwer von der rein kontinentalen geschieden werden kann, meist vorwiegend sandiges Sediment ist und Landpflanzen und Landtiere, aber auch marine faunistische Elemente enthält: Oldred-Facies des Devons. In Rußland geht sie nach Osten in marine Facies über, im hocharktischen Gebiet ist keine Spur mariner Einwirkung nachweisbar. Hier kann man auch die Brackwasser-Facies anschließen, die aus dem Fossilinhalt erkannt werden kann.

3. Marine Facies. Die verschiedenen Tiefenregionen des Meeres lassen sich meist in der Facies der Formationen erkennen.

I. Litorale Ablagerungen.

a) Strand-Facies. Mit Block-, Kies-, Sand- und Schlickbildungen (nur an geschützten Stellen) im Bereich der unmittelbaren Wellenspülung. Pholadenbohrungen im felsigen Untergrund. Anhäufungen ab-

gerollter Muscheln, zerriebene Fischreste, Tangaufschüttungen, gerollte Treibhölzer. Bauten riffbildender Korallen und Kalkalgen in klimatisch geeigneten Gegenden; grobe Korallensande. Ausscheidungen von Calciumsulfat und Chlornatrium.

b) Schelf-Facies. Die Bildungen auf der Kontinentalabdachung (in der Flachsee) bis zur 100-Faden-Linie. Blöcke und grober Kies treten zurück; das Material der Strandregion ist feiner ausgeschlämmt. Oft reichliche Reste von Pflanzen und Tieren, die die Flachseegründe besiedeln und viel zum Aufbau kalkiger Ablagerungen beitragen. Nulliporenbauten und ähnliches. Hierher viele tertiäre sogenannte Grobkalke, Nulliporenkalke usw.

II. Hemipelagische Ablagerungen, im Bereich der steileren, gegen die Tiefe absinkenden Böschung der Kontinente.

a) Blauer Schlick (feinste, tonige, bündige Sedimente), dunkelgefärbt durch Schwefeleisen in feiner Verteilung. Das Material ist deutlich terrigen, d. h. vom nahen Festland hergespült. Kalkbeimischung ca. 12½ %, davon 9½ % auf Foraminiferen. Die Bodenfauna ist arm, daher treten Anhäufungen von Muscheln usw. zurück.

Abarten: Vulkansande, rote und gelbe, Schlick, durch Laterit- oder Lößzufuhr gefärbt.

b) Grüner Schlick, Glaukonitsand, mit viel Glaukonit, der oft als Steinkern von Foraminiferen auftritt. Besiedelung des Bodens durch Tiere oft reichlich, daher der Kalkgehalt meist höher als bei a) (in einem Mittel von 22 Proben von der portugiesischen Küste 26%). Terrigenes Material tritt mehr zurück. Glaukonitische Formationen sind sehr häufig (im Tertiär, in der Kreide, im Jura, im Muschelkalk bis zu den tief-untersilurischen Glaukonitsanden Estlands herunter).

c) Kalkschlick, Korallensande und Korallenschlick in den tieferen Gründen nahe den Korallenriffen. Reich an Foraminiferen, der Korallenabfall staubförmig verarbeitet.

III. Tiefsee-Ablagerungen mit Ausnahme der feinen kolloidalen Tontrübe fast frei von terrigenem Material.

a) Globigerinenschlamm (lockere, aufrührbare Massen, mit feinstem Tonmaterial). Hauptverbreitung in ozeanischen Tiefen zwischen 2000 und 4500 m. Mit mindestens 30% Kalk, den wesentlich die freischwimmenden Globigerinen und die Coccolithophoriden (planktonische Algen) liefern. Kieselige Bestandteile von Radiolarien, Spongien, Diatomeen selten bis 10 Gewichtsprozente.

Aehnliche Gesteine sind aus der Kreide bekannt. Die Schreibkreide ist besonders reich an Coccolithophoriden, die Seewener Mergel der Algen sind reine Globigerinengesteine.

b) Pteropodenschlamm. Eine Abart des Globigerinenschlammes mit zahlreichen Pteropoden und Heteropodenschalen. Da die zarten Schalen in Tiefen von 2700 m wieder aufgelöst werden, ist die Tiefenregion stärker eingeengt — 1000 bis 2700 m. Vergleichen könnte man die Styliolaschiefer des Devons, denen aber die Globigerinen fehlen.

c) Diatomeenschlamm. Nur in höheren Breiten in 2700—6000 m Tiefe. Fossil ganz unbekannt.

d) Radiolarienschlamm. Außerordentlich zahlreiche Radiolarien in brauner bis roter toniger Grundmasse (mehr als 20%). In sehr großen Tiefen, wo die kalkigen Schalen schon aufgelöst sind. Mit dem Radiolarienschlamm sind manche kieselige, radiolarienreiche Gesteine aus sehr verschiedenen Formationen verglichen worden.

e) Roter Ton, bedeckt die weitesten Gebiete der Tiefsee und zugleich die tiefsten Gründe. Kalkige Beimischungen fehlen (mit Ausnahme ganz widerstandsfähiger Reste, wie Bullae osseae von Cetaceen, Haifischzähne), kieselige können sich bis zum Uebergang in d) beimischen. In der ganzen Reihe der Formationen unbekannt (jetzige Verbreitung in den Weltmeeren auf eine Fläche von 130,3 Millionen Quadratkilometer geschätzt).

4. Heteropie, Heterotopie usw. Gleich alte und faciell gleiche Sedimente werden Unterschiede der Fossilführung auch dann zeigen, wenn sie in Meeresräumen gebildet wurden, die verschiedenen faunistischen Provinzen angehören oder doch durch eine andere Tönung der Tierwelt sich auszeichnen. Man kann dann mit Mojsisovics von heterotopischen Sedimenten (Formationen) sprechen. Die Gründe der faunistischen Unterschiede sind durch die Gesetze der Verteilung der Organismen gegeben, unter die auch die klimatischen Unterschiede einzureihen sind. Heteropisch wurden von Mojsisovics die in anderer Facies ausgebildeten gleichalten (isochronen) Sedimente (Formationen) genannt. Die Begriffe heterotopisch und heteropisch sind also durchaus verschieden, obwohl sie in einigen Lehrbüchern als identisch gebraucht sind (vgl. Haug, Traité de Géologie).

Die Bedeutung der Bezeichnungen isopisch und isotopisch ergibt sich hiernach von selbst.

Isopisch sind z. B. manche Korallenkalke, die trotz gleichen Aussehens verschiedenen Stufen oder Horizonten angehören. Isopisch sind auch die Schwammkalke des schwä-

bischen Jura, die in den verschiedenen Horizonten α, β, γ auftreten und immer neben den Spongien auch eine so ähnliche Fauna kleiner Mollusken, Brachiopoden usw. enthalten, daß selbst der Begründer der Einteilung des schwäbischen Jura, Quenstedt, die Stufen α und γ verwechseln konnte.

Huxley wies 1862 auf den Unterschied zwischen Gleichzeitigkeit (Synchronism) und gleicher Entwickelungshöhe (Homotaxis) hin. Es bezieht sich dies zunächst auf ganze, zu einer Art Lebensgemeinschaft zusammengeschlossene Gruppen, so in dem von ihm gewählten Beispiel, daß sehr wohl an einer Stelle der Erde eine devonische Flora und Fauna neben einer silurischen marinen Tierwelt existiert haben könne. Eine solche Flora werde homotax der echt devonischen, aber nicht gleichzeitig sein. Gewiß gibt es für den Betrag der Umänderungen, die eine Art oder die eine biologisch zusammenhängende Gruppe, Flora oder Fauna, erfährt, kein zeitliches Aequivalent. Eine bestimmte Entwickelungshöhe kann an einer Stelle früher erreicht werden als an einer anderen.

Schließen die isopischen Bildungen verschiedener Stufen eng aneinander, so macht die Verteilung auf einzelne Zeitabschnitte bedeutende Schwierigkeiten; diese steigern sich, wenn die Fossilführung eine beschränkte oder durch schlechte Erhaltung und Zerstörung der Fossilreste nicht zur Altersbestimmung verwertbar ist. So sind große Massen von Kalken in den Alpen mehrfach unter einem Formationsnamen zusammengefaßt worden, obwohl ihre Bildung verschiedene Zeitabschnitte durchzieht (Schlerndolomit, Esinokalk, Dachsteinkalk).

D. Rückschlüsse aus den Formationen auf das Klima.[1])

Auf niedere Temperaturen läßt vor allem die Einschaltung von Blocklehmen und glazialen Findlingen schließen, wie sie z. B. im unteren Perm Indiens, in Australien und anderen Ländern bekannt sind. Eine Verwechselung mit pseudoglazialen Erscheinungen ist besonders bei sehr alten oder dislozierten Ablagerungen möglich; durch Erschütterung und Bewegung können Gerölle und die Oberfläche der Unterlage Kritzen und Schrammen erhalten, die den glazialen sehr ähnlich sind. Die Begründung der glazialen Einflüsse muß daher auf breiter Grundlage erfolgen.

In jungtertiären Schichten, welche die Mehrzahl der Arten mit den gegenwärtigen Meeren teilen, ist das Auftreten von Arten, die in hohen Breiten leben, für Abkühlung des Wassers beweisend. Korallenbauten, von den lebenden Gattungen aufgeführt, sind Merkmale starker konstanter Erwärmung des Meeres und zugleich starker Salinität. Aus dem Charakter in einer Flora vereinigter fossiler Pflanzen läßt sich, wie z. B. bei der obermiocänen Flora Oeningens ungefähr das Jahresmittel berechnen.

Für die älteren Formationen sind klimatische Schlüsse auf Grund der Fossilien sehr erschwert. Die physiologische Anpassungsfähigkeit der Organismen ist eine hohe, und die klimatischen Bedürfnisse der fossilen Vorläufer sind nicht durch die Verwandtschaft erschließbar.

Die Jahresringbildung bei versteinerten Hölzern gibt Hinweise auf den Wechsel der Jahreszeiten.

Rückschlüsse aus der Gesteinsbeschaffenheit sind unsicher, aber doch verwertbar. Sie beruhen zum Teil auf dem Oxydationszustand gewisser Mineralien, auf ihrer Frische oder auf ihrer Zersetzung. Den Sanden bezw. Sandsteinen beigemischte Feldspatreste werden frischer sein, wenn die Anhäufung unter einem kühlen Klima erfolgte, zersetzt, wenn sie längere Zeit der Einwirkung eines warmen, feuchten Klimas exponiert waren. Man hat hiervon Gebrauch gemacht nicht nur bei der Unterscheidung glazialer und interglazialer Sande des Diluviums, sondern z. B. auch bei der Beurteilung permisch-triadischer Sandsteine Indiens, in letzterem Fall doch wohl zu weitgehend.

Das Auftreten licht- und wärmebedürftiger Blütenpflanzen in Formationen arktischer und antarktischer Breiten hat wiederholt zu Diskussionen über eine Verlagerung der Erdpole Anlaß gegeben.

Schlüsse auf die Temperierung des Meeres gestatten die im Tertiär und in der Kreide verbreiteten Bauten noch lebender Riffkorallen, die zugleich auch einer reichlichen Zufuhr von Licht nicht entbehren können.

Sichere Leitfossilien in der Frage nach der Tiefe des Meeres sind vor allem auch Reste von Meeresalgen, von denen die kalkaufspeichernden zu den wichtigsten am Aufbau der Sedimente beteiligten Organismen gehören. Silurische Kalke sind oft erfüllt von den kugeligen Kolonien der Girvanella, triadische von Sphaerocodium und noch öfter von Gyroporella und Diplopora (alpine Riffkalke). Wenn sie auch von den gegenwärtigen Verwandten stark differieren, so ist doch sicher, daß sie nicht planktonische, sondern benthonische Organismen waren. Damit ist eine Tiefe von 300 m als ungefähres Maximum für ihren Standort festgelegt.

Planktonisch treibende Algen, wie die Coccolithophoriden, die nach dem Absterben in die Tiefe rieseln, sagen über die Tiefe des Meeresbodens, auf dem sie zu Ruhe kamen, direkt nichts aus. Immerhin trifft man sie

[1]) Vgl. den Artikel „Paläoklimatologie".

gegenwärtig am häufigsten in den Ablagerungen großer Tiefe.

E. Die Formationen.

I. Archäische Formationsgruppe, Archaikum, Eozoikum, Azoische Aera.

Schon sehr früh hat man ein Grundgebirge von der Reihe der übrigen Formationen abgesondert, aber die Begriffsbestimmung ist stets von Voraussetzungen spekulativer Natur beeinflußt gewesen. Der kristalline Zustand der Gesteine galt an sich als Zeichen höchsten Alters, das Postulat, daß um den glühenden Erdball sich in den ersten, unter der vielmal schwereren Atmosphäre noch überhitzten Ozeanen ganz ähnliche kristalline Bodensätze bilden mußten, schien durch das Vorkommen von Gneis und Granit im Sockel aller Länder und in den Gebigskernen konkrete Belege zu finden. Als jüngere Glieder schloß man den Gneißen die Glimmerschiefer und die mit Glimmerhäutchen erfüllten Urtonschiefer (Phyllite) an, die in ihrer Lagerung den Eindruck schiefriger Sedimente (Meeresabsätze) machen, durch die ausschließliche oder starke Beteiligung kristalliner Mineralien aber den Gneisen sich annähern. Diese Gruppe der kristallinen Schiefer galt zugleich als azoisch, da Versteinerungen in ihnen nie nachgewiesen worden waren.

Die Entdeckung des Eozoon im kanadischen Gneissystem schien diese Theorie zu stürzen, da man die eigenartig aus Serpentin bezw. Chrysotil und Calcit aufgebauten Knollen mit riesigen Foraminiferen verglich; so kam der Name eozoische Aera, Eozoikum auf, aber nur vorübergehend, da die rein mineralische Natur des Eozoon, das auch in Bayern, Böhmen, in England, in den Pyrenäen nachgewiesen wurde, sich herausstellte (Möbius).

Die Vorstellungen über das Grundgebirge sind in neuerer Zeit ganz andere geworden. Die Granite sind zum Teil als beträchtlich jüngere Eindringlinge (Intrusionen) erkannt, viele Gneiskomplexe zu den Graniten, andere als metamorphe Sedimente zu präkambrischen oder verschiedenen jüngeren Formationen gestellt worden. So ist im Schwarzwald der Granit karbonischen Alters, während die Gneise älter (vielleicht präkambrisch) sind. Man kann von archäischer Formation eigentlich nur dort sprechen, wo, wie in Finnland und Nordamerika, die präkambrische Formation in klarer Sonderung über ihr auftritt. Diese archäischen Komplexe sind bisher azoisch, während im Präkambrium organische Reste, wenn auch spärlich, nachgewiesen sind. Sie bestehen oft nur aus Gneisen oder granitischen Gesteinen, an anderen Stellen mit eingeschalteten metamorphosierten Sedimenten. Konglomerate sind für diese Erkenntnis besonders wichtig geworden. Mehrere scharf ausgeprägte Diskordanzen durchziehen in Finnland das Archaikum, mehrere Systeme abgetragener Faltengebirge liegen übereinander, so daß im Archaikum eine jedenfalls außerordentlich lange Zeit sich verkörpert. Eine allgemein gültige Einteilung des Archaikums ist bisher nicht gelungen. Von unten nach oben wurden in Finnland unterschieden eine katarchäische, die tiefsten Granitgneise umfassende Formation, darüber eine ladogische und eine bottnische Formation, in deren Zusammensetzung mannigfache andere Gesteine, wie Glimmerschiefer, Phyllite, Quarzite, Tuffe, Porphyrite usw. eintreten.

II. Paläozoische Formationsgruppe, paläozoische Aera, Paläozoikum

(sowohl im stratigraphischen wie im zeitlichen Sinne gebräuchlich. Die von Gümbel gebrauchte Bezeichnung paläolithisch ist ebenso wie mesolithisch [für Mesozoikum] zu vermeiden, da diese Begriffe in der Prähistorie fest eingewurzelt sind).

In der hier angenommenen Umgrenzung umfaßt das Paläozoikum Teile des früheren Grundgebirges, die ganze Gruppe des von Werner ausgeschiedenen Uebergangsgebirges, in dem besonders die Grauwacken auffällig hervortreten, und noch die unteren Teile des Flötzgebirges, die Steinkohlenformation und die Dyas (die permische Formation). In England wurde durch Sedgwick, Murchison und Lonsdale eine Teilung der Uebergangsformationen in eine kambrische, silurische und devonische Formation durchgeführt, deren Namen sich auf englische Stämme und Landschaften beziehen. Phillips hat dann die Bezeichnung paläozoisch, die ursprünglich nur auf silurische Schichten beschränkt war, auf die höheren Formationen bis zum Zechstein einschließlich ausgedehnt; von ihm stammt auch die Bezeichnung der „sekundären“ Formationen (Trias, Jura, Kreide) als mesozoisch, der tertiären als känozoisch. Der Charakter der Versteinerungen, mit anderen Worten die Entwickelungshöhe der Tier- und Pflanzenwelt, war für diese Gruppenbildung maßgebend.

Die Eingliederung der präkambrischen Formation in die paläozoische Gruppe ist nicht allgemeiner Brauch. Ursprünglich ist die präkambrische Formation enger mit der archäischen zusammengefaßt; mit ihr teilt sie häufig den hohen Grad der Umwandlung aus normalen Sedimenten in kristalline Gesteine, obwohl der sedimentäre Charakter meist stärker hervortritt. Be-

stimmend für die hier angenommene Auffassung ist der sichere Nachweis von fossilen Organismen, von denen neben Protozoen (Radiolarien der Phyllite der Bretagne) auch Crustaceen (Beltina, aus den Belt-Schichten von Montana) genannt werden. Der große Umfang und die Zusammensetzung aus mehreren Schichtsystemen macht es wahrscheinlich, daß die präkambrische Formation in Zukunft als Formationsgruppe, gleichwertig dem ganzen Paläozoikum, zu behandeln sein wird. Gebirgsbildungen und Gebirgsabtragungen haben sich mehrfach wiederholt. Diskordanzen trennen scharf die einzelnen Teile. In Finnland werden von unten nach oben unterschieden: Kalevische Formation, jatulische Formation mit der graphitähnlichen Kohle, dem Schungit, jotnische Formation. In Nordamerika, wo das Präkambrium als Algonkian bezeichnet wird, zerlegt man es in das dreiteilige Huronian und die obere Keweenaw-Formation (mit dem bekannten Kupfervorkommen). In allen diesen Fällen

Die Reihe der paläo-

	Stufen	Gebirgsbildung
Permische oder Dyasformation.	Zechstein (Neodyas).	—
	Rotliegendes (Paläodyas)	Vulkanismus stark.
Karbonische oder Steinkohlenformation.	Oberkarbon meist kontinental mit Flötzen. / marin z. B. in Rußland.	Starke Gebirgsbildung.
	Unterkarbon als Kohlenkalk und Kulm.	Vulkanismus mächtig.
Devonische Formation.	Oberdevon (Beispiele: Iberger Kalk, Goniatitenschiefer). [Binnenmeerfacies: Oldred.]	Vulkanismus schwächer.
	Mitteldevon (Beispiele: Eifelkalk, Stringocephalenkalk).	Vulkanismus stark.
	Unterdevon (Beispiel: rheinische Grauwacken).	Fortsetzung der kaledonischen Gebirgsbildung. Vulkanismus stark.
Silurische Formation.	Obersilur.	Kaledonisches Gebirge Vulkanismus in manchen Gegenden stark.
	Untersilur oder Ordovicium.	Gebirgsbildungen am Ende des Untersilurs. Vulkanismus in manchen Gegenden stark.
Kambrische Formation.	Oberkambrium oder Olenus-Schichten.	Ohne Gebirgsbildung. Vulkanismus schwach.
	Mittelkambrium oder Paradoxides-Schichten.	
	Unterkambrium oder Olenellus-Schichten.	
Präkambrische Formation.	Beispiel: Finnland. Jotnische Form. Jatulische Form. Kalevische Form. / Nordamerika. Keweenaw-Form. Huronische Form. / Unterscheidung von marinen und kontinentalen Bildungen schwierig.	Mindestens 3 bis 4 Phasen der Gebirgsbildung, durch Zeiten der Abtragung getrennt. Vulkanismus stark.

gibt die Mächtigkeit der angehäuften Konglomerate, Sandsteine und Schiefer zugleich einen Maßstab für die großartige Abtragung damaliger Festländer. Ein Urmeer vorauszusetzen, in dem statt kontinentaler Massen nur zerstreute Inseln existierten, wird angesichts dieser Massen zusammengeschwemmten festländischen Schuttes zur Unmöglichkeit.

III. Mesozoische Formationsgruppe, mesozoische Aera, Mesozoikum.

Das Mesozoikum umfaßt die oberen Teile des Flötzgebirges im Sinne Werners, außer den jüngsten Bildungen, die „sekundären“ Formationen Trias, Jura und Kreide. Unter dem Namen „Trias“ faßte v. Alberti 1834 die Bildungen des Buntsandsteins, Muschelkalks und Keupers zusammen, von welchen die beiden erstgenannten mit diesen Namen schon bei Füchsel erscheinen, während der Keuper erst später unterschieden wurde. Obwohl auf die „germanische“ Facies der Trias begründet wurde der Formationsname auch auf die „alpine Trias“ angewandt, die die „normale“,

zoischen Formationen.

Klima	Pflanzen	Tiere
Trocken in der Neodyas der Nordhemisphäre (Salzlager).	Allmähliche Verarmung der karbon. Flora. Glossopterisflora im Süden.	Brachiopodenreich in südlichen Facies.
Glaziale Paläodyas in den südlichen Kontinenten.	Fortsetzung der karbonischen Flora. Coniferen häufiger.	Theromorphen, Rhynchocephalen.
Gleichmäßig. Flora universal. Korallen weit verbreitet.	Gefäßkryptogamen (Calamarien, Lepidophyten, Farne usw.). Cordaiten.	Aelteste Stegocephalen. Marine Fauna ähnlich der devonischen. Ganoiden.
Gleichmäßig (angeblich Glazialgerölle im Tafelbergsandstein).	Gefäßkryptogamen wie im Karbon.	Goniatiten. Korallen (Ober- und Mitteldevon). Brachiopoden. Ganoidfische beginnen. Dipnoer. Placodermen besonders in der Oldred-Facies.
Gleichmäßig (Verbreitung von Korallenriffen).	Flora soweit bekannt schon ähnlich der devonisch-karbonischen. Marine Kalkalgen. Planktonische (?) Graptolithen universal verbreitet in Schieferfacies.	Fische (Placodermen, Elasmobranchien). Korallen riffbildend, Trilobiten treten zurück. Wirbeltiere nicht sicher. Nautiloideen sehr verbreitet. Asaphus, Chasmops, Trinucleus unter den Trilobiten.
Angebliche Glazialbildungen in Norwegen, China, Südaustralien (hier wohl nicht kambrisch).	Unbekannt.	Die Kreise der niederen Tiere sämtlich vertreten. Wirbeltiere fehlen. Herrschend Trilobiten. Kalkliefernde Mollusken, Korallen, Echinodermen wenig verbreitet.
Angebliche Glazialbildungen in Ontario, Minnesota und Michigan.	Nur aus der Kohlenanhäufung (Schungit) der jatulischer Schichten von Schunga (Olonetz) zu erschließen.	Wenig bekannt. Crustaceen (Beltina) Hyolithes. Cryptozoon. Radiolarien.

d. h. marine Fazies der Formation darstellt. Der Name der Juraformation ist nach dem Juragebirge in der Schweiz gewählt, das ganz vorwiegend aus Gesteinen dieser Formation aufgebaut wird. Die Anwendung dieser Bezeichnung geht auf Humboldt zurück. Die englische Bezeichnung Oolithformation bezieht sich auf das massenhafte Vorkommen von oolithischen Kalksteinen in der Juraformation, deren untere Abteilung, Lias, im Auslande vielfach von der Bezeichnung „Juraformation" ausgenommen wird. Die Dreiteilung des deutschen Jura wurde von Leop. v. Buch durchgeführt und von Quenstedt weiter ausgearbeitet. Die Kreideformation hat ihren Namen davon, daß in ihren oberen Abteilungen in Nord- und Westeuropa weiße Schreibkreide auftritt. Die Bezeichnung für die ganze Formation findet sich zuerst bei Fr. Hofmann. Wie bei der Triasformation so waren auch hier Namen für einzelne Formationsabteilungen früher in Gebrauch als der für die ganze Formation, so in England Greensand und Chalk, in Deutschland Quadersandstein, Plänerkalk, Hils. Die heutige Gliederung geht im wesentlichen auf d'Orbigny zurück, ist aber für die untere Kreide noch weiter ausgearbeitet worden. Die Namen der Unterabteilungen sind nach französischen und schweizerischen Orten gewählt und heißen Valendis-, Hauterive-, Barrême-, Apt-, Aube-Stufe, Cenoman, Turon, Senon, dänische Stufe. Neuerdings wird auch die Aube-Stufe, das Cenoman und Turon als Mittelkreide bezeichnet.

Die Reihe der meso-

	Stufen	Gebirgsbildung und Vulkanismus
Kretaceische oder Kreideformation.	Oberkreide Unterkreide.	Dislokationen im alpinen Gebiet am Ende der Unterkreide. Fortdauer der Eruption in Südamerika vom Jura in die Kreide.
Juraformation.	Malm Dogger Lias.	Kimmerische Faltung in jungjurassischer Zeit. Riesige Eruptionen von Porphyr in Südamerika.
Triasformation.	Keuper Muschelkalk Buntsandstein.	Ohne Gebirgsbildung und mit un bedeutendem Vulkanismus.

IV. Die känozoische Formationsgruppe. Tertiär- und Quartärformation.

Die Bezeichnung Tertiär geht auf Arduino zurück, der in Italien zum ersten Male diese jüngeren Schichten als Montes tertiarii den als Montes secundarii und primitivi bezeichneten älteren gegenüberstellt. Auch in England und Deutschland ward es eine Zeitlang Gebrauch, die mittlere Gruppe der „Flötzformationen" als sekundäre, die älteren (insbesondere die „Grauwacken" und „Schiefer") als primäre zusammenzufassen.

Die Einteilung der zum Tertiär gehörenden marinen Sedimente, die nirgends in einem zusammenhängenden Profil, sondern meist als Ausfüllungen gesonderter „Becken" bekannt waren, macht große Schwierigkeiten. Auf Grund einer statistisch-paläontologischen Methode kam P. Deshayes zu einer Gliederung, die in ihren Grundzügen noch heute gilt und maßgebend für die Behandlung stratigraphischer Probleme wurde. Die fossilen Arten wurden mit den Arten des nächst gelegenen Meeres verglichen und der Prozentsatz festgestellt, in dem noch heute lebende Arten sich mit ausgestorbenen mischen. Die ältesten Schichten mit nur wenigen rezenten Arten wurden Eozän genannt, die jüngeren Abteilungen Miozän und Pliozän. Lyell nannte dann auch die

Quartärformation nach diesem Prinzip das **Pleistozän**. **Buckland** hatte sie 1823 als **Diluvium** bezeichnet, da er in ihr den Absatz einer die ganze Erde umfassenden Sintflut erblickte, und die jüngsten Anschwemmungen der Flüsse, deren Bildung noch heute fortdauert, als **Alluvium**.

Die Grenze gegen das Mesozoikum ist scharf gezogen. Große, wichtige Tiergruppen der Jura- und Kreidezeit, wie die Ammoniten, Belemniten, Rudisten, Inoceramen, die großen Saurier bleiben jenseits der Grenze zurück, während im Tertiär sich der einzigartige Aufschwung der Säugetiere vollzieht, der in raschester Folge immer neue Differenzierungen entstehen läßt, von denen manche wiederum auf ältere Abschnitte der Tertiärs beschränkt bleiben.

Erst im Quartär werden Spuren des Menschen mit Sicherheit nachweisbar; die angeblich von Menschenhand benutzten Feuersteine des Tertiärs (Eolithe) sind Zufallsformen, wie sie bei heftigem Transport im Wasser, bei gegenseitigem Stoß und Druck erzeugt werden.

Die uns heute bekannten Umrisse der Kontinente treten im Verlauf des Känozoikums immer schärfer heraus. Die Uebergriffe des Meeres verlieren nach und nach an Bedeutung und beschränken sich auf randliche Partien der Festländer.

Es ist sehr beachtenswert, daß die gewaltigsten Gebirgsbewegungen in den alpinen Gebirgen in eine Zeit fallen, die nur noch relativ geringe Verschiebungen des Strandes erkennen läßt.

zoischen Formationen.

Klima	Pflanzen	Tiere
Klimazonen (Korallen- und Rudistenriffe nur in den Alpen, nicht nördlich davon, verschiedene Ammoniten in tropischen und gemäßigten Breiten usw.).	Erscheinen der Laubhölzer mit dem Beginn der mittleren Kreide. In der älteren Kreide Fortdauer der Flora von jurassischem Charakter.	Fortdauer, gegen das Ende der Kreidezeit aber allmähliches Erlöschen der Ammoniten, ebenso fast völliges Verschwinden der Belemniten. Erlöschen der großen Reptilien am Ende der Kreidezeit, während welcher z. B. die Dinosaurier und Mosasaurier ihre größte Blüte erreichen. Bezahnte Vögel. Die ersten Urodelen. Säuger noch unverändert.
gleichmäßig.	Die Flora ist die Fortsetzung der triadischen unter Ausschaltung der letzten paläozoischen Nachzügler, die sich noch in der Trias finden.	Reiche, angeblich neue Entwickelung der Ammoniten und Belemniten, von denen die ersteren wichtigste Leitfossilien. Der erste Frosch (?). Gegenüber den Ichthyosauriern, Plesiosauriern, Dinosauriern treten die noch sehr kleinen Säuger ganz zurück. Vorherrschaft homocerker Ganoiden unter den Fischen. Flugeidechsen. Der erste Vogel.
gleichmäßig.	Coniferen und Cykadaceen, Farne und Equisetaceen; Kalkalgen (Gyroporellen, Diploporen).	Reiche Entwickelung der Mollusken, speziell der Ammoniten, die aber angeblich mit dem Ende der Triaszeit fast in allen Stämmen erlöschen. Beginn der Knochenfische, Dinosaurier, Ichthyosaurier, Krokodile und Schildkröten. Flugsaurier. Die letzten Stegocephalen. Beginn der Säugetiere.

Die Gebirgsbildung ist besonders in der Mitte der Tertiärzeit von einer Intensität, wie sie seit dem Aufbau der karbonischen Alpen nicht bekannt ist. Die noch im Pliocän intensiven Dislokationen schwächen sich im Quartär sehr ab, ohne aber ganz zur Ruhe zu kommen. Die Verwerfungen diluvialer Schichten am Niederrhein lassen sich ziemlich weit verfolgen; manche Talbildungen und Flußläufe lassen starke Schichtenverbiegungen indirekt erschließen.

Der Vulkanismus ist im Tertiär entsprechend gesteigert, greift aber noch klarer wie die Gebirgsbildung, weit in das Quartär hinüber.

Die klimatischen Veränderungen während des Känozoikums laufen allmählich, aber nach starken Schwankungen in den jetzigen Zustand aus. Im älteren Tertiär sind Pflanzen, die ein bedeutendes Wärmebedürfnis haben, noch in die arktischen Gegenden vorgeschoben, auch im Miocän ist der Pflanzenwuchs der polaren Gegenden viel mehr begünstigt als heute. Dennoch macht sich schon im Miocän jene Veränderung der europäischen Vegetation bemerklich, welche eine Abkühlung in höheren Breiten voraussetzt. Das Pliocän bringt hierin weitere Fortschritte und wohl das erste Einsetzen der Eiszeit, welche mit ihren Oszillationen das Quartär vieler Länder beherrscht. Die quartären Lößschichten mit ihren Ein-

schlüssen an Säugetieren, die zum Teil als Steppenbewohner bekannt sind, lassen auf Perioden großer Lufttrockenheit schließen.

Eine Parallele des Känozoikums mit dem Schluß des Paläozoikums liegt nahe. Die karbonische üppige Vegetation und die Aufspeicherung des vegetabilen Brennstoffs finden ihr Gegenstück in der reichen Vegetation und den Braunkohlenbildungen des Tertiärs; die Gebirgsbildung, die angeschlossenen vulkanischen Ausbrüche, die späteren Vergletscherungsperioden (permisches Boulderbed — quartärer Geschiebelehm) folgen im Karbon-Perm und im Tertiär-Quartär fast in gleicher Anordnung; und wie der Ausgang des Perms an vielen Orten durch austrocknende Meere und Lagunen gekennzeichnet ist, so steht auch am Ende der Eiszeit die trockene Lößbildung. Es hat dieser Parallelismus in den Spekulationen über die Ursachen der Eiszeit häufig Berücksichtigung gefunden, ohne uns der gesuchten Erklärung wesentlich näher zu bringen.

Die Reihe der käno-

	Stufen	Gebirgsbildung und Vulkanismus
Quartärformation.	Alluvium Diluvium oder Pleistocän.	Ausläufer der vulkanischen Erscheinungen des Tertiärs bis zur Gegenwart.
Tertiärformation.	Pliocän Miocän Oligocän Eocän Paleocän.	Bildung der jungen großen Kettengebirge (Alpiden, südliche Gebirge Hochasiens, Kordilleren usw.), großartige vulkanische Tätigkeit in den meisten Teilen der Erde.

F. Die Katastrophenlehre und der Aktualismus.

Bei den aufgeklärten Naturforschern des 18. Jahrhunderts war die Ansicht, daß der jetzige Zustand der Erdoberfläche erst nach wiederholten gewaltigen Umwälzungen zustande gekommen sei, weit verbreitet. Besonders Buffons Werk „Époques de la nature" hat auf die damalige Zeit und darüber hinaus großen Einfluß ausgeübt. Cuviers Katastrophenlehre, die im Anfange des 19. Jahrhunderts entstand, hat manches von den älteren Autoren übernommen, ist aber in jeder Beziehung weiter ausgearbeitet und schärfer akzentuiert. Aus dem Vorkommen der fossilen Säugetiere wurde gefolgert, daß es stürmisch hereinbrechende Katastrophen gewesen seien, denen die Schöpfung zum Opfer fiel, Katastrophen, die von den jetzigen geologischen Kräften nicht verursacht werden könnten. Gigantische Steigerung des Vulkanismus, furchtbare Einbrüche des Ozeans oder auch uns unbekannte physikalische Kräfte wurden vorausgesetzt und unter dem Einflusse Cuviers begann bei den Geologen die Ansicht festen Boden zu gewinnen, daß die früheren Abschnitte der Erdgeschichte unter einem anderen Gesichtswinkel zu betrachten sei als die Welt um uns. Cuvier führte die Trennung der Formationen und den Wechsel ihrer Fossilien auf die Revolutionen, Katastrophen oder Kataklysmen zurück, die mit der bestehenden Schöpfung jedesmal gänzlich aufräumten oder doch das Lebende zum größten Teil vernichteten. Die Arten sind unveränderlich und stehen sich zusammenhangslos gegenüber; jede neue Formation enthält eine neue Schöpfung, soweit es sich um Arten handelt, die der früheren Formation fehlten. In ganz ähnlicher Weise hat auch d'Orbigny mehrere Dezennien später noch daran festgehalten, daß der faunistische Unterschied der 27 von ihm aufgestellten Stufen auf ebensoviel Schöpfungsakten beruhe. Für die evolutionistischen Ideen eines Lamarck waren derartige Veraussetzungen ein damals noch unüberwindliches Hindernis. Es mußte erst mit den alten Vorstellungen über die Qualität der in der Vorzeit wirksamen Kräfte aufgeräumt werden, und es mußte statt der Sonderung der Formationen ihr enger Zu-

sammenhang in den Vordergrund der Forschung gestellt werden, ehe das möglich wurde. In Deutschland war es A. von Hoff, in England besonders Lyell, welche sich mit Erfolg gegen die Cuviersche Lehre einsetzten und der aktualistischen oder uniformitorischen Anschauungsweise in der Geologie zum Siege verhalfen. Dabei ist nicht zu übersehen, daß Lyell ein Gegner der Lamarckschen Theorien war und erst durch Wallace und Darwin auf die andere Seite hinübergezogen wurde. Die Reinigung der Geologie von mystischen Ideen, das eindringende Studium der gegenwärtig waltenden Kräfte, die unermüdliche Aufspeicherung eigener Beobachtungen und der stete Hinweis, daß auch unscheinbare Vorgänge ein großes Ausmaß annehmen, wenn sie sich in langer Zeit summieren, sind die großen Verdienste insbesondere Lyells.

Seine Lehre von der "Uniformity" der geologisch wirksamen Agentien durch die ganze Reihe der Formationen hindurch ward der Grundstein modernen geologischen Forschens.

zoischen Formationen.

Klima	Pflanzen	Tiere
Mehrfache Schwankungen des Klimas, das in den Eiszeiten kühler war als in der Gegenwart, in den Zwischeneiszeiten aber wie das jetzige oder wärmer.	Im wesentlichen die heutige Flora, allerdings unter dem Einfluß der Eiszeiten zum Teil in anderer Verbreitung.	Herrschaft des Menschen, dessen älteste Spuren im Diluvium gefunden werden.
Während des Tertiärs bilden sich allmählich die heutigen klimatischen Unterschiede der verschiedenen Breiten aus.	Die Flora besteht vorwiegend aus angiospermen Di- und Monocotyledonen, die zunächst die Fortsetzung der oberkretazischen darstellt und sich allmählich zur diluvialalluvialen entwickelt.	Fehlen der Ammoniten, Belemniten (außer im ältesten Tertiär) und der Saurier, Vorherrschaft der Knochenfische, der irregulären Seeigel, der Vögel und der Säugetiere, die sich im Laufe der Tertiärzeit aus wenig differenzierten Formen zu einer großen Mannigfaltigkeit entwickeln. Allmähliche Herausbildung der heutigen Fauna unter Erlöschen zahlreicher Gruppen, besonders unter den Säugern, oder starkem Zurücktreten anderer, wie z. B. der Nummuliten, die für das ältere Tertiär bezeichnend sind.

G. Das absolute Alter der Formationen.

Während sich das relative Alter aus der Reihenfolge der Formationen in der Erdrinde und aus dem Charakter und der Art der Versteinerungen mit genügender Sicherheit ergibt, sind wir über das absolute Alter in völligem Dunkel. Es hat zwar nicht an Versuchen gefehlt, die Wiederholung astronomischer Perioden in der Reihenfolge der Sedimente reflektieren zu lassen, aber keiner dieser Versuche hat eine wirklich geologische Begründung erfahren. Auch über das Verhältnis der einzelnen in der Geologie ausgeschiedenen Formationen zueinander, ob z. B. die silurische Formation längere Zeit zu ihrer Bildung gebraucht hat als die devonische, ob die paläozoischen Formationen allgemein größere Zeiträume repräsentieren als die mesozoischen oder känozoischen — wissen wir sehr wenig. Die Dicke (Mächtigkeit) der Formationen ist ein unzuverlässiger Maßstab, da viele Sedimente relativ rasch gebildet sind (z. B. manche Sandsteine), während an anderen Stellen die Aufspeicherung von Gesteinsmaterial nur sehr langsam vor sich ging. Das Maß der Veränderungen, welche Tiere und Pflanzen während einer Formation erfuhren, gibt einen richtigeren Begriff von der Bedeutung der Zeit, allein wir haben keine Erfahrung darüber, ob nicht in gewissen Perioden, unter dem Einfluß bestimmter physischer Konstellationen die Umwandlung der Arten in rascherem Tempo erfolgte als in anderen. Im allgemeinen wird angenommen, daß die paläozoische Aera bedeutend länger währte als die mesozoische und diese hinwiederum länger als die känozoische, in die auch die Gegenwart noch mit eingeschlossen werden kann.

Das Ende der Eiszeit und zugleich der älteren Steinzeit liegt nach Berechnungen, die sich zum Teil auf geologische Veränderungen, zum Teil auf prähistorische Daten stützen, 16000 bis 24000 Jahre zurück. Dies wäre der letzte Teilstrich der langen chronologischen Skala, die bis in das Präkambrium zurückleitet. Die Veränderungen der Erdrinde in diesen letzten 2 Myriaden von Jahren sind verschwindend gering gegenüber den großen Bewegungen, die in der Tertiärzeit die Struktur der Länder verändert haben und treten noch mehr zurück

gegenüber den großen Ereignissen der mesozoischen Aera. (Transgression der Meere im Cenoman und im oberen Jura, und der paläozoischen Gebirgsbildungen im Karbon, Silur, Präkambrium).

Literatur. ***G. H. Bronn,*** *Lethaea geognostica oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgsformationen bezeichnendsten Versteinerungen, 2 Bände mit Atlas, 1835 bis 1838.* — ***Thomas C. Chamberlin und Rollin D. Salisbury,*** *Geology, 3 Bde., 1904 bis 1906.* — ***H. Credner,*** *Elemente der Geologie.* — ***Georges Cuvier,*** *Recherches sur les ossements fossiles. I. Bd.: Discours préliminaire (1812); Discours sur les révolutions de la surface du globe (in der 2. Auflage der Recherches), 1821 bis 1824.* — ***J. D. Dana,*** *Manual of Geology, 4. Aufl., 1895.* — ***Th. Fuchs,*** *Welche Ablagerungen haben wir als Tiefseeablagerungen zu betrachten? Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie. Beilageband II, 1883.* — ***A. Geikie,*** *Textbook of Geology, 4. Aufl., 1903.* — ***W. von Gümbel,*** *Grundzüge der Geologie, 1888 (Geologie von Bayern, 1. Teil).* — ***E. Haug,*** *Traité de Géologie. II. Les périodes géologiques, 1908 bis 1911.* — ***A. von Hoff,*** *Geschichte der durch Ueberlieferung nachgewiesenen natürlichen Veränderungen der Erdoberfläche, 3 Bde. Gotha 1822 bis 1841.* — ***E. Kayser,*** *Lehrbuch der Geologie. II. Teil: Formationskunde.* — ***E. Koken,*** *Die Vorwelt und ihre Entwickelungsgeschichte, 1893.* — ***Derselbe,*** *Die Leitfossilien. Ein Handbuch für den Unterricht und für das Bestimmen von Versteinerungen, 1896.* — ***O. Krümmel,*** *Handbuch der Ozeanographie, 2 Bde. 1907 bis 1911.* — ***A. de Lapparent,*** *Traité de Géologie, 5. Aufl., 3 Bde., 1906.* — ***G. L. Leclerc de Buffon,*** *Epoques de la nature. Supplément à la histoire naturelle. Tome IX, X. 1778.* — ***Lethaea geognostica,*** *Handbuch der Erdgeschichte. Mit Abbildungen der für die Formationen bezeichnendsten Versteinerungen. Herausgegeben von einer Vereinigung von Geologen unter der Redaktion von Fr. Frech. Der erste Teil: Lethaea palaeozoica, begonnen von F. Roemer.* — ***Charles Lyell,*** *Principles of Geology, being an inquiry how far the former changes of the earths surface are referable to causes now in operation, 1830 bis 1833.* — ***Edm. Mojsisovics von Mojsvar,*** *Die Dolomitriffe von Südtirol und Venetien, 1879.* — ***M. Neumayr,*** *Die geographische Verbreitung der Juraformation. Denkschrift d. Wiener Akad. d. Wiss., 50. Bd., 1885.* — ***Derselbe,*** *Erdgeschichte, 2. Aufl. neubearbeitet von V. Uhlig, 2 Bde , 1895.* — ***A. Oppel,*** *Der mittlere Lias Schwabens. Jahresheft des Vereins für vaterländische Naturkunde von Württemberg 1854.* — ***Derselbe,*** *Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands, nach ihren einzelnen Gliedern eingeteilt und verglichen, 1856 bis 1858.* — ***A. d'Orbigny,*** *Cours élémentaire de Paléontologie et de Géologie stratigraphique, 1849 bis 1852.* — ***Derselbe,*** *Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés, 3 Bde., 1850 bis 1852.* — ***C. F. Parona,*** *Trattato di Geologia, con speciale rigardo alla Geologia Italiana, 1901 bis 1903.* — ***F. A. Quenstedt,*** *Das Flötzgebirge Württembergs, 1843 bis 1851.* — ***Derselbe,*** *Der Jura, 1858. Mit Atlas von 100 Tafeln.* — ***W. Smith,*** *Strata indentified by organized fossils containing prints of the most characteristic specimens in each stratum, 1813 bis 1815.* — ***K. v. Zittel,*** *Geschichte der Geologie und Paläontologie bis Ende des 19. Jahrhunderts, 1899.*

E. Koken.

Formationen.

Paläogeographie.

A. Umfang und Gliederung der Paläogeographie. B. Verteilung von Land und Meer. 1. Methoden. 2. Landbrücken. 3. Kontinente und Meere. 4. Paläogeographische Erdkarten: a) Paläozoikum. b) Mesozoikum. c) Känozoikum. 5. Paläogeographische Länderkarten. C. Paläorographie. D. Paläohydrographie. E. Paläoklimatologie. F. Paläobiogeographie.

A. Umfang und Gliederung der Paläogeographie.

Der Ausdruck Paläogeographie im Sinne von Geographie der geologischen Perioden ist zuerst von R. Etheridge im Jahre 1881 in seiner Ansprache als Vorsitzender der Geological Society in London eingeführt worden und hat sich besonders seit dem Erscheinen von Canus Essai de Paléogeographie (Paris 1896) allgemein eingebürgert. Ihr Arbeitsbereich ist die Geographie aller vergangenen Perioden seit der endgültigen Verfestigung der Erdkruste, seitdem also die Erdkruste nicht mehr durch panzerdeckenbildende Ausbrüche von kontinentaler Größe zerrüttet wurde, und Lithosphäre, Hydrosphäre und Atmosphäre unter der Herrschaft von im wesentlichen den heutigen gleichartigen Kräften und Bedingungen standen. Von den ältesten Zeiten, den Zeitaltern des wasserlosen Schlackenballs, des heißen Urozeans und auch des Archaikums werden wir allerdings irgendwie eingehende paläogeographische Kenntnisse wohl nie erlangen; aber auch mit dieser Einschränkung ist das Arbeitsgebiet der Paläogeographie ungeheuer umfangreich, gilt es doch den Zustand der Erde nicht blos für jede der 11 geologischen Formationen oder Perioden, sondern vielmehr womöglich für alle ihre Abteilungen und Stufen zu ermitteln. So hat z. B. Schuchert für nicht weniger als 18 Horizonte des Silurs getrennte paläogeographische Karten von Nordamerika zu entwerfen gesucht.

Für jeden solchen Zeitabschnitt ist zunächst die Verteilung von Land und Meer festzustellen, eine Arbeit, die vielfach als einzige Aufgabe der Paläogeographie angesehen wird. Wenigstens beschränken sich eine große Anzahl paläogeographischer Arbeiten und Uebersichten auf dieses allerdings wich-

tigste und auch bis jetzt am besten durchforschte Teilgebiet. Neben der Feststellung der großen Züge in der Verteilung von Land und Meer geht die Spezialuntersuchung über den Küstenverlauf in den einzelnen Ländern her (Paläogeographie im engeren Sinne).

Die Paläorographie sucht den Verlauf der alten Gebirge festzustellen, überhaupt die ehemalige Gestaltung des Erdreliefs zu ermitteln. Hierin berührt sie sich mit Teilen der Paläohydrographie, insofern diese den ehemaligen Verlauf der Flüsse festzustellen sucht. Naturgemäß ist beides hauptsächlich in den jüngeren Perioden erfolgversprechend, während unsere Schlüsse um so unsicherer werden, je weiter wir uns von der Gegenwart entfernen. Die Paläohydrographie wird aber auch die Lage und Ausdehnung alter Seen zu ermitteln haben, sowie die Tiefe der Meeresbecken, den Verlauf der Meeresströmungen, den Salzgehalt und die Temperatur des Meerwassers u. a.

Sind die beiden eben genannten Teilgebiete noch relativ wenig bearbeitet, so liegt wieder reiches Material vor für die Paläoklimatologie, die sich mit allem zu befassen hat, was sich auf den meteorologischen und klimatologischen Zustand der Erde in vergangenen Perioden bezieht. Endlich mehren sich immer mehr die Arbeiten der Paläobiogeographie, der Lehre von der geographischen Verbreitung, den Entwickelungszentren und Ausbreitungslinien der Lebewesen im Laufe der Erdgeschichte.

B. Verteilung von Land und Meer.

1. Methoden. Bei der Feststellung der Verteilung von Land und Meer sind zwei Methoden anwendbar, die sich gegenseitig stützen und ergänzen, die geologische und die biogeographische. Die geologische zerfällt wieder in zwei Untermethoden, die petrographische und die paläontologische. Bei der ersten stützen wir uns in der Hauptsache auf die Beschaffenheit der Sedimente. Auf das Vorhandensein von Land läßt schließen das Auftreten von Löß, von diskordant geschichteten Dünensandsteinen, von intensiv rot oder gelb gefärbten klastischen Gesteinen, von Glazialbildungen, von Breccien, Konglomeraten, von Kohlen, Anhydrit, Gips, Steinsalz, sowie von Sandsteinen und Kalken, die nach ihren fossilen Resten als Süßwasserablagerungen wahrscheinlich gemacht sind. Für die Nähe der Küstenlinie sprechen dabei oft Anhydrit, Gips und Steinsalz, ferner Rippelmarken, netzförmige Leisten, Regentropfenspuren, Tierfährten und Pseudomorphosen nach Steinsalz, wenn diese auch zum Teil an den Ufern von Binnenseen sich ausgebildet haben können. Sandsteine sind meist wenigstens auf dem Kontinentalsockel zur Ablagerung gelangt. Weite Meeresflächen werden durch das Vorherrschen von Kalkgesteinen eventuell mit zwischengelagerten dünnen Tonschieferbänken charakterisiert, seichte Becken durch Schlammsedimente; durch schwarze Schiefer, wenn das Wasser in den tieferen Teilen der Becken stagnierte wie im Schwarzen Meere. Unterstützt werden diese Untersuchungen durch die diastrophische Methode, die sich darauf stützt, daß eine starke gebirgsbildende und seismische Tätigkeit sich nach unseren Erfahrungen über große Gebiete gleichzeitig wahrnehmen läßt.

Den Uebergang zur biogeographischen Methode bildet die paläontologische, der von den geologischen Methoden die Hauptbedeutung zukommt. Zunächst läßt sich oft nach dem Charakter der Fauna und Flora feststellen, um welche Facies der Ablagerung es sich handelt. Rein marin sind z. B. die Haifische, Cephalopoden, Pteropoden und Placophoren, Tunicaten, Brachiopoden, Echinodermen und die meisten Cölenteraten. Bei kontinentalen Gruppen wie den höheren Pflanzen, den Landarthropoden und -vertebraten muß allerdings mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß die Reste durch Einschwemmung oder durch die Wirkung des Windes in das Meer gelangt sind. Wichtiger sind die indirekten Schlüsse aus den paläontologischen Daten. Wenn zwei benachbarte Gebiete mit ähnlichen Lebensbedingungen durchaus verschiedene Organismen besitzen, so müssen sie durch Schranken getrennt sein. Diese sind bei marinen Formen meist Landbrücken, aber auch Meeresströmungen können die Ursache der Verschiedenheiten sein. Bei Landformen kommen neben Meeresstraßen auch Gebirge und Wüsten als Schranken in Frage. Erst die Einzeluntersuchung, die besonders auch auf bloß facielle Verschiedenheiten von Fauna und Flora zu achten hat, kann hier Gewißheit bringen. Weniger sicher sind Schlüsse aus der Aehnlichkeit der Lebewesen in jetzt weit getrennten Gebieten, denn hier kommt außer früherer direkter Verbindung auch die Einwanderung aus einem dritten Gebiete als Erklärungsmöglichkeit in Frage. Sicher wird die Verbindung zweier Gebiete, z. B. zweier Festländer erst dann, wenn ihr eine gleichzeitige Faunenverschiedenheit der durch die angenommene Verbindung getrennten Meere entspricht.

Auf diesen beiden Methoden sind die meisten paläogeographischen Karten begründet. Sie müssen aber durch die biogeographische Methode ergänzt werden, die dort die Entscheidung bringen kann, wo die geologischen Methoden infolge des Fehlens geologischer Aufschlüsse versagen, wie im Bereiche der ozeanischen Flächen. Solche

„biotogenetischen" (Ortmann) Untersuchungen haben für sich allein oft zu großen Irrtümern geführt, zusammen mit den geologischen liefern sie wertvolle Resultate. Diese Methode stützt sich hauptsächlich auf die Verbreitung der Tiere, da uns bei den Pflanzen zu sehr sichere fossile Reste fehlen, und da sie in ihrer Verbreitung zu sehr durch ökologische Faktoren bedingt sind. Bei den Tieren kommt Faciesbildung nur in geringerem Maße in Frage. Haben aber z. B. zwei durch Meer getrennte Länder gleiche Faunenelemente, so muß im einzelnen untersucht werden, ob direkte Ausbreitung über das Meer durch aktiven Flug, durch den Wind, durch aktives Schwimmen, durch Eis, Treibholz oder sonstige Trift möglich ist, ob es sich um Einwanderung aus dritten Gebieten handeln kann oder ob nur eine direkte Ueberwanderung angenommen werden darf. Lassen sich auf diesem Wege hauptsächlich Aufschlüsse über die einstmaligen Verbindungen größerer Landgebiete gewinnen, besonders durch die biotogenetische Untersuchung von Tiergruppen, deren phylogenetische Beziehungen schon gut erforscht sind, so gestattet die biogeographische Methode auch durch den verschieden hohen Grad von Spezialisation der Faunen und Floren Schlüsse auf das relative Alter einer Isolierung, besonders bei den kontinentalen Inseln. Doch darf man sich hierbei nicht auf den rein statistischen Weg beschränken, sondern muß auch etwaige ökologische Verschiedenheiten beachten, die eine besonders hohe Spezialisation hervorrufen und ein übermäßig hohes Alter der Isolierung vortäuschen können.

Neben diesen Hauptmethoden werden bei paläogeographischen Rekonstruktionen noch manche allgemeine Gesetze und Gliederungsformeln benutzt, die man aus dem gegenwärtigen Zustand des Erdreliefs ableitet, deren Gültigkeit wir aber für die Vorzeit nicht ohne weiteres voraussetzen dürfen. An erster Stelle steht hier die Annahme der Permanenz der Kontinente und Ozeane, die neuerdings vorwiegend von nordamerikanischen Paläogeographen, besonders von Willis vertreten wird, während die europäischen und südamerikanischen diese Annahme größtenteils aufgegeben haben. Ihre Anhänger schließen sich in ihrer Linienführung möglichst eng dem heutigen Verlaufe der Küstenlinie oder der Grenze des Kontinentalsockels bezw. den Isobathen des Meeres an. Wenn dies auch für die jüngeren Perioden angängig erscheint, so doch kaum für weiter zurückliegende Zeiten. Andere charakteristische Züge im Relief der Gegenwart sind die antipodische Lage von Land und Meer, die Anordnung der Kontinente in drei meridionale Paare, zu denen als siebenter noch ein Südpolarkontinent kommt, die Existenz eines geschlossenen Wasserrings im Süden, eines fast geschlossenen Landrings im Norden, das Vorhandensein eines mittelmeerischen Gürtels, der den Aequator unter 23,5° schneidet, einer zweiten dazu senkrechten Hauptgeosynklinale, die den Großen Ozean umrandet. Fast alle diese Züge treten uns auch auf den paläogeographischen Karten entgegen, teilweise sogar in noch schärferer Ausprägung, wie das zentrale Mittelmeer (Suess' Tethys). In ihnen kommt doch noch eine gewisse Permanenz zur Geltung, insofern wir immer wieder denselben Kontinentalkernen und Urmeeren begegnen.

2. Landbrücken. Sowohl die paläontologische, wie die biogeographische Methode haben die meisten Paläogeographen zu dem Schlusse geführt, daß die meisten jetzt voneinander getrennten Landmassen in früheren Zeiten wenigstens zeitweilig in landfester Verbindung miteinander gestanden haben. Selbst sonstige Anhänger der Permanenz von kontinentalen und ozeanischen Gebieten, wie Schuchert, verhalten sich dieser Annahme gegenüber nicht ablehnend. Nur über die Dauer und die genaue Lage dieser Verbindungen gehen teilweise die Ansichten auseinander. Auch ist die Frage noch nicht entschieden, ob die Trennung der einst verbundenen Länder durch das Absinken der verbindenden Landbrücke erfolgt ist oder durch eine horizontale Verschiebung der Kontinentalschollen, wie dies Wegener und Taylor angenommen haben. Eine arktische Verbindung der Nordkontinente durch ein Nordpolarland wird von Frech für die paläozoischen Formationen angenommen, von Lapparent für das Karbon, sowie für die jüngere Kreidezeit, von Matthew für das Miocän. Daß zwischen Nordamerika und Asien lange Zeit eine Landbrücke an der Stelle der Beringstraße bestand, wird allgemein angenommen. Ebenso ist die frühere Existenz einer nordatlantischen Landbrücke ziemlich gesichert, als deren letzte Reste wir Grönland, Island, die Faröer und Großbritannien anzusehen haben. Sie hat von den ältesten uns bekannten Zeiten her eine bedeutsame Rolle gespielt und ist erst im Tertiär von Süden nach Norden fortschreitend zusammengebrochen.

Von nordsüdlichen Landbrücken ist zunächst die mittelamerikanische Landbrücke hervorzuheben, die, oft unterbrochen, bald ähnlich wie jetzt, bald über Westindien, bald westlich von Mittelamerika von Nord- nach Südamerika führte, im letzteren Falle vielleicht über die Galapagosinseln und nach Scharff über Juan Fernandez zeitweilig Chile direkt an das westliche Nordamerika anschließend. Eine Landbrücke zwischen dem eigentlichen asiatischen Kernlande und

Australien hat nur sehr selten bestanden. Auch die jurassische Landbrücke des sinoaustralischen Kontinents von Neumayr läßt sich nach den neueren Forschungen nicht mehr halten. Wahrscheinlich ist Australien immer nur durch südliche Landbrücken indirekt mit dem Norden verbunden gewesen.

Von diesen hat zunächst die südatlantische zwischen Südamerika und Afrika ziemlich allgemeine Anerkennung gefunden. Ihr endgültiger Zusammenbruch ist nach Stromer auf jeden Fall im älteren Eocän erfolgt, ihre erste Bildung reicht nach Ansicht der meisten Paläogeographen wahrscheinlich bis zum Kambrium, mindestens bis zum Karbon zurück. Auch die „lemurische" Landbrücke zwischen Vorderindien und Madagaskar, das dann wieder mit Afrika verbunden war, hat für die Zeiten von Jura und Kreide ziemlich allgemeine Annahme gefunden, desgleichen die landfeste Verbindung zwischen Südafrika, Vorderindien und Australien vom Oberkambrium bis zum Ende der Trias, vielleicht sogar bis tief in die Jurazeit hinein. Noch zweifelhaft ist dagegen die Annahme einer ozeanischen Landbrücke von Australien über Polynesien nach Südamerika, für die in erster Linie biogeographische Gründe sprechen. Doch haben auch Geologen, wie C. Burckhardt, die ehemalige Existenz eines Festlandes westlich von Chile für notwendig erklärt. Auch Haug ist für diese Annahme eingetreten. Ganz besonders ist infolge des Mangels an geologischen Aufschlüssen die Zeit der Existenz einer solchen Landbrücke noch ganz ungewiß.

Mit größerer Sicherheit können wieder Landbrücken zwischen der Antarktis und Südamerika bezw. Australien oder Neuseeland angenommen werden; erstere besonders für das Alttertiär, letztere für die Jurazeit. Viel unsicherer ist wieder, ob eine ähnliche Landbrücke von der Antarktis nach Afrika herübergeführt hat.

Wann nach Ansicht der wichtigsten neueren paläogeographischen Arbeiten die einzelnen Landbrücken existiert haben, geht aus der nachfolgenden Uebersicht hervor. Als Kernländer der Kontinente wurden darin die archäischen Massive derselben betrachtet. Es ergibt sich daraus, daß in den meisten Fällen die verschiedenen Paläogeographen übereinstimmen. Manche Differenzen ergeben sich daraus, daß die einzelnen Rekonstruktionen sich auf verschiedene Horizonte der größeren Epochen beziehen. Können doch z. B. im Obersilur die Verbindungen z. B. zwischen Asien und Nordamerika mehrmals unterbrochen und wieder hergestellt worden sein. Andere Unterschiede kommen daher, daß bei dem einen Entwurf nur die geologisch-paläontologische Methode angewendet wurde, bei dem anderen auch die biogeographische. Immerhin stimmen in 70% aller Fälle sämtliche paläogeographischen Karten in den Landbrücken überein.

(Siehe Tabelle S. 156 und 157.)

3. Kontinente und Meere. Die eben aufgezählten Landbrücken sind nun nicht bloß schmale Verbindungsstücke zwischen den einzelnen Kontinenten gewesen, sondern bildeten teilweise selbst Gebiete von kontinentaler Größe, ja sie treten vielfach an die Stelle der jetzigen Festländer, indem jetzt getrennte Kontinentalkerne zu größeren Festländern verschmolzen wie in der Gegenwart der europäische und asiatische zu dem Landblock Eurasien. Für die wechselnden Kombinationen machen sich auch besondere Namen notwendig, die man meist von geographischen Objekten der Gegenwart hergenommen hat, teilweise aber auch auf phylogenetische Spekulationen gründete, wie die Lemuria. Im allgemeinen ist die Benennung der alten Kontinente noch wenig geregelt. Am konsequentesten ist v. Ihering vorgegangen, der für alle Kontinente die Endsilbe -is verwendet und die alttertiären und jungkretazeischen durch die Vorsilbe Archi- charakterisiert. Entsprechend sollen die übrigen mesozoischen Kontinente durch die Vorsilbe Meso-, die paläozoischen durch Paläo- gekennzeichnet werden. So sind nach ihm die Kontinente der Eocänzeit: Archiboreis (Nordamerika, Grönland, Europa), Archigalenis (Ostasien, pazifische Gebiete westlich von Nordamerika, Mittelamerika, Westindien, Ozeanien), Archhelenis (Guayana, Brasilien, Afrika, Madagaskar, Vorderindien) und Archinotis (Chile, Patagonien, Antarktis, Australien). Für Unterabteilungen benutzt er andere, aber meist ähnlich gebildete Namen wie Archiplata, Archibrasil, Archiguayana, Archamazonia, Pacila (Ozeanien). Dieser Hinweis der Namen auf die Perioden, denen sie angehören sollen, erscheint überflüssig und die Uebersicht erschwerend, so wenn man z. B. das brasil-äthiopische Festland an der Wende von Kreide und Tertiär als Archhelenis, im Jura etwa als Mesohelenis und im Karbon als Paläohelenis bezeichnen sollte, während es sich in allen drei Fällen um das gleiche Gebilde handelt. So dürfte es sich mehr empfehlen, die Namen Archhelenis, Archinotis zeitlich unbeschränkt zu gebrauchen. Häufiger werden übrigens andere Namen gewählt.

Der heutige Kontinent Asien besteht aus Teilen von ganz verschiedener geologischer Geschichte. Er ist im wesentlichen durch die Verschmelzung eines nordischen Massivs mit dem südlichen indoarabischen Block entstanden. Jenen, der lange Zeiten hindurch einen besonderen Kontinent bildete, bezeichnet man zumeist im Anschluß an Suess als

Verbindung der Kontinentalkerne

	Arktische Landbrücke	Europa— Asien	Asien— Nordamerika	Nordamerika— Europa	Europa— Afrika
Quartär	—A.Kn.M.	+A.Kn.M.	+A.Kn.M.	+A. —Kn.M.S.	+M. —A.Kn.
Pliocän	—A.M.	+A.M.	+A.M. —S.	+A. —M.S.	+A. —M.
Miocän	+M. —A.Kn.L_2.	+A.Kn.L_2.M.	+A.Kn.L_2.M. —S.	+A.Kn. —L_2M.	+L_2. —A.Kn.M.
Oligocän	—A.Kt.M.	—A.Kt.M.	+A.Kt.M.S.	+A.Kt.S. —M.	—A.Kt.M.
Eocän	+I_2. —A.I_1.Kn.Kt. L_2.M.	+I_2. (M.) —A.I_1.Kn.Kt. L_2.M.	+A.I_1.Kn.Kt. L_2.S. —I_2.M.	+A.I_1.Kn.Kt. L_2.S. —I_2.M.	—A.I_{12}.Kn.Kt. L_2.M.
Oberkreide	+Kt.L_2. —A.Kn.	+A.Kn.Kt.L_2	+A.Kn.L_2. —Kt.	+A.Kn.Kt. —L_2.	—A.Kn.Kt.L_2.
Mittelkreide	+L_2. —A.L_1.	+L_2. —A.Kn.L_1.	+A.L_2.S. —L_1.	—A.Kn.L_{12}.	—A.L_{12}.
Unterkreide	—A.Kn.Kt.L_2.	+L_2. —A.Kn.Kt.	—A.Kn.Kt.L_2.S.	+A.Kn.L_2.S. —Kt.	—A.Kn.Kt.L_2.
Malm	—A.L_{12}.N.U.	—A.L_{12}.N.U.	—A.L.$_{12}$N.U.	—A.L_{12}.N.U.	—A.L_{12}.N.U.
Dogger	—A.L_2.	+A. —L_2.	+A.L_2.S.	+A. —L_2.	+A. —L_2.
Lias	—A.L_2.	+A.L_2.	+A.L_2.S.	—A.L_2.	+A. —L_2.
Obertrias	—A.F.Kt.L_{12}.	+A.F.Kt.L_{12}.	—A.F.Kt.L_{12}.S.	+F.Kt.L_{12}. —A.	—A.F.Kt.L_{12}.
Untertrias	—A.L_2.	+A.F. —L_2.	—A.F.L_2.	+A.F.L_2.	+A.Kt. —F.L_2.
Oberperm	—A.Kn.	+A.Kn.	—A.Kn.	+Kn. —A.	+A. —Kn.
Unterperm	—A.Kn.	—A.Kn.	+A.S. —Kn.	+Kn. —A.	+A. —Kn.
Oberkarbon	+F. —A.Kt.L_2.	—A.F.Kt.L_2.	+A.F. —Kt.L_2.	+A.F.Kt.L_2.	—A.F.Kt.L_2.
Unterkarbon	+F.L_2. —A.Kt.	+F. —A.Kt.L_2.	—A.F.Kt.L_2.	+A.F.Kt.L_2.	—A.F.Kt.L_2.
Mitteldevon	+F. —A.Kt.L_{12}.	—A.F.Kt.L_{12}.	—A.F.Kt.L_{12}.	+A.F.Kt.L.$_{12}$.	—A.F.Kt.L_{12}.
Unterdevon	+F. —A.Kt.L_2.	—A.F.Kt.L_2.	+F. —A.Kt.L_2.	+A.F.Kt.L_2.	—A.F.Kt.L_2.
Obersilur	+F. —A.Kt.L_2.	—A.F.Kt.L_2.	—A.F.Kt.L_2.	+A.F.Kt.L_2.	—A.F.Kt.L_2.
Untersilur	+F.L_1. —A.Kt.L_2.	—A.F.Kt.L_{12}.	—A.F.Kt.L_{12}.	+A.F.Kt.L_{12}.	+F. —A.Kt.L_{12}.
Oberkambrium	+F. —A.L_2.	+A.F.L_2.	—A.F.L_2.	—A.F.L_2.	+F. —A.L_2.
Unterkambrium	+F. —A.	+A.F.	—A.F.	—A.F.	+F. —A.

+ Verbindung angenommen. — Verbindung nicht an-

A. Arldt 1907. F. Frech 1897 bis 1908. Kn. Koken 1893, 1907

I. v. Ihering 1907. 1911. Kt. Koßmat 1908.

in den geologischen Perioden.

Asien—Vorderindien	Asien—Australien	Nordamerika—Südamerika	Südamerika—Afrika	Madagaskar—Vorderindien	Madagaskar—Australien	Australien—Südamerika über Ozeanien oder Antarktis
+A.Kn.M.	—A.Kn.M.	+A.Kn.M.S.	—A.Kn.M.	—A.Kn.M.	—A.Kn.M.	—A.Kn.M.
+A.M.	—A.M.	+A.M.S.	—A.M.	—A.M.	—A.M.	—A.M.
+A.Kn.L$_2$.M.	—A.Kn.L$_2$.M.	+M.S. —A.Kn.L$_2$.	—A.Kn.L$_2$.M.	—A.Kn.L$_2$.M.	—A.Kn.L$_2$.M.	—A.Kn.L$_2$.M.
—A.Kt.M.	—A.Kt.M.	—A.Kt.M.S.	—A.Kt.M.	+Kt. —A.M.	—A.Kt.M.	—A.Kt.M.
	+I$_2$.	+I$_2$ (M.)	+A.I$_{1\cdot 2}$	+I$_{12}$.Kt.		+A.I$_2$ (M)
—A.I$_{12}$.Kn.Kt.L$_2$.M.	—A.I$_1$.Kn.Kt.L$_2$.M.	—A.I$_1$.Kn.Kt.L$_2$.M.S.	—Kn.Kt.L$_2$.M.	—A.Kn.L$_2$.M.	A.I$_{12}$.Kn.Kt.L$_2$.M.	—I$_1$.Kn.Kt.L$_2$.M.
—A.Kn.Kt.L$_2$.	—A.Kn.Kt.L$_2$.	+A.L$_2$. —Kn.Kt.	+A. —Kn.Kt.L$_2$.	+A.Kn.Kt.L$_2$.	—A.Kn.Kt.L$_2$.	+A. —Kn.Kt.L$_2$.
—A.L$_{12}$.	—A.L.$_{12}$.	+A.L$_2$.S. —L$_2$.	—AL$_{12}$.	+A.L$_2$. —L$_1$.	—A.Kn.L$_{12}$.	+A. —Kn.L$_{12}$.
—A.Kn.Kt.L$_2$.	—A.Kn.Kt.L$_2$.	—A.Kn.Kt.L$_2$.S.	+A.L$_2$. —Kn.Kt.	+A.Kn.Kt.L$_2$.	—A.Kn.Kt.L$_2$.	—A.Kn.Kt.L .
—A.L$_{12}$.N.U.	[+A.N][1]) —L$_{12}$.U.	—A.L$_{12}$.N.S.U.	+A.L$_{12}$.N.U.	+A.L$_2$.N.U. —L$_1$.	—A.L$_{12}$.N.U.	—A.L$_{12}$.N.U.
+A. —L$_2$.	[+A.][1] —L$_2$.	—A.L.$_2$S.	+A.L$_2$.	+A.L$_2$.	+L$_2$. —A.	—A.L$_2$.
+A. —L$_2$.	[+A.][1] —L$_2$.	—A.L$_2$.S.	+A.L$_2$.	+A.L$_2$.	+L$_2$. —A.	—A.L$_2$.
—A.F.Kt.L$_{12}$.	—A.F.Kt.L$_{12}$.	—A.F.Kt.L$_{12}$.S.	+A.F.Kt.L$_{12}$.	+A.F.Kt.L$_{12}$.	+A.F.Kt.L$_{12}$.	—A.F.Kt.L$_{12}$.
+A.F. —L$_2$.	—A.F.L$_2$.	+A.F. —L$_2$.	+A.F.L$_2$.	+A.F.L$_2$.	+A.F.L$_2$.	—A.F.L$_2$.
—A.Kn.	—A.Kn.	+A. —Kn.	+A.Kn.	+A.Kn.	+A. —Kn.	—A.Kn.
—A.Kn.	—A.Kn.	+A. —Kn.	+A.Kn.	+A.Kn.	+A.Kn.	—A.Kn.
—A.F.Kt.L$_2$.	—A.F.Kt.L$_2$.	—A.F.Kt.L$_2$.	+A.F.Kt.L$_2$.	+A.F.Kt.L$_2$.	+A.F.Kt.L$_2$.	—A.F.Kt.L.
—A.F.Kt.L$_2$.	—A.F.Kt.L$_2$.	+L$_2$. —A.F.Kt.	+A.F.Kt.L$_2$.	+A.F.Kt.L$_2$.	+A.F.Kt.L$_2$.	—A.F.Kt.L$_2$.
—A.F.Kt.L$_{12}$.	—A F.Kt L$_{12}$	+A.Kt.L$_{12}$. —F.	+A.Kt.L$_{12}$. —F.	+A.F.Kt.L$_{12}$.	+A.F.Kt.L$_{12}$.	—A.F.Kt.L$_{12}$.
—A.F.Kt.L$_2$.	—A.F.Kt.L$_2$.	+A.Kt.L$_2$. —F.	+A.Kt.L$_2$. —F.	+A.F.Kt.L$_2$.	+A.F.Kt.L$_2$.	—A.F.Kt.L$_2$.
—A.F.Kt.L$_2$.	—A.F.Kt.L$_2$.	—A.F.Kt.L$_2$.	+A.Kt.L$_2$. —F.	+A.F.Kt.L$_2$.	+A.F.Kt.L$_2$.	—A.F.Kt.L$_2$.
—A.F.Kt.L$_{12}$.	—A.F.Kt.L$_{12}$.	+A.F.Kt.L$_{12}$.	+A.Kt.L$_{12}$. —F.	+A.F.Kt.L$_{12}$.	+A.F.Kt.L$_{12}$.	—A.F.Kt.L$_{12}$.
+F. —A.L$_2$.	+F. —A.L$_2$.	—A.F.L$_2$.	+A.L$_2$. —F.	+A.F.L$_2$.	+A.F.L$_2$.	—A.F.L$_2$.
+F. —A.	+F. —A.	—A.F.	+A. —F.	—A.F.	—A.F.	—A.F.

genommen. [1]) Als feste Landverbindungen aufgegeben.

L. Lapparent 1900, 1906. N. Neumayr 1885. U. Uhlig 1911
M Matthew 1906. S. Schuchert 1910.

Angarakontinent, Nordamerika vielfach als Nearktis. Diese beiden Kontinente sind anscheinend nie so breit verbunden gewesen, daß sie nicht als verschiedene Kontinente aufzufassen wären. Stehen Europa und Asien in breiter Verbindung, so bezeichnet man den großen Kontinent als Eurasien. Haben die Landmassen weiter im Norden ihren Schwerpunkt, auch die altweltlichen arktischen Inseln mit umfassend, so spricht man auch von Paläarktis. Eine wichtige Rolle in der Geschichte der Erde hat das nordatlantische, Nordamerika und Europa verbindende Festland gespielt, als dessen Rest u. a. Grönland zu betrachten ist. Nach seiner Lage können wir es am besten als Nordatlantis bezeichnen, doch sind auch die Namen Arktis, Großer Nordkontinent, Oldredkontinent, Atlantis, Eria, Archiboreis für ihn vorgeschlagen worden, während Laurentia und algonkischer Kontinent mehr mit Nearktis identisch zu setzen sind.

Südlich von dem mediterranen Gürtel hat besonders im südatlantischen Gebiete ein Kontinent bestanden, der hiernach als Südatlantis bezeichnet werden kann. Andere Namen sind brasiloäthiopischer Kontinent, Archhelenis. Den Namen Lemuria beschränkt man jetzt meist auf die mesozoische Landmasse zwischen Madagaskar und Vorderindien, die bald als Halbinsel der Südatlantis, bald als selbständiges Kontinentalgebiet anzusehen ist. Als Gondwanaland bezeichnet man meistens den großen paläozoischen Kontinent, dessen Reststücke wir in Afrika, Vorderindien und Australien zu sehen haben. Doch wird der Name im weiteren Sinne auch auf die Südatlantis mit ausgedehnt, so von Suess. Zweckmäßiger wäre es wohl, dem Namen seine alte Beschränkung zu belassen und das weitere Gebiet einfach als Südkontinent zu bezeichnen. Für einen Kontinent an der Stelle der polynesischen Inselwelt kommt der Name Ozeanien in Frage und als letzter der alten Kontinente wäre noch die Antarktis oder Archinotis zu erwähnen, wenn auch deren Verbindungen mit den anderen Kontinenten nur teilweise geklärt sind.

Neben diesen großen Kontinentalgebieten haben auch einige kleinere Gebiete, die früher Land waren, besondere Namen erhalten. So bildeten Sizilien, Sardinien, Korsika und Elba mit Teilen Toskanas und den Hyèresschen Bergen bei Nizza die Tyrrhenis, die wahrscheinlich sogar im Pliocän noch teilweise bestand, und deren Existenz starke Einwirkungen auf die Fauna dieser Gebiete ausgeübt hat. Ebenso verband noch im Pliocän die Adriatis den Monte Gargano mit Illyrien Eine mittelatlantische Landbrücke zwischen Westindien und dem europäischen Mediterrangebiete, besonders den makaronesischen Inseln nehmen neuerdings besonders Guppy und Scharff an. Sicherlich hat in tertiärer Zeit mindestens im makaronesischen Gebiete das Land größere Ausdehnung gehabt als gegenwärtig.

Neben den alten Kontinentalgebieten hat es auch gewisse Meeresteile gegeben, die fast die ganze uns bekannte geologische Geschichte mit nur kurzen Unterbrechungen überdauert haben. Da haben wir zunächst das arktische Meer rund um den Nordpol, dessen Gebiet nur nach Ansicht einiger Paläogeographen auch nur zeitweilig von Land eingenommen wurde. Ziemlich gut bekannt ist die Geschichte des großen Mittelmeeres, das die Nord- von den Südkontinenten trennt und das in den meisten Perioden viel schärfer ausgebildet war als gegenwärtig. Es wird nach dem Vorgange von Suess als Tethys bezeichnet. Teile von ihm werden als nord- oder mittelatlantisches Becken, als iranisches, als chinesisches Becken, als himamalaiisches Gebiet bezeichnet. Eine ähnliche Konstanz wie die Tethys scheint der Meeresgürtel südlich der Südkontinente besessen zu haben, ja er ist vielleicht noch seltener von Landbrücken unterbrochen worden. Aus diesem Grunde hat auch er eine besondere Bezeichnung erhalten, indem ihm v. Ihering den treffenden Namen Nereis gegeben hat. Zu diesen mehr äquatorial verlaufenden drei Urozeanen kommt als einziger meridionaler der pazifische Ozean, der von den meisten Paläogeographen ebenfalls als ein Urelement im großen Relief der Erde angesehen wird. Doch ist auch seine Permanenz nicht unbestritten. Haug betrachtet ihn in fast seiner ganzen Ausdehnung als Kontinentalfläche, viele, besonders Biogeographen, aber auch Geologen nehmen im tropischen Ozean alte Landmassen zwischen Australien und Südamerika an, und im nordpazifischen Becken vermutet v. Ihering wenigstens im Osten altes Land. Im allgemeinen dürfte aber der nordpazifische Ozean tatsächlich ziemlich permanent gewesen sein, ebenso wie der südliche Teil dieses Weltmeeres als Teil der Nereis.

4. Paläogeographische Erdkarten. Karten der ganzen Erdoberfläche während einer geologischen Periode lassen sich nicht ohne weiteres mit einer Erdkarte der Gegenwart vergleichen. Sie können in absehbarer Zeit noch nicht den wirklichen Zustand in der Verteilung von Land und Meer zu einem bestimmten Zeitpunkte darstellen. Einmal sind die Perioden und selbst ihre Unterepochen viel zu lang, als daß man ihren paläogeographischen Zustand auf einer einzigen Karte darstellen könnte. Im Laufe einer Epoche wie des Obersilur mußten die Ausdehnung der einzelnen Meeresteile, die Größe und Lage der Inseln, ja selbst die Verbindungen der einzelnen Kontinente und größeren

Landgebiete wiederholt wechseln, wie dies die zahlreichen Karten Nordamerikas von Schuchert zeigen. Für jede geologische Stufe eine besondere Erdkarte zu entwerfen, wie es das beste wäre, ist wieder wegen der mangelhaften geologischen Erforschung weiter Gebiete der Erde nicht angängig, sind wir doch schon bei der Zusammenfassung mehrerer Stufen darauf angewiesen, aus weitgetrennten vereinzelten Funden das alte Bild von Land und Meer nach einer der oben angeführten Methoden zu rekonstruieren. So stellen die paläogeographischen Erdkarten weniger den wirklichen Zustand der Erdoberfläche zu einem bestimmten eng begrenzten Zeitpunkt dar, sondern sie sollen vielmehr ein übersichtliches Bild der in der betreffenden Periode oder Epoche vorherrschenden Bedingungen entwerfen. Es kommt bei ihnen weniger auf die Linienführung im einzelnen, als auf die großen Züge an.

4a) Paläozoikum. Für das Paläozoikum ist besonders charakteristisch der große Südkontinent, der mindestens zeitweilig von Südamerika bis Australien reichte und nach den Umrißlinien der paläogeographischen Karten im Untersilur und Unterdevon ca. 170 Millionen qkm umfaßt haben müßte. Besonders gesichert ist der Zusammenhang seiner östlichen zwei Drittel, des Gondwanalandes, das nur im Unterkambrium und im Oberperm zeitweilig im Gebiete des Indischen Ozeans überflutet wurde. Zwischen Südamerika und Afrika nimmt nur Frech im Kambrium, Silur und Devon eine Trennung an, die anderen Paläogeographen dagegen sind für eine Landverbindung. Die Trennung im Oberperm war nur sehr schmal, durch Inseln überbrückt und im jetzigen Amazonasgebiete gelegen. Das spezifisch südamerikanische Festland bestand im wesentlichen aus Guayana und Mittelamerika.

Im Norden bildeten ebenso konstante Elemente die Nordatlantis und der Angarakontinent, besonders die erstere. Das Kernland des Angaralandes war dagegen im Kambrium und Silur vom Meer überspült, weshalb wir den damaligen asiatischen Kontinent lieber als Paläarktis bezeichnen müssen. Bemerkenswert ist noch, daß nach Lapparent die Antarktis bis nach Südamerika herübergriff und vom Kambrium bis zum Karbon den chilenischen und westpatagonischen Anteil mit umfaßte, während bis zum Devon eine argentinische Meeresstraße dieses Land vom großen Südkontinent trennte, mit dem es erst im Karbon verschmolz. Ueber die Verteilung der Kontinente in den einzelnen Perioden gibt die nachfolgende Tabelle eine Uebersicht.

Kontinente während des Palaeozoikums.
Größe in Mill. qkm.

berperm	Nordatlantis 38 — Angarakontinent 22		*Südamerika 10	*Südatlantis 73	*Australien 9
nterperm	*Nordatlantis 40	*Angarakontinent 19	*Südamerika 10		*Südkontinent 106
berkarbon	Nearktis 19-Nordatlantis 18-Angarakontinent 20 (L *Nordatlantis)	 (L *Angarakontinent)	*Südkontinent 127—136		L Antarktis
nterkarbon	*Nordatlantis 33 (F *Arktischer Kontinent) (L Nordatlantis)	*Angarakontinent 18 (L Angarakontinent)	*Südkontinent 138		L Antarktis
litteldevon	Nordatlantis 22 (F *Arktischer Kontinent)	*Angarakontinent 8	Südkontinent 150 (F *Südamerika)		L *Antarktis (F *Gondwanaland)
nterdevon	Nordatlantis 36 (F *Arktischer Kontinent)	*Angarakontinent 10	Südkontinent 169 (F *Südamerika)		L *Antarktis (F *Gondwanaland)
bersilur	*Nordatlantis 11	*Paläarktis 8	*Südkontinent 159 (F *Südamerika)		L *Antarktis (F *Gondwanaland)
ntersilur	Nordatlantis 12	*Paläarktis 14	Südkontinent 169 (F Südamerika)		L *Antarktis (F Gondwanaland)
berkambrium	*Nordatlantis 16	*Paläarktis 21 (F Paläarktis)	*Südkontinent 128 (F *Südamerika)		L *Antarktis (F Gondwanaland)
nter-kambrium	*Nordatlantis 22	*Paläarktis 21	*Südatlantis 68 (F *Südamerika)	 (F Afrika)	*Indoaustralien 35 (F Indoaustralien)

Vollständig isolierte Kontinente. F Abweichungen nach Frech. L nach Lapparent 1906.

Vom Algonkium existiert noch keine paläogeographische Karte und ist auch kaum zu erwarten. Doch gab es damals sicher schon Kontinente. Für die Existenz der Nordatlantis sprechen die kambrischen Grundkonglomerate und die plastischen, algonkischen Gesteine in Kanada, in der Bretagne, in Großbritannien, Skandinavien und Böhmen, sowie die diskordante Auflagerung des Kambriums auf ältere Schichten in allen diesen Ländern. Die große Mächtigkeit dieser Sedimente setzt große Festlandsgebiete voraus. Die Existenz der Paläarktis und des Südkontinentes läßt sich nicht in diesem Maße erweisen.

Im Kambrium tritt uns der Große Ozean in besonders weiter Ausdehnung entgegen, indem er das ganze andine Nordamerika überflutet und im Oberkambrium nach Frech bis zum Mississippi und zur Hudsonstraße vordringt. Auch in Mittel-

amerika und im gemäßigten Südamerika war der Ozean weiter ausgedehnt, ebenso in Ost- und Nordasien, wo sich allerdings nach Lapparent ein größeres Landgebiet westlich der Lena vom Hoangho bis zur Beringstraße erstreckte. Trotzdem stand aber der Große Ozean noch in breiter Verbindung mit dem arktischen Meere, der zwischen Jenissei und Lena bis an die Südgrenze Sibiriens reichte. Durch das baltische Becken, das Skandinavien und Finnland bedeckte, stand das arktische Meer wieder mit dem mediterranen Gürtel in Verbindung, der nach Lapparent und Arldt die Nordkontinente von den südlichen vollkommen trennte, während Frech die Paläarktis im östlichen Mittelmeergebiete mit Afrika, in Tibet mit Indoaustralien in Verbindung stehen läßt. Zwischen beide schob sich im Unterkambrium das „Pandschab"becken, wahrscheinlich als Transgressionsmeer. Im Oberkambrium war aber hier eine Regression des Meeres erfolgt, parallel mit der algonkischen Transgression in Nordamerika.

Im Silur drang das Meer auf der Nordhalbkugel noch weiter vor, und während im Kambrium klastische Gesteine vorherrschten, traten nun kalkige Gesteine in den Vordergrund. Die Nordatlantis erlitt besondere Einbuße durch das Vordringen des arktischen Meeres, das wie im Kambrium mit dem pazifischen in breiter Verbindung stand. Besonders im Obersilur wurde schließlich fast der ganze nordamerikanische Kontinent überflutet bis auf insulare Gebiete im Westen der Hudsonbai. Wie hier wurden auch in Europa gerade die Kernlandschaften des „skandinavischen Schildes" vom Meere bedeckt, so daß die Nordatlantis fast ganz auf das Gebiet des nordatlantischen Ozeans mit Grönland und Island beschränkt war. Die kambrische Paläarktis zerfiel in eine Reihe von kontinentalen Inseln. Die größten Reste waren die von Finnland nordwärts reichende silurische Paläarktis und die schon beim Kambrium erwähnte „mandschurische" Insel, die nach Lapparent bis in die Gegend der Beringstraße reichte, nach Koßmat außerdem mit der nordeuropäischen Paläarktis in Verbindung stand. In Mitteleuropa waren nur kleinere Inseln übrig geblieben, eine größere Landmasse dagegen in Südosteuropa und Kleinasien, die in Verbindung mit dem Südkontinente stand, der jetzt eine beträchtliche Vergrößerung erfahren hatte, besonders zwischen Afrika und Australien, wo er nach Frech bis in die Gegend von Kerguelen nach Süden reichte. In Südamerika war dagegen der argentinische Teil noch vom Meere überflutet und nach Lapparent trennte ein Meeresarm Guayana und das obere Amazonasgebiet vom großen Kontinente ab.

Im Devon behielt der Südkontinent etwa die gleiche Ausdehnung bei, doch überspülte die Tethys im Norden allmählich das innerasiatische und chinesische Gebiet, nach Lapparent drang auch ein Meeresarm über Siam und Annam vor, eine philippinische Insel abtrennend. Dafür hatte sich das Land in Australien weiter südwärts ausgedehnt. In Südamerika bedeckte das Meer den größten Teil des jetzigen Festlandes bis auf eine Insel in seinem Nordwesten von Peru bis zum Orinoko und bis auf die östlichen Gebiete von Brasilien. Im Norden hatte sich das Land im Unterdevon wieder weit ausgedehnt. Besonders fällt hier eine mächtige Nordatlantis ins Auge, die von den Ufern des Großen Ozeans bis zum Ural reichte. Weite Teile dieses Gebietes wurden aber im Mitteldevon wieder von einer Transgression überflutet, wie Rußland und das Gebiet westlich der Hudsonbai. Labrador und Skandinavien waren aber seit dem Beginn des Devon dauernd landfest. Ebenso tauchte jetzt das Angaragebiet auf, um allerdings von der mitteldevonischen Transgression noch einmal überflutet zu werden. Diese Ueberflutung erstreckte sich auch auf Alaska, das nach Lapparent mit dem unterdevonischen Angarakontinente verbunden war.

Wie das Unterdevon nach der obersilurischen Transgression brachte das Karbon nach der mitteldevonischen wieder eine beträchtlichere Ausdehnung des Landes, besonders im Norden, wo jetzt das Land eine Ausdehnung erreichte, wie in keiner Periode zuvor. Von dieser Vergrößerung wurden beide Kontinente gleichmäßig betroffen. Die Nordatlantis reicht wieder von den großen Seen und der Mackenziemündung bis zur Wolga, ja mit der pontischen Halbinsel bis über den Aralsee ostwärts. Während des Karbon dehnt sie sich besonders im Süden aus, bis zum Rio Grande del Norte und dem Mittelmeere, während in Rußland kleinere Gebiete wieder überflutet werden. Auch der Angarakontinent gewinnt nach Südwesten an Ausdehnung im oberen Ob- und Jenisseigebiete, während über Korea und Japan das Meer im Oberkarbon wieder vordringt. Südlich dieser Kontinente hat sich gleichzeitig die Tethys nach Überflutung der nordsüdlichen Landbrücken als erdumspannendes Weltmeer ausgebildet, nach Lapparent allerdings erst im Oberkarbon. Es folgt ziemlich genau dem jetzigen Verlaufe des mittelmeerischen Gürtels, auch in Hinterindien (nach Lapparent), doch stand es auch über das Jangtsekianggebiet mit dem Großen Ozean in Verbindung. Der Südkontinent hatte in Südamerika an Ausdehnung gewonnen. Ihm gehört dessen ganzer nichtandiner Teil an, im Unterkarbon nach Lapparent sogar das ganze Festland.

Im Oberkarbon dringt dagegen die Tethys vor und überflutet weite Gebiete des Amazonasbeckens. Im Osten hatte der Südkontinent noch größere Einbuße erlitten. Hier wurden das ganze Himalayagebiet, sowie Hinterindien und die Großen Sundainseln und Philippinen abgetrennt und teilweise überflutet.

Diese Verkleinerung des Südkontinentes schritt im Perm fort, während zugleich schließlich das Gondwanaland ganz aufgelöst und Australien isoliert wurde. Dagegen blieb Indien mit der Südatlantis in Zusammenhang, die in Südamerika das östliche Brasilien und die „Archiplata" v. Iherings umfaßte. Ein kleineres Kontinentalgebiet bildeten Guayana und Kolumbien mit Mittelamerika. Die Tethys war nach Koken ununterbrochen wie im Karbon und zeigte den typischen Verlauf, doch muß sie zeitweilig für Landtiere überschreitbar gewesen sein, da sich sonst z. B. nicht die auffällige Aehnlichkeit in den Reptilfaunen Südafrikas und Nordamerikas erklären ließe. Im Norden reichte die Nordatlantis vom Fuße des Felsengebirges bis etwa 40° E. Doch drang vom oberen Wolgagebiete aus im Oberperm das kalte Zechsteinbinnenmeer transgredierend bis nach Deutschland und Nordengland vor, während Südrußland und Süddeutschland als Halbinsel mit der Nordatlantis in Zusammenhang blieben. Nur etwa halb so groß war das Angarakontinent, vom Ural bis zur Beringstraße und südwärts bis zu 40° N. reichend. Im Oberperm trat er durch eine pontisch-kaspische Landbrücke mit der Nordatlantis in Verbindung, während im Unterperm an dieser Stelle nur eine kaspische Insel lag. Jedenfalls war aber auch im Unterperm die Verbindung zwischen Tethys und dem Arktik nur eine schmale, so daß dieser als Anhang des Pazifischen Ozeans erscheint, wie vom Kambrium bis zum Devon, wenn nicht bis zum Karbon.

4b) Mesozoikum. Im Mesozoikum begegnen uns zunächst dieselben Elemente, wie im Paläozoikum. Die Tethys ist während der ganzen Zeit scharf ausgeprägt und nur vorübergehend stellenweise überbrückt, wie in der älteren Trias und in der jüngeren Kreide Auch die Nordatlantis behauptet sich mit geringen Schwankungen, während der Angarakontinent zeitweilig mit dem europäischen Massiv zu einem größeren Eurasien verschmilzt. Der Südkontinent endlich, der im Perm bereits dem Zerfall nahe schien, tritt uns in der Trias noch einmal geschlossen entgegen. Vom Jura an beginnt aber dann der endgültige Zusammenbruch zunächst im Gondwanalande, um am Ende des Mesozoikums auch die Südatlantis zu bedrohen. Dieser Zusammenbruch beeinflußt ganz besonders das wechselvolle Bild in der Verteilung der südlichen Kontinente, das allmählich vom paläozoischen Zustande zum gegenwärtigen überleitet.

In der Trias hatte die Nordatlantis fast die gleiche Ausdehnung wie im Unterperm, nur umfaßte sie noch das südliche Felsengebirgsgebiet und nach Lapparent auch das nördliche. Dieses, sowie die arktischen Inseln Nordamerikas wurden allerdings wie der ganze Norden der Nordatlantis im Laufe der Trias überflutet, ebenso wie die Landbrücke zwischen Nordatlantis und Süd-

Kontinente während des Mesozoikums.

Oberkreide	Nordatlantis 33	Eurasien 41	*Südatlantis 43	Ozeanien ?[61	L *Antarktis
			(Kt L *Südamerika) (Kt L*Afrika)	(KtL *Lemurien)	(KtL *Australien)
Mittelkreide	*Nearktis 15	*Eurasien 39	*Afrika 33	*Ozeanien ? 53	
	(L Nordatlantis)		(L *Lemurien)	(L *Südamerika)	(L *Australien)
Unterkreide	*Nordatlantis 38	*Angarakontinent 30	*Südatlantis 94	*Australien 19	L *Antarktis
			(Kt *Südamerika)	(Kt *Afrika)	(Kt L *Lemurien)
			(L *Südatlantis)		
Malm	*Nordatlantis 29	*Angarakontinent 43	*Südatlantis 87	*Australien 21	L *Antarktis
			(L *Südatlantis)	(L *Lemurien)	
Dogger	Nordatlantis 32	Eurasien 62	*Südatlantis 89	(*)Australien 21	L *Antarktis
			(L *Südatlantis)	(L *Lemurien)	
Lias	Nordatlantis 31	Eurasien 62	Südatlantis 89	Australien 21	L *Antarktis
				(L Gondwanaland)	
Obertrias	*Nordatlantis 37	*Eurasien 33	*Südkontinent 139		
	(F Kt L Nordatlantis — Eurasien)				
Untertrias	Nordatlantis 39	Eurasien 33	Südkontinent 146		

* Vollständig isolierte Kontinente. F Abweichungen nach Frech. Kt nach Koßmat, L nach Lapparent.

kontinent in Mittelamerika und Westindien. Auf der europäischen Seite drang von Süden her das Muschelkalkmeer ein und überspülte zeitweilig große Teile des in der Untertrias wieder trockengelegten Zechsteinbeckens. Das Wolga-, Dwina- und Petschoragebiet war im Oberperm noch vom Meere bedeckt gewesen. Im Anfang oder spätestens während der Trias zog es sich zurück und Nordatlantis und Angarakontinent verschmolzen zu einer Landmasse. Diese reichte allerdings nur bis zur Lena und zur Amurmündung. Dann

verband eine „Jana"straße den Großen und den arktischen Ozean. Von den Neusibirischen Inseln und Kamtschatka reichte eine Insel bis zur Beringstraße, während Alaska wieder vom Meere bedeckt war. Der Südkontinent umfaßte die drei Süderdteile und Vorderindien fast vollständig, nur das westliche andine Südamerika und der Nordrand Afrikas lagen unter dem Meere und das Gebiet von Neukaledonien und Neuseeland wurde nach Frech in der Obertrias überspült.

Der Jura brachte den Zerfall des Südkontinentes. Der erste Einbruch erfolgte zwischen Indusgebiet und Nord-Madagaskar im Lias und trennte die zunächst sich wenig verändernde Südatlantis im Dogger völlig vom Gondwanalande. Gleichzeitig zerfiel dieses im Lias noch zusammenhängende Festland nach Lapparent in drei Teile, ein ziemlich großes Lemurien, das bis 80° E. reichte, eine hinterindisch-sundanesische Insel und Australien. Eine Verbindung mit Nordasien im Sinne von Neumayr hat sicher nicht bestanden, wie zuletzt Uhlig eingehend nachgewiesen hat. Im Malm wurden diese drei Teilgebiete beträchtlich verkleinert, so Australien durch das Nordwärtsgreifen der Tasmansee. Die Südatlantis hatte vom Dogger an in Ostafrika Einbuße erlitten. Im Norden hatten sich im Lias die pazifisch-arktischen Meeresstraßen geschlossen und der Angarakontinent war mit der Tschuktscheninsel und der Nordatlantis verschmolzen. Im Malm wurde allerdings diese Verbindung durch die Ueberflutung von Alaska wieder aufgehoben. Große Einbuße erlitt die Nordatlantis im Osten, wo im Laufe des Doggers (Kelloway) durch die „Shetland"-Straße die Skandinavische Insel losgetrennt wurde, die im Osten zwischen Dwina und Petschora durch die nördliche Fortsetzung des Wolgabeckens vom Angarakontinent getrennt wurde. Dieser erstreckte sich im Lias und Dogger weit nach Norden, im Malm wurden diese Randgebiete mit Nowaja Semlja, Jalmal, Taimyr und dem nördlichen Sibirien vom Ob bis zur Lena überflutet, während gleichzeitig der Große Ozean ins Ochotskische Becken eindrang. Die Tethys reichte in Vorderasien weiter nordwärts als Neumayr annahm. Turan wurde schon vom Dogger, im Südwesten schon vom Lias überspült. Oestlich davon verlief die Tethys über Birma und den Bandabogen, so daß der Angarakontinent im Malm nur bis Hinterindien südwärts reichte.

Die ältere Kreide schließt sich eng an den Malm an, allerdings nimmt Koßmat schon für sie den Zerfall der Südatlantis durch die Bildung des südatlantischen Ozeans an. Skandinavien war nach Koken mit der Nordatlantis wieder verbunden, nach Lapparent noch durch die Shetlandstraße von ihr getrennt. Lemuria ist nach Koßmat und Lapparent von Afrika getrennt, nach Uhlig, Koken und Arldt mit ihm als Halbinsel verbunden. Die Mitte der Kreidezeit bringt eine großartige Transgression. Der südatlantische Ozean bildet sich, ebenso vielleicht der nordatlantische, doch läßt hier Lapparent das Meer nur bis Island und in die Davisstraße vordringen. Auf jeden Fall wurde aber Skandinavien durch eine „skandische" Straße von der Nordatlantis getrennt und verschmolz dafür mit dem Angarakontinente, der auch die nordsibirischen Gebiete sich wieder angliederte. Stark verkleinert wurden dagegen die in der nördlichen Tethys gelegenen mitteleuropäischen Inseln und auch am Westrande der Nordatlantis trennte die Laramieüberflutung des Mackenziebeckens und der großen Ebenen das pazifische Landstück ab. In der oberen Kreide vergrößerte sich die Nordatlantis wieder im nordatlantischen Gebiete und verschmolz sogar wieder mit Europa, sei es über Island oder weiter nördlich über Spitzbergen. Das westliche Landstück von Nordamerika reichte nach Lapparent als Insel von Südalaska bis zu den Galapagosinseln. Nach Koken, Arldt, v. Ihering trat es dagegen mit dem Angarakontinent in Verbindung und umfaßte auch den Norden Südamerikas (Archiguayana) mit, eine tiergeographisch wichtige Landbrücke bildend, die v. Ihering allerdings etwas später ansetzt (Archigalenis). Vielleicht schlossen sich an sie auch die Hawaii-Inseln und andere Gebiete Ozeaniens an. Später vereinigte sich diese Landbrücke wieder mit der Nordatlantis. Im Süden löste sich die Südatlantis mindestens teilweise in zahlreiche Teile auf, so wurden in Afrika große Gebiete des Sudan überflutet, in Südamerika das nördliche Patagonien. Bemerkenswert ist noch, daß sich eine Verbindung des „Archiplata" mit Australien anbahnte, sei es über einen ozeanischen Kontinent oder über die Antarktis, doch ist diese Frage noch nicht genügend geklärt. In der oberen Kreide begannen die Teile Südamerikas wieder zu verschmelzen.

4c) Känozoikum. Im Känozoikum bildet sich der gegenwärtige Zustand heraus. An seinem Anfange bilden Tethys, Nordatlantis, Südatlantis, Obmeer noch fremdartige Elemente, doch sind sie fast alle bis zur Miocänzeit verschwunden.

(Siehe nächste Seite.)

Im untersten Eocän begegnen wir noch den mesozoischen Kontinenten. v. Ihering und Matthew verbinden die Archiplata bezw. Südamerika und Australien mit Australien zu einer Archinotis. Arldt nimmt die Fortdauer des ozeanischen Kontinents an, der

Kontinente während des Känozoikums.

Quartär	Nearktis 26	Eurasien 64		Südamerika 19	Afrika 30	*Australien 9
Pliocän	Nearktis 24	Eurasien 73		Südamerika 21	Afrika 35	*Australien 10
Miocän	Nearktis 24	Eurasien 59		*Südamerika 19 (M Südamerika)	*Afrika 38 (M Afrika)	*Australien 12
Oligocän	Nearktis 29	Europa 10 (M *Europa)	Angarakontinent 34	*Südamerika 14	*Afrika 33	*Australien 13
Eocän	Nordatlantis 33 (M *Nearktis)	Europa 10 (M *Europa)	Angarakontinent 34 (M *Angarakontinent)	Südatlantis 45 (Kn Kt *Südamerika, *Afrika) (M Afrika)	Australien 15 (M *Archinotis)	Ozeanien ? 32 (Kt *Lemuria)

* Vollständig isolierte Kontinente. Kn Abweichungen nach Koken, Kt nach Koßmat, M nach Matthew.

auch als Pacila bei v. Ihering auftritt. Ebenso ist nach beider Ansicht, sowie der von Pompeckj die Südatlantis noch einmal zu einem Kontinente zusammengeschlossen. Alle diese Verbindungen müssen aber noch im Laufe des Eocän gelöst worden sein, und in dessen späteren Abschnitten treten uns die Süderdteile vollkommen isoliert entgegen. Auch die Nordatlantis erlitt durch die Bildung des nordatlantischen Beckens eine bedeutende Einschränkung und am Ende der Eocänzeit stellte höchstens eine schmale isländische Landbrücke noch die Verbindung zwischen Nordamerika und Europa her. Nach Matthew war sogar Grönland schon vollständig von Europa wie von Nordamerika abgetrennt. Die wesentlichsten Abweichungen der Verteilung von Land und Meer im Eocän von der heutigen waren das Vorhandensein eines Europa von Asien trennenden Obmeeres und die breite Entwickelung der Tethys, die noch große Teile des Mississippibeckens, die südatlantischen Staaten der Union, Mittel- und Südeuropa, Nordafrika, Kleinasien, Iran und das Himalayagebiet überspülte. Nur Matthew nimmt an, daß damals schon Vorderindien mit Asien zusammenhing; nach Ansicht der anderen Paläogeographen war es durch große Inseln enger an Madagaskar angeschlossen, mit dem es Koßmat sogar noch landfest zusammenhängen läßt. Das Oligocän brachte keine wesentlichen Aenderungen in dieser Hinsicht hervor, nur gewann das Meer stellenweise wie im nordatlantischen, patagonischen und lemurischen Gebiete noch etwas an Ausdehnung.

Wesentlichere Aenderungen setzten mit dem Miocän ein. Durch Trockenlegung des obischen Meeres verschmolzen Europa und Asien. Dafür erweiterte sich die Kluft zwischen Grönland und Nordamerika, vielleicht auch Europa. Die Tethys erlitt durch die Auffaltung der alpinen Gebirge eine beträchtliche Einschränkung, besonders in Europa, wo ihr nördlicher Teil als „sarmatisches" Mittelmeer durch eine asiatische Halbinsel abgetrennt wurde, die die Alpen, die Balkanhalbinsel und Kleinasien umfaßte. Auch in Westindien gewann das Land an Ausdehnung, ebenso im malayischen Gebiete. Doch traten wahrscheinlich die Norderdteile noch nicht mit den südlichen in Verbindung. Das geschah erst im Pliocän bei Amerika, wie auch bei Afrika, das von Kypern bis Guardafui in breiter Verbindung mit Asien stand (nach Matthew und Lapparent schon im Miocän). Das sarmatische Meer war durch Trockenlegung seines westlichen Teiles im Rhonegebiet und im schweizerisch-oberdeutschem Gebiete zum Binnenmeere geworden, das bis zum Aralsee ostwärts reichte. Vorderindien stand mit Asien seit dem Miocän in Verbindung, ungefähr ebensolange war Madagaskar vom Festlande getrennt.

Das Quartär brachte die teilweise Trockenlegung des sarmatischen Meeres, von dessen Resten das Schwarze Meer schließlich mit dem Mittelmeer in Verbindung trat. In diesem führten zeitweilig Landbrücken über Italien und über Spanien von Europa nach Afrika. Die Verbindung mit dem Atlantischen Ozeane wurde schließlich in die Straße von Gibraltar verlegt, während sie im Neogen durch die Guadalquivirstraße erfolgte, zeitweilig auch durch eine Straße südlich des Rif. Wie im Mittelmeer, trennten sich auch in Ostindien und Ostasien die großen kontinentalen Inseln allmählich vom Festlande. Erst sehr spät erfolgte die Bildung der Beringstraße und die Senkung Nordeuropas, die Spitzbergen vom Festlande abtrennte und die isländische Landbrücke endgültig zum Verschwinden brachte. Daneben kam es zu zeitweisen Überflutungen kleinerer Gebiete, wie von Patagonien und von Teilen Skandinaviens, hier im Anschlusse an die große Vereisung, ferner im Mündungsgebiete des Ob, bis sich schließlich nach mehrfachem Hin- und Herschwanken der Küste der gegenwärtige Zustand herausbildete.

5. Paläogeographische Länderkarten. Während die paläogeographischen Erdkarten sich mehr auf die großen Züge des Erdreliefs beschränken müssen, können die Karten kleinerer Gebiete mehr auf Einzelheiten eingehen und den wahren Verlauf der Küstenlinien feststellen. Sie sollen nicht bloß eine allgemeine Uebersicht, sondern tatsächlich ein möglichst treues Bild von der

Verteilung von Land und Meer geben, ebenso wie die Karten der Gegenwart. Von ganzen Erdteilen ist Nordamerika besonders gründlich behandelt, erst von Willis und später von Schuchert, der für 50 Horizonte Karten von Nordamerika entworfen hat, davon fallen auf das Kambrium 3, Silur 18, Devon 6. Karbon 7, Perm 1, die Trias 2, den Jura 3, die Kreide 5, das Paläogen 2, das Neogen 3 Karten. Als geschlossener Kontinent tritt uns Nordamerika im Mittelsilur, im Obersilur und Unterdevon im Oberkarbon, Perm und älteren Mesozoikum und im Tertiär entgegen, vielfach im Anschluss e an vorhergehende Faltungsperioden. Dazwischen löste sich das Festland in zahlreiche insulare Gebiete auf, zwischen die Tethys, Atlantik, Pacifik und Arktik Meeresarme hereinschoben, die sich in ihrer Fauna voneinander unterscheiden lassen.

Aehnliche Karten von Europa, aber in viel geringerer Zahl, finden wir bei Lapparent, ebenso wie spezielle paläogeographische Karten von Frankreich, während die deutschen Gebiete in neuerer Zeit noch keine zusammenfassende Bearbeitung erfahren haben. Hier wie in anderen Ländern liegen dagegen eine große Anzahl von Einzelarbeiten vor, die auch die paläogeographischen Verhältnisse in einzelnen Perioden mit berücksichtigen. Gerade auf diesem Gebiete ist noch besonders viel zu tun, und das ist um so wichtiger, als nur auf diesem Wege schließlich auch für die Erdkarten möglichste Treue gewonnen werden kann.

C. Paläorographie.

Neben der Feststellung der horizontalen Gliederung der Erdoberfläche in früheren Perioden muß die Untersuchung der vertikalen Gliederung hergehen. Zunächst gestattet die Untersuchung des Faltenwurfs der Schichten und ihre Zerklüftung durch Verwerfungen die Feststellung des Verlaufs alter Gebirge. Es hat sich allerdings gezeigt, daß die intensive vertikale Gliederung der Gegenwart nicht auch in allen früheren Perioden der Erdgeschichte vorhanden war. Wenn auch wohl zu allen Zeiten lokale Faltungen und Verwerfungen eingetreten sind, so lassen sich doch im ganzen Zeiten tektonischer Ruhe von solchen intensivster Tätigkeit unterscheiden, in denen es rings um die ganze Erde zu tektonischen Störungen und in Verbindung damit zu vulkanischen Eruptionen und Lakkolithbildungen kam. Eine solche Zeit der Ruhe war das Mesozoikum, eine solche Störungsperiode das Tertiär oder früher Oberkarbon und Perm. Für jede solche Störungsperiode ist der Verlauf der wichtigsten Kettengebirge festzustellen, während in den Zwischenzeiten die Kontinente jedenfalls relativ eingeebnet und in einem ähnlichen Zustande waren, wie wir ihn für die Marsoberfläche annehmen. Die meisten alten Kettengebirge nehmen eine randliche Lage zu den Kontinenten ihrer und der unmittelbar vorhergehenden Periode ein.

Die jüngste Faltungsperiode bezeichnet man als die alpine oder laramische. Sie setzt mit ihren ersten Anfängen z. B. in Nordamerika in der Mitte der Kreidezeit ein, energischer und allgemeiner am Anfange des Tertiär, erreicht ihr Maximum im Miocän und dauert bis ins Quartär und wohl selbst in die Gegenwart hinein fort. Ihre Faltengebirge umranden einmal den Großen Ozean im andinen Bau des westlichen Nord- und Südamerika, in dem westindischen und dem feuerländisch-antarktischen Inselbogen, in den Inselguirlanden Ostasiens und in den Inselreihen der „Ozeaniden“ von Neuguinea bis zum Viktorialande. Auf der anderen Seite entsprechen sie von West- bis Ostindien genau dem Verlaufe der mesozoischen Tethys, in der Sierra Nevada, im Atlas, Apennin, in den Pyrenäen, Alpen, Karpathen, im Balkan, Kaukasus, in den Dinarischen, Taurischen, Iranischen, Himalaya- und Birmanisch-sundanesischen Ketten, ohne daß aber diese Gebirge alle in engem genetischen Zusammenhange stünden, sind doch z. B. die Dinariden scharf gegen die anderen alpinen Gebirge Europas bis zum Balkan abgesetzt, während der Kaukasus einerseits, das kimmerische Jailagebirge andererseits wieder eine besondere Rolle spielen. Vielfach handelt es sich bei dieser alpinen Faltung um eine „posthume“ Aufwölbung von schon in der vorhergehenden Faltungsperiode aufgestauten Gebieten, wie in dem alpinen Gebiete im engeren Sinne.

Gleichzeitig mit der Auffaltung dieser jungen Kettengebirge ging auch die Neubelebung der Mittelgebirge durch Verwerfungen, die auch im Mesozoikum nicht ganz geruht hatte. Besonders für den oberen Jura hat Stille z. B. für Mitteldeutschland tektonische Verschiebungen nachgewiesen, und in Südamerika sprechen gewaltige Vulkaneruptionen für tektonische Tätigkeit. Auch die kimmerische Faltung fällt in diese Zeit. Einer Hauptfaltungsperiode begegnen wir aber erst im Unterperm und Oberkarbon. Man bezeichnet diese als herzynische oder appalachische Faltung. Ihr gehören besonders die von Sueß als Altaiden bezeichneten Gebiete an. Randgebirge der Nordatlantis haben wir in Spitzbergen, von Afghanistan über Chorassan, den Elburs, das Gebirge von Gilan, den Karadagh, die Araxeskette nach dem Rhodopegebirge, Korsika und Sardinien und der iberischen Meseta und Marokko. Hinter diesen Ketten lagen die Donezketten, die karbonischen Alpen,

das variskische und das armorikanische Gebirge, deren Reste uns in Deutschland, Frankreich und Südbritannien erhalten sind. An das letzte schlossen sich in Neufundland die Appalachien, die im Süden westwärts umbiegend nach dem Coloradogebirge sich hinzogen. Von hier zog wahrscheinlich ein Kettengebirge am Westrande der Nordatlantis entlang und trat dann auf den Angarakontinent über. Hier haben wir den werchojanischen Bogen über das Stanowoigebirge nach der Lenamündung. Er setzte sich fort im Taimyrgebiet, über Nowaja Semlja, Paechoigebirge. Weiter gehören hierher Timan und Ural und am Südrande des Angarakontinentes die nordöstlichen Ketten des Tienschan, der Altai und Westsajan nebst den Ketten der Gobi und etwas südwärts davon Westkuenlun und Tsinlinggebirge. Japan und die südchinesischen Ketten bildeten vielleicht vorgelagerte Inselguirlanden. Beim Südkontinente kennen wir Stücke der Randgebirge in den argentinischen Pampas, auf den Falklandinseln, in dem südafrikanischen Gebirge, in den australischen Cordilleren, auf Sumatra und in Cochinchina, sowie in den Ostghats, vielleicht auch in Ceram, Buru und Viti Levu.

Im Unterkarbon und Oberdevon herrschte wieder im ganzen tektonische Ruhe. Voran ging die kaledonische oder takonische Faltung, deren ältere Phase auch als brasilisch bezeichnet wird und die im Mittelsilur einsetzt. Ihre Spuren lassen sich allerdings nicht so weit verfolgen, wie die der herzynischen Periode. Am deutlichsten tritt das südliche Randgebirge der Nordatlantis hervor, vom Koloradogebiete und der Scholle von Austin über die Appalachen nach Irland, Wales, Schottland und Norwegen. Dem Nordrande entsprechen silurische Falten Grönlands. Der Paläarktis gehören Störungen auf Spitzbergen an, dem mandschurischen Gebiete die Faltungen von Westsajan und die der Gobi, die dann im Devon den Südrand des Angarakontinentes bildeten. Der kaledonische Gebirgszug, Ardennen-Böhmerwald, bildete eine Brücke von der Nordatlantis zum Südkontinente. Von diesem kennen wir Randgebirge im Norden vom Dekhan, in Nordafrika und in Guayana, im Süden in Brasilien und vielleicht auch in Westaustralien. Die vordevonischen Faltungen von den Falklandinseln gehören vielleicht eher einem Randgebirge der Antarktis als des Südkontinentes an.

Die älteste sicher nachweisbare Faltungsperiode ist die h e b r i d i s c h e oder laurentische des Algonkiums. Sie war anscheinend eine Zeit noch intensiverer tektonischer Tätigkeit als die kaledonische. Im nordatlantischen Bereiche führte ein Zug von den Lofoten zu den Hebriden. Ihm entsprach in Amerika ein Zug von Neufundland längs der Küste von Labrador und Baffinland. Spuren eines südlichen Randgebirges fanden wir im Koloradogebiete, in der Bretagne und in der russischen Tafel. An den Angarakontinent sind Ostsajan, die Gebirge Transbaikaliens, der Mandschurei, Koreas, Schantungs und der Umgebung von Peking anzuschließen. Vom Südkontinente ist zunächst nur das südindische Arvaligebirge zu erwähnen.

Neben der Ermittelung des Verlaufs der alten Kettengebirge hat aber die Paläorographie auch die Oberflächenformen mehr im einzelnen festzustellen; eine Aufgabe, die in der Hauptsache nur für die jüngeren Perioden einigermaßen vollständig gelöst werden kann; wenn auch für ältere Zeiten Arbeiten nicht ganz fehlen, wie die von S t r i g e l über die permische Abtragungsfläche im Odenwald. Bei den jüngeren Perioden führt die physiographische Methode von D a v i s zu beachtenswerten Resultaten. Sowohl in Nordamerika, wie in Europa und auch schon in Ostafrika ist es gelungen, die morphologischen Formen der gegenwärtigen Erdoberfläche zu analysieren und ihr verschiedenes Alter, ihre Zugehörigkeit zu verschiedenen Zyklen festzustellen. Für Deutschland sind besonders die Arbeiten von R e c k und v. S t a f f zu erwähnen, in denen im einzelnen ausgeführt wird, wie die deutschen Mittelgebirge, wie Riesengebirge, Böhmerwald, Elbsandsteingebirge, süddeutsche Stufenlandschaft u. a. in immer wieder sich erneuernden Zyklen infolge neubelebter Erosion aus alten Rumpfflächen herauspräpariert worden sind. Besonders wichtig ist, daß man diese Methode auch auf junge Kettengebirge hat anwenden können, wie auf die Alpen (v. S t a f f) oder auf die kalifornische Sierra Nevada (R e i d). Daß die eigentlichen schroffen Hochgebirgsformen eine Bildung der Eiszeit sind, wurde ja schon früher angenommen. Vor dem Quartär waren auch die Alpen trotz ihrer größeren Höhe ihrem Charakter nach ein Mittelgebirge ohne Kare, schroffe Grate, übertiefte Täler und andere Elemente glazialer Entstehung. Dieses tertiäre Gebirge ist aber nach der Beweisführung der Morphologen ebenso durch die Erosion aus älteren Rumpfflächen herauspräpariert worden, wie die heutigen deutschen Mittelgebirge. Diese Verhältnisse gestatten auch Rückschlüsse auf ältere Gebirgszüge. Nur in Perioden, in denen wie jetzt im Hochgebirge Schnee und Eis herrschten, können wir alpine Gebirge im modernen Sinne erwarten, also im Perm und vielleicht im Anfange des Kambriums. Sonst haben aber die Gebirge sämtlich einen wesentlich sanfteren Charakter gehabt. Der gegenwärtige orographische Zustand stellt sich in jeder Beziehung als ein Ausnahmefall dar. Die Zeiten der tektonischen Unruhe waren im

Vergleiche mit denen der Ruhe relativ kurz, die Gebirge an sich nur vorübergehende Episoden. Die Falten wurden rasch durch die Erosion zu Rumpfebenen abgetragen, und wenn die Erosion auch durch lokale Hebungen, die jedenfalls teilweise als isostatische Ausgleichsbewegungen aufzufassen sind, mehrfach von neuem belebt wurde, so mußte doch schließlich lange Perioden hindurch die Oberfläche der Kontinente aus flachgewellten Rumpfflächen bestehen. In der Lebenszeit der Gebirge können aber wiederum die durch Glazialwirkung bedingten Hochgebirgsformen nur weit kürzere Zeit angedauert haben, als die vorwiegend durch Wassererosion bedingten Mittelgebirgscharaktere.

Das Bodenrelief der Meere ist naturgemäß noch weit schwerer zu rekonstruieren, als das des festen Landes (vgl. unten, D.). Immerhin gibt uns die gegenwärtige Verbreitung der abyssischen Gräben einen Hinweis darauf, daß sie eng an die Gebirgsfaltung geknüpft sind, daß sie also im Anschluß an die hebridischen, kaledonischen und herzynischen Faltungen im Algonkium, im Obersilur und Unterdevon, im Oberkarbon und Unterperm und im Tertiär existiert haben mögen, dagegen kaum im Kambrium und Untersilur, im Oberdevon und Unterkarbon und vom Oberperm bis zur Kreide. Die allgemeinen Tiefenverhältnisse der Meere müssen im Laufe der Perioden der Erdgeschichte gewechselt haben, schon infolge der wechselnden Ausdehnung der Kontinente. Doch scheinen die mittleren Meerestiefen sich weniger verändert zu haben, als dieser Wechsel es erwarten ließe, sie scheinen immer um 4100 m gelegen zu haben.

D. Paläohydrographie.

Mit der Erforschung des Bodenreliefs in vergangenen Perioden steht die Feststellung der alten Flußläufe in engster Beziehung, so daß die Morphologen diese regelmäßig mit in den Bereich ihrer Arbeiten hereinbeziehen. Es hat sich gezeigt, daß der Verlauf der Wasserrinnen außerordentlichem Wechsel unterworfen ist. Bekannt sind die sogenannten Urstromtäler des norddeutschen Gebietes, die den jetzigen Verlauf der deutschen Ströme schräg durchqueren und im Quartär zeitweilig alles von den deutschen Mittelgebirgen und den westlichen Karpathen nordwärts abfließende Wasser vom Weichselgebiete an westwärts der Elbe und Weser zuführten. Hull hat den Nachweis geführt, daß sich diese Flußrinnen auch über die heutige Uferlinie in die Nordsee und in den Skandik hinein fortsetzen, wo sie sich mit dem Urrhein und den Flüssen Englands und Westskandinaviens vereinigten. In gleicher Weise hat er rings um den nordatlantischen Ozean die submarine Fortsetzung der Ströme festgestellt, so beim St. Lorenzstrom zwischen Neufundland und Neuschottland hindurch, doch dürfen wir diese Flüsse wohl weniger für quartär als vielmehr für tertiär und sogar frühtertiär ansehen. Auf rein morphologischem Wege hat man dagegen die quartäre und tertiäre Laufveränderung zahlreicher Flüsse wie der Elbe, der Donau, des Rheines verfolgen können. Wir sehen, wie z. B. der letztere der Donau immer weitere Gebiete ihres oberen Stromgebietes vom Bodensee wie vom Neckar her entreißt, und können aus diesen fortschreitenden Veränderungen Rekonstruktionen des vergangenen Zustandes erschließen, ja in diesem Falle sogar gegründete Vermutungen über die zukünftige Entwickelung aussprechen. Von anderen Feststellungen sei erwähnt, daß der Oberrhein ehemals bis zum Pliocän von Basel nach dem Doubs hin abfloß und weiterhin durch Saone und Rhone nach dem Mittelmeer. Besonderes Interesse bietet weiter der Bosporusfluß der Aegäis, in dem man früher den weiterhin durch die Dardanellen verlaufenden Abfluß des sarmatischen Binnensees der Pliocän- und Quartärzeit sah. Hoernes hat aber den Nachweis geführt, daß es sich hierbei vielmehr um einen Zufluß des Pontus handelt. In Afrika hat wesentliche Aenderungen der Nillauf erfahren, der früher weiter westlich als jetzt der Linie der großen Oasen folgte, während ein Urnil noch früher der Senke des Großen Grabens folgend dem jetzigen Roten Meere zustrebte. Mississippi und Amazonenstrom haben ihre weiten Becken erst im Laufe der Tertiärzeit aufgefüllt, letzterer ist im Anfange der Tertiärzeit nach Katzer in umgekehrter Richtung geflossen und mündete bei Guayaquil in den Großen Ozean. Bei den älteren Perioden lassen sich naturgemäß Flußläufe nur ganz ausnahmsweise festlegen, wo durch Deltabildungen oder andere fluviatile Sedimente deutliche geologische Hinweise gegeben sind.

Leichter sind alte Seen nachzuweisen, da ihre Sedimente eine weitere Flächenausdehnung besitzen. Die meisten rezenten Seen gehen nur bis aufs Quartär zurück, mögen sie nun durch Gletscher ausgepflügt sein, oder durch Senkungen in Moränenlandschaften entstanden oder vom Meere abgeschnürt. Ihre Geschichte läßt sich zum Teil bis in einzelne Phasen verfolgen, wie die der großen kanadischen Seen, die nach Spencer und Leverett bald nach dem Mississippi, bald nach der Hudsonbai, nach dem St. Lorenzstrome oder dem Hudsonflusse entwässerten und nach Ausdehnung und Spiegelhöhe großen Veränderungen

unterlagen; oder auch die der skandinavischen Randseen der letzten Vereisung, die kaum weniger wechselvoll ist. Ein höheres Alter kommt verschiedenen tektonischen Becken zu. Dies gilt von den Resten des fast 2 Mill. qkm großen sarmatischen Binnensees der Pliocän- und Quartärzeit, der den Pontus, das Kaspische Meer mit der Wolganiederung und den Aralsee bedeckte und dessen Spiegel etwa 25 bis 50 m über dem heutigen gestanden haben mag. Die Trennung der drei Becken könnte im Quartär durch den Abfluß des über dem Meeresniveau befindlichen Wassers nach dem einsinkenden aegäischen Gebiete hin erfolgt sein, wahrscheinlich ist sie schon vor Herstellung der Verbindung des Pontus mit dem Mittelmeere durch die Bildung der Tiefenbecken des Pontus und des Kaspischen Meeres erfolgt, die reichlich Raum zur Aufnahme der überschüssigen Wassermengen bot. Ein ausgedehnter See lag gleichzeitig auch im mazedonischen Gebiete (Aegäischer See von Cvijic), dessen Reste wir heute in zahlreichen Wasserbecken erkennen. Ein sehr alter See scheint nach Teilen seiner Fauna der Baikalsee zu sein. Man bringt diese Eigentümlichkeiten mit einem innerasiatischen Mittelmeere „Han-hai" zusammen, dessen Existenz für das Alttertiär angenommen worden ist, ohne aber sicher erwiesen zu sein. Auf alle Fälle würde es die eigenartigen tiergeographischen Beziehungen des Baikal z. B. zur Ostsee am einfachsten erklären. Im Tanganikasee wollte Moore sogar ein Relikt aus der jurassischen Ueberflutung Ostafrikas sehen. Diese Ansicht ist nicht mehr zu halten. Auf jeden Fall ist aber auch dieser See außerordentlich alt und mag Teile seiner Fauna, wie seine Meduse aus der im Alttertiär noch Nordafrika überflutenden Tethys erhalten haben. Auch bei den anderen großen tektonischen Seen Afrikas ist ein tertiäres Alter wahrscheinlich. Jünger sind vielleicht die australischen Binnenseen. In Nordamerika sind im Felsengebirgsgebiete seit dem Quartär die Seen beträchtlich zusammengeschrumpft, so im Utahbecken der alte Bonnevillese (50000 qkm) in Nevada der Lahontansee (23000 qkm), ähnlich wie der noch größere Agassizsee des Saskatchewangebietes. Für das Alttertiär nahm man früher die Existenz großer Seen im Felsengebirgsgebiete an, in denen die Torrejon-, Puerco-, Wasatch-, Bridger-, Uintaschichten u. a. zur Ablagerung gekommen sein sollten. Es hat sich indessen herausgestellt, daß diese Schichten von Flüssen, hauptsächlich durch die Ueberflutung von Ebenen gebildet wurden, wobei die Flüsse kaum wesentlich anders geflossen sein mögen wie heute. Immerhin sind einige Seen sicher nachgewiesen, im Pliocän der See von Florissant, im jüngeren Eocän kleinere Salzlagunen im Bridgerbecken und im älteren Eocän das 13000 qkm große aber seichte Greenriverseenbecken. Seichte Lagunenseen sind auch in Europa nachgewiesen, so im Oberoligocän im Seine- und Loirebecken. Am Anfange der Kreidezeit waren in Südengland, im Norden des Pariser Beckens, in Belgien und Nordwestdeutschland, aber auch in Portugal und Nordspanien flache Senken vorhanden, die zum Teil von Süßwasserseen erfüllt waren, in denen der Wealden sich ablagerte. Für die Trias finden wir im Südkontinente den großen Karroosee und einen kleineren an der jetzigen Küste Deutschostafrikas, in der Nordatlantis das Gebiet der Red beds im Gebiete der großen Ebenen; ferner Gebiete kontinentaler Ablagerung im Osten der Alleghanies (Frech), die allerdings auch als Uferbildungen des Atlantischen Ozeans gedeutet werden, und endlich die Salzpfannen des Keupers und Bundsandsteins in Mitteleuropa. Die Seen der Red beds reichen teilweise bis ins Perm zurück, ebenso die Seen des Karroogebietes. Im Karbon werden uns alte Sumpfgebiete durch die Verbreitung der Kohlenflötze angedeutet. Im Devon werden die Oldredbildungen von Südirland, Wales, Nordengland, Schottland, den Orkneys, Skandinavien, den Lofoten, Nordwestrußland, Spitzbergen und im akadischen Gebiete Nordamerikas von Frech als Seenablagerungen angesehen, während andere wie Koßmat an Bildungen in Küstensümpfen, Flußebenen und Flußmündungen denken.

In bezug auf das Meer kann die Paläohydrographie den Verlauf der Meeresströmungen ermitteln, teils deduktiv aus dem Verlaufe der Küstenlinien, teils induktiv aus der Verbreitung stenothermer Organismen, wie dies Stromer für die alttertiären Nummuliten getan hat. Weitere Untersuchungen können sich auf die Wärme und den Salzgehalt des Meerwassers in den einzelnen Perioden beziehen, doch sind wir hier meist noch auf deduktive Spekulationen angewiesen.

E. Paläoklimatologie.

Große Vorsicht ist bei paläoklimatischen Untersuchungen notwendig. Große Bedeutung haben Untersuchungen, die auf Grund der meteorologischen und klimatischen Tatsachen und Gesetze der Gegenwart von der Verteilung von Land und Meer in einer Periode ausgehen, wie die v. Kerners über das Klima der Tertiärzeit. Sie haben ganz besonders dargetan, daß wir die anscheinenden Merkwürdigkeiten früherer Klimate recht wohl erklären können, ohne zu der Annahme von Polverschiebungen oder kos-

mischen Einwirkungen greifen zu müssen. Infolgedessen sollten derartige Erklärungen auch nicht mehr herangezogen werden. Rückschlüsse auf Wärme und Niederschläge vergangener Zeiten können gemacht werden aus der Verbreitung der Tier- und Pflanzenwelt, wobei wir aber nicht ohne weiteres die Wärmebedürfnisse der lebenden Tiere auf ihre ausgestorbenen Verwandten übertragen dürfen (vgl. den Artikel „Paläoklimatologie"), aus dem Auftreten von Jahresringen bei Bäumen, aus der Farbe und dem Verwitterungszustande der Gesteine, aus gewissen Mineralbildungen u. a. Aus solchen Untersuchungen geht hervor, daß weder von einem ehemaligen allgemeinen feuchtwarmen Treibhausklima auf der ganzen Erde die Rede sein kann, noch von einer allmählichen Temperaturabnahme seit den ältesten Zeiten. Es wechselten vielmehr kalte und warme Zeiten, wie auch feuchte und trockene. Vor der bekannten quartären Kälteperiode, die besonders den nordatlantischen Kontinenten eine gewaltige Vereisung brachte, ist eine in ihren Wirkungen kaum geringere in den permischen Schichten nachgewiesen worden, die in ihren sicheren Spuren (Australien, Indien, Südafrika, Togo, Brasilien) ganz auf den Südkontinent beschränkt ist. Hier werden von Ball und Shaler sogar noch Glazialspuren aus dem Triasgebiete des oberen Kongo beschrieben. Eine weitere Eiszeit kommt für das Kambrium in Frage, aus dem wir gekritzte Geschiebe von Australien, China und Nordskandinavien kennen. Alle Hinweise auf andere Kälteperioden sind höchst ungewiß. Es ist nun bemerkenswert, daß die Eiszeiten, die ein feuchtes Klima erfordern, regelmäßig mit den Maxima der Ozeanflächen zusammenfallen, die wieder auf Zeiten stärkster vulkanischer Tätigkeit folgen, die vielleicht den freien Wasservorrat der Erdoberfläche erhöhte. Umgekehrt fallen die Minima der Meere mit einer großen Ausdehnung der Wüsten zusammen, wie im Devon und in der Trias. Allerdings verhalten sich dabei die Kontinente teilweise etwas verschieden. Der im Perm mindestens in seinen Gebirgen vereiste Südkontinent hatte auch in der Trias noch ein feuchteres Klima als die im Perm unvereist gebliebene und auch damals schon trockenere Nordatlantis oder der in Nordchina ebenfalls wüstenhafte Angarakontinent. Jura und Kreide waren dann im allgemeinen warme Perioden, doch fangen damals schon Klimazonen an hervorzutreten, wenn diese Annahme auch noch nicht allgemein anerkannt ist. Doch zeigen z. B. die Hippuriten und die Riffkorallen engen Anschluß an die besonders die Tethys erfüllenden warmen Meere. Während des anfangs auch noch relativ warmen Tertiärs setzt eine unverkennbare Abkühlung ein, die nicht bloß auf die borealen, besonders nordatlantischen Gebiete beschränkt ist, sondern ebenso auch das australe patagonische und antarktische Gebiet betrifft, während sie in Ostasien weniger oder gar nicht hervortritt. Auf keinen Fall läßt aber auch sie sich durch eine Polverschiebung erklären. Steht so die Tatsache von Klimaänderungen fest, so ist ihre Erklärung um so unsicherer. Weder eine kosmische noch eine tellurische Theorie hat alle Eigentümlichkeiten z. B. auch nur der quartären Eiszeit mit ihren Wärmeoszillationen und ihrer Verbreitung in jeder Beziehung einwandfrei erklären können. Es greifen jedenfalls hier wie auch bei anderen Vorgängen die verschiedensten Ursachen ineinander, um so große Wirkungen hervorzubringen, so daß es nicht möglich ist, von einem Gesichtspunkte aus alles zu erklären. Tatsache ist jedenfalls, daß alle Eiszeiten sich an große Faltungsperioden anschließen (vgl. oben, D.).

F. Paläobiographie.

Die Tiergeographie vergangener Perioden läßt sich am sichersten bei solchen Gruppen feststellen, die zahlreiche paläontologische Reste hinterlassen haben. Leider ist dies nur bei wenigen der Fall, am meisten noch bei marinen Tieren, die wieder auch in der Gegenwart gleichmäßigere Verbreitungsbedingungen besitzen und darum geographisch geringeres Interesse haben. Bei den Landtieren sind wir dagegen zumeist auf Rückschlüsse aus der Gegenwart angewiesen. Dabei müssen wir uns aber auf Formen beschränken, deren Systematik und natürliche Verwandtschaft gründlich untersucht worden ist, und die aus allen Hauptgebieten der Erde genügend bekannt sind. Wir erkennen dann, daß die Lebewesen einer Region in ihr von sehr verschiedenem Alter sind, daß sie sich gewissermaßen in verschiedenen Schichten übereinander gelagert haben, indem z. B. zu den am Beginne der Tertiärzeit in einem Kontinente heimischen Formen zu verschiedenen Zeiten und von verschiedenen Richtungen her neue Formen einwanderten. Im folgenden geben wir eine kurze Uebersicht der jüngeren Schichten, die jedenfalls für die Hauptregionen der Organismenverbreitung anzunehmen sind, unter Beifügung der Heimat der Einwanderer. Jede Schicht ist nach einer für sie besonders charakteristischen Säugetiergruppe benannt.

(Siehe die Tabelle auf der nächsten Seite.)

Aus der Tabelle ersieht man, daß den meisten Schichten Tiere verschiedener Herkunft (Abteilungen) entsprechen. Auch lassen sich viele Schichten noch in zeitlich getrennte „Horizonte" gliedern, besonders

	Australische Au	Neotropische Sa	Madagassische M	Aethiopische Ae	Orientalische O	Holarktische Region Ha Nearkt. u. Paläarkt. Gebiet Na + Pa
Jungtertiäre Schicht	Muriden- O	Feliden- Na	Suiden- Ae, O	Antilopiden- O, Pa, M	Tiger- Pa, Ae, Au	Megalonyx-Schicht O, Ae, Sa
Mitteltertiäre Schicht	—	—	Viverriden- Ae	Viverriden- Pa, M	Sivatherien- Pa, Na	Hystriciden-Schicht Ae
Alttertiäre Schicht	Marsupialier- Sa	Edentaten- Na, Au, Ae	Lemuriden- Ae	Hyracoiden- Sa, M	Pteropiden- Pa, M	Didelphyiden-Schicht Sa
Mesozoische Schicht	Monotremen- O, Ae	Sparassodontier- Ae, Na	Allotherien- Ae, O	Tritylodontiden- Pa, Sa, O	Allotherien- Ae, M, Au	Microlestes-Schicht Ae, Sa

natürlich die älteste. Nur wird hier die Gliederung um so ungewisser, je weiter wir zeitlich zurückgehen. Hieraus lassen sich die typischen Formen der alten Kontinente ermitteln. Für das Alttertiär und Mesozoikum lassen sich hauptsächlich durch die Tethys geschieden nördliche und südliche Formen trennen. Im Alttertiär sind von Wirbeltieren z. B. anzusehen als

nordisch:	südlich:
*Tarsiiden, *Urprosimier, *Myomorphen, *Sciuromorphen, *Protrogomorphen, *Lagomorphen	*Affen, Lemuren, *Hystrikomorphen, *Edentaten, Maniden, Orycteropodiden.
*Artiodactylen, *Amblypoden, *Perissodactylen	*Arsinoitherien, *Isotemniden, *Astrapotherien, *Litopternen, *Proboscidier, *Pyrotherien, *Typotherien, *Toxodontier, *Hyracoiden
*Carnivoren, *Pteropiden, *Rhinolophiden	*Phyllostomiden, Noctilioniden, Nataliden.
*Erinaceiden, *Soriciden, *Talpiden usw. *Didelphyiden	Centetiden, Chrysochloriden, *Necrolestiden, *Diprotodontier, *Sparassodontier, *Dasyuriden, *Monotremata.
*Singvögel, *Spechtvögel, Segler, *Eulen, Hopfe, Nashornvögel, Meropiden, *Alcediniden, Raken Pterocliden, Alciden, Glareoliden, *Kraniche, Trappen, Fasanen, *Tetraoniden	Schreivögel, Bartvögel, Pfefferfresser u. a., Trogonen, Mausvögel, Kolibris, Nachtschwalben, Papageien, Kuckucksvögel, Tauben, Parriden, Chionididen u. a. *Psophiiden u. a., Craciden, Opisthocomiden.
Pandioniden, *Vulturiden, *Paläolodiden, *Pelikane, *Tölpel, Taucher	Sarcorhamphiden, Palamedeiden, Flamingos, Fregattvögel, Plotiden, Phaethontiden, *Pinguine, *Struthioniden u. a.
*Krokodile, *Alligatoren, *Gaviale	*Teleosauriden.
*Viperiden, *Pythoniden, *Lacertiden, *Varaniden, *Anguiden, *Agamiden	Amblycephaliden, *Boiden, Chamäleons, Amphisbaeniden, Tejiden, Zonuriden, Leguaniden,
*Trionychiden, *Emydiden, *Chelydriden	*Pleurodiren.
*Raniden, Pelobatiden, Discoglossiden, Molche	Dendrobatinen, Engystomatiden, Cystignathiden, Hyliden, Aglossa, Cöciliiden.
*Perciden, *Toxotiden, *Esociden, *Siluriden, *Cypriniden, *Salmoniden	Dipnoer, Cichliden, Nandiden, Galaxiiden, Haplochitoniden, Loricariiden, Doradinen, Characiniden, Gymnotiden, Mormyriden
*Amiiden, *Lepidosteiden, *Accipenseriden	Polypteriden.

Die mit * bezeichneten sind in dem betreffenden Gebiete fossil bekannt.

Eine deutliche Scheidung von nordischen und südlichen Formen erkennen wir auch im Perm und teilweise noch in der Trias. In jenem sind zu betrachten als

nordisch:	südlich:
*Dinosaurier, *Paläohatteriden *Pelycosaurier, *Pantylosaurier *Diadectosaurier	*Ursäugetiere?, *Cynodontier, *Anomodontier, *Therocephalen, *Dinocephalen, *Dromasaurier, *Mesosaurier, *Procolophonier.

Im Karbon sind nordisch die Sigillarien, Lepidodendren und Kalamiten, während im Süden die Glossopterisflora mit Farnen und Cycadofilices herrscht. Auch zwischen den Nordkontinenten, wie zwischen Europa und Nordamerika herrschen tiergeographische Unterschiede, so sind z. B. im Oberkarbon von 80 Insektenfamilien nur 12 (= 15%) beiden Gebieten gemeinsam, 33 (= 41%) endemisch nearktisch, 35 (= 44%) auf Europa beschränkt. Von den 282 Gattungen sind nur 12 (= 4%) beiden Gebieten gemeinsam, 138 gehören ausschließlich der Nordatlantis, 132 der Nearktis an. Es herrschte also auch damals schon selbst im Norden und bei flugfähigen Tieren keine allgemeine Gleichartigkeit, sondern es drückte sich schon eine deutliche Gliederung der Erdoberfläche in Tierregionen aus. Für die älteren Perioden wird unser fossiles Material zu dürftig und auch Rückschlüsse aus der Gegenwart sind so gut wie unmöglich; immerhin liegt auch bei ihnen noch kein triftiger Grund vor, eine allgemeine Faunen- und Florengleichheit auf der ganzen Erde anzunehmen, zumal uns schon in den ältesten Formationen wenigstens kleine Faunendifferenzen begegnen. Später treten uns große Tierregionen auch im Meere noch viel deutlicher erkennbar entgegen. Eine besondere Faunenregion repräsentiert ganz allgemein die Tethys, zu deren typischer Fauna im Karbon die Fusulinen, in der Kreide die Rudisten, im Alttertiär die Nummuliten gehören, wenn diese auch stellenweise etwas über seinen Bereich hinausgreifen, besonders oft in die zweite große Region des Pazifik. Auch die marinen „Klimazonen" Neumayrs haben sich als mehr tierregionenhaften, durch die Topographie bedingten Charakters herausgestellt. Nach den Feststellungen von Uhlig entspricht das boreale Reich im wesentlichen dem arktischen Becken. Der Tethys gehören an das mediterran-kaukasische und das himamalayische Reich, von denen letzteres vielleicht bis Neuseeland reicht. Die japanische Fauna, die mehr Anklänge an die Tethys als an den arktischen Ozean zeigt, ist wohl der uns allein bekannte Repräsentant der pazifischen Fauna, und die südandine Fauna von Texas bis Patagonien und in Südafrika die Lebewelt der Nereis. Gerade ihre Besonderheit läßt die von Burckhardt geforderte Existenz eines pazifischen Jurakontinentes recht wahrscheinlich werden. Aehnlich liegen die Verhältnisse auch in den benachbarten Formationen. In späteren Zeiten stehen sich die Tethys- und Pazifikfauna als Hauptgruppen gegenüber, aus denen schließlich die atlantisch-arktische bezw. indopazifische Fauna der Gegenwart hervorgingen. Durch diese geographische Verschiedenheit der Fauna in den einzelnen Meeresteilen erklärt sich auch das sonst ganz rätselhafte plötzliche Auftauchen ganzer hochentwickelter Faunen, wie der Triasammoniten des Mittelmeeres.

Literatur. ***Th. Arldt***, *Die Entwickelung der Kontinente und ihrer Lebewelt, 1907.* — ***Derselbe***, *Paläogeographische Fragen. Geol. Rundsch., 1912.* — ***Derselbe***, *Die Fauna der alten Tierregionen des Festlandes. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie. Beilageband* **34**, *1912.* — ***Cann***, *Essai de Paléogéographie, 1896.* — ***W. Eckardt***, *Das Klimaproblem der geologischen Vergangenheit und historischen Gegenwart, 1909.* — ***Derselbe***, *Paläoklimatologie, 1910.* — ***Fr. Frech***, *Lethaea geognostica. I. Lethaea Palaeozoika, Bd.* **2**, *1897 bis 1902. II. Lethaea Mesozoica. Trias 1903 bis 1908.* — ***E. Haug***, *Les géosynclinaux et les aires continentales. Bull. Soc. Geol. de France, 1900.* — ***Derselbe***, *Traité de Géologie. II. Les périodes géologiques, 1908 bis 1911.* — ***H. v. Ihering***, *Archhelenis und Archinotis, 1907.* — ***Derselbe***, *Die Umwandlungen des amerikanischen Kontinentes während der Tertiärzeit. Neues Jahrbuch für Mineralogie usw. Beilageband* **32**, *1911.* — ***F. v. Kerner***, *Das paläoklimatische Problem. Mitt. Geol. Ges. Wien,* **2**, *1911.* — ***E. Koken***, *Die Vorwelt und ihre Entwickelungsgeschichte, 1893.* — ***Derselbe***, *Indisches Perm und die permische Eiszeit. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Festband 1907.* — ***F. Kossmat***, *Paläogeographie, 1908.* — ***A. de Lapparent***, *Traité de Géologie, 4. ed. 1900, 5. ed. 1906.* — ***R. Lydekker***, *A geographical History of Mammals, 1896.* — ***W. D. Matthew***, *Hypothetical Outlines of the Continents in Tertiary Times. Bull. Am. Mus. Nat. Hist.,* **22**, *1906.* — ***M. Neumayr***, *Die geographische Verbreitung der Juraformation. Denkschrift d. K. Akad. d. Wissensch. Math. naturw. Kl.,* **50**, *1885.* — ***Derselbe***, *Erdgeschichte, 1886/87, 2. Aufl. 1895.* — ***A. E. Ortmann***, *The Geographical Distribution of Freshwater Decapods and its Bearing upon ancient Geography. Proc. Am. Phil. Soc.,* **41**, *1902.* — ***H. F. Osborn***, *The Age of Mammals, 1910.* — ***E. Philippi***, *Ueber einige paläoklimatische Probleme. Neues Jahrbuch für Mineralogie. Beilageband* **29**, *1910.* — ***J. F. Pompeckj***, *Die Meere der Vorzeit, 1909.* — ***R. F. Scharff***, *Some Remarks on the Atlantisproblem. Proc. Roy. Ir. Acad.,* **24**, *1903.* — ***Derselbe***, *European Animals. Their Geological History and Geographical Distribution, 1907.* — ***Derselbe***, *Distribution and Origin of Life in America, 1911.* — ***C. Schuchert***, *Paleogeography of North America. Bull. Geol. Soc. Am.,* **20**, *1910.* — ***E. Suess***, *Das Antlitz der Erde, I 1885, II 1888, IIIa 1901, IIIb 1909.* — ***F. B. Taylor***, *Bearing of the Tertiary Mountain Belt on the Origin of the Eart Plain. Bull. Geol. Soc. Am.,* **21**, *1910.* — ***V. Uhlig***, *Die marinen Reiche des Jura und der Unterkreide. Mitt. Geol. Ges. Wien,* **4**, *1911.* — ***A. Wegener***, *Die Entstehung der Kontinente. Petermanns Mitteilungen, 1912,* **I**. — ***B. Willis***, *Paleogeographie Maps of North America. Journ. Geol.,* **17**, *1909.* — ***Derselbe***, *Principles of Paleogeography. Science,* **31**, *1910.*

Th. Arldt.

Fortpflanzung der Gewächse.

1. Thallophyten. a. Algen. b. Pilze. 2. Archegoniaten. a. Moose. b. Farne. 3. Zwischenstufen zwischen Farnen und Samenpflanzen. 4. Samenpflanzen. a. Gymnospermen. b. Angiospermen. 5. Folgen der Bestäubung. 6. Apogamie und Parthenogenesis. 7. Physiologie der Fortpflanzung.

In den folgenden Zeilen soll der Versuch gemacht werden, die Fortpflanzungserscheinungen im Pflanzenreich vom allgemeinen Gesichtspunkte aus zu behandeln.

1. Thallophyten.

a. Algen.

1. Die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane. 2. Die Entwickelung der Zoosporen. 3. Formen der geschlechtlichen Fortpflanzung. 4. Entwickelung der männlichen Gameten. 5. Entwickelung der Eizelle. 6. Keimung. 7. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane nebeneinander.

Wie bei zahlreichen anderen Pflanzen kann man auch bei den Algen eine ungeschlechtliche und eine geschlechtliche Fortpflanzung unterscheiden. Die erstere erfolgt durch Zoo- oder Tetrasporen. Geschlechtliche Fortpflanzungsorgane sind die Gameten. Bei den niedersten Gliedern unserer Familien gleichgestaltet, differenzieren sich dieselben bei den höheren Gruppen in Ei und Spermatozoiden.

1. Die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane: Die Zoosporen der grünen Algen sind in der Regel von eiförmigen Umrissen und meistens mit 4 Geißeln versehen. Sie führen am Hinterende ein großes Chromatophor (Fig. 1), diesem sitzt seitlich ein rot gefärbter Augenfleck auf, und an ihm läßt sich eine obere Pigmentschicht von einer darunter liegenden glashellen linsenförmigen Masse unterscheiden. Nahe der Spitze liegen ein oder zwei pulsierende Vakuolen. Der Kern ist auch etwas gegen das Vorderende verschoben. Die Spitze wird eingenommen von einem glashellen Höcker. Diesem sind die Geißeln (Fig. 1) seitlich angeheftet.

Die Zoosporen lassen oft zwei Typen erkennen (z. B. bei Ulothrix) die Mikro- und Makro-Zoosporen. Dieselben unterscheiden sich (Fig. 1) durch verschiedene Umrisse, verschiedene Lebhaftigkeit in ihren Bewegungen und auch durch ihre Keimungsmodalitäten. Die Makrozoosporen saugen sich unter erheblicher Verbreiterung fast amöboid fest, die Mikrozoosporen befestigen sich mit dem Mundende (Fig. 1).

Die Schwärmer der braunen Algen sind im wesentlichen ebenso gebaut wie die der grünen. Nur erscheint das Chromatophor etwas mehr seitwärts geschoben und die Geißeln sind immer in unmittelbarer Nähe des Augenfleckes inseriert (Fig. 1).

In beiden Gruppen können Schwärmer mit mehreren Chromatophoren vorkommen, dann pflegt der Augenfleck einem seitlich gelegenen, oft etwas größeren Farbkörper angeheftet zu sein (Fig. 1; über weitere Abweichungen s. den Artikel „Algen“). Von unbeweglichen Fortpflanzungsorganen sind die Aplanosporen, Akineten, Cysten, Brutknospen usw., Spezialbildungen, für eine allgemeine Betrachtung nicht verwendbar.

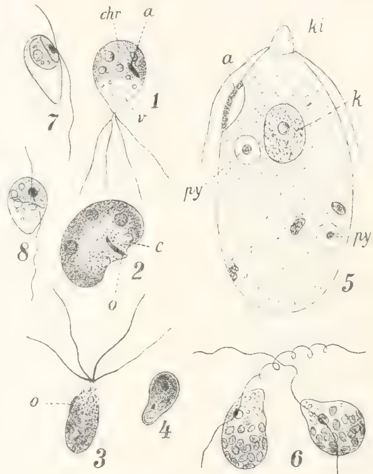


Fig. 1. 1 Makrozoospore v. Ulothrix. 2 deren Keimung. 3 Mikrozoospore von ders. 4 Keimung der letzteren. 5 Zoospore von Cladophora. 6 v. Aglaozonia. 7, 8 v. Chorda. chr Chromatophor, py Pyrenoid, a, o Augenfleck, v Vakuole, k Kern, ki Kinoplasma.

Allgemein vorhanden sind aber die Tetrasporen bei Dictyotaceen und Florideen. Im Bau sind sie eigentlich ohne Besonderheiten: Kugelige Zellen mit dem ansehnlichen Kern in der Mitte, um diesen Haufen der Chromatophoren, an der Peripherie helleres Plasma, Abschluß nach außen durch das Hyaloplasma. Annähernd vom gleichen spezifischen Gewicht wie das Wasser werden sie schwebend von der Strömung fortgetragen.

2. Entwickelung der Zoosporen. Die Entwickelung der Zoosporen beginnt mit eigenartigen Veränderungen im Plasma der Mutterzellen. Dieses wird trüb, schaumig. Die Kerne vermehren sich mitotisch und verteilen sich gleichmäßig durch die schaumige Masse. Wo zahlreiche Chromatophoren vorhanden sind, verteilen sich auch diese gleichmäßig.

Wo ein großes Netz- oder Platten-Chromatophor gegeben ist, rückt dies von der Wand ab. Nun wird (Fig. 2) die Plasmamasse durch Spalten in größere mehrkernige Portionen aufgeteilt, diese zerfallen dann später in einkernige Ballen. Dabei rücken dann die Kerne an die Peripherie der Mutterzelle, während die Chromatophoren in jedem Ballen einwärts wandern. In der Nähe der Kerne bilden sich endlich die Geißeln aus und dann beginnt auch bald eine leichte Bewegung der nunmehr sich eiförmig abrundenden Schwärmer (Fig. 2). Sicher ist,

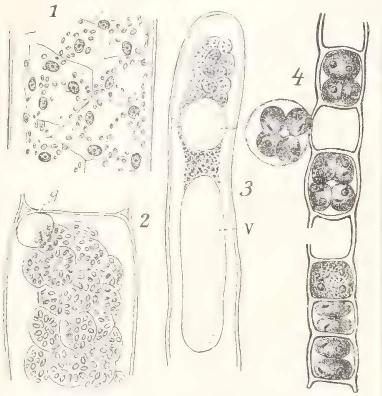


Fig. 2. Zoosporenbildung 1 und 2 bei Cladophora 3 bei Protosiphon. 4. Zoosporusentleerun bei Ulothrix.

daß an dem ganzen Prozeß die Vakuolenwandung und der ganze Inhalt der Vakuole keinen Anteil nimmt (Fig. 2) und wahrscheinlich, daß auch die äußere Hyaloplasmaschicht nicht in die Zoosporen-Bildung eingeht, sondern schwindet.

Die Entleerung der Schwärmer erfolgt (Fig. 2) durch Verquellen der Wandung an einer in der Regel scharf umschriebenen Stelle. Bald in eine Blase, bald in unregelmäßige Schleimmassen eingehüllt treten sie hervor und werden aus diesen erst etwas später befreit. Alle diese einhüllenden Massen entstammen wohl der Membran der Mutterzelle.

Bei den braunen Algen tritt ebenfalls ein Schaumigwerden (Vakuolisierung) des Protoplasmas ein. Jedoch fehlt eine große zentrale Vakuole.

Auch bei den Tetrasporen der Florideen ist die Vakuolisierung des Protoplasmas nachzuweisen. Der ursprünglich in Einzahl vorhandene Kern teilt sich in vier. Dabei ist die erste Teilung eine heterotypische; die Chromosomenzahl sinkt auf die Hälfte. Die Tochterkerne wandern an die Peripherie der Mutterzelle, während die Chromatophoren mehr nach innen geschoben werden. Darauf bilden sich Zellwände, welche die Mutterzellen im allgemeinen tetraëdrisch teilen. Sind die Wände gebildet, so ordnet sich das Protoplasma derart um, daß der Kern wieder in die Mitte jeder einzelnen Zelle zu liegen kommt und von den Chromatophoren allseitig umgeben wird. Endlich findet Austritt unter Zerreißen oder Verquellen der Haut statt.

3. Formen der geschlechtlichen Fortpflanzung. Bei den alleruntersten Gliedern der einzelnen Algenreihen (Heterocontae, Flagellaten) ist eine geschlechtliche Fortpflanzung überhaupt nicht nachzuweisen. Diese setzt erst ein z. B. bei den Ulothrichales. Bei den niedersten Vertretern dieser Reihe (Ulothrix) haben wir Isogamie, d. h. Schwärmer, welche genau so gebildet werden wie die Zoosporen dieser Gattung. Sie sind aber kleiner, etwas beweglicher und im Besitz von nur zwei Geißeln. Diese Schwärmer stellen Gameten dar, sie nähern sich einander paarweise (Fig. 3), verschlingen sich mit

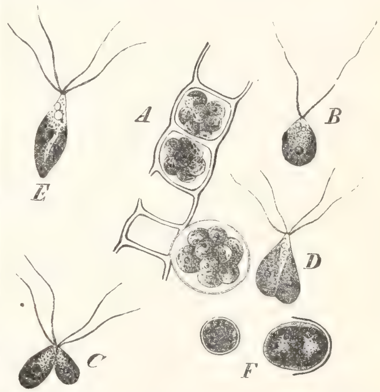


Fig. 3. Ulothrix zonata. A Gametenbildung. B Gamet. C bis E Kopulation. F Zygote und deren Keimung.

ihren Geißeln und verschmelzen allmählich miteinander. Dann gehen die Geißeln verloren, die Zelle rundet sich ab zur Zygote, welche eine derbe Membran erhält.

Auf einer etwas höheren Entwickelungsstufe steht dann Aphanochaete (Fig. 4). Diese kriechende Alge entwickelt an den Fadenenden kleine helle Zellen, aus welchen Schwärmerchen hervortreten. Dies sind die Spermatozoiden; sie sind nur schwach gefärbt, weil ihr Chromatophor stark reduziert ist. In der Mitte der Fäden wird aus den Zellen je ein großer Schwärmer entlassen; dieser ist am Hinterende intensiv grün ge-

färbt und sogar mit Reservestoffen versehen, am Vorderende dagegen sitzt ein dichtes helles Protoplasma. Wir müssen ihn als weiblichen Gameten und können ihn als Ei bezeichnen. Derselbe bewegt sich nur kurze Zeit, dann wirft er seine Geißeln ab (Fig. 4) und nun tritt sein helles Ende als Empfängnisfleck besonders deutlich hervor, Auf diesen hin bewegt sich (Fig. 4) mindestens ein Spermatozoid und verschmilzt mit dem Ei, worauf die übliche Umhüllung mit Membran erfolgt. Man spricht in diesen Fällen von **O o g a m i e**.

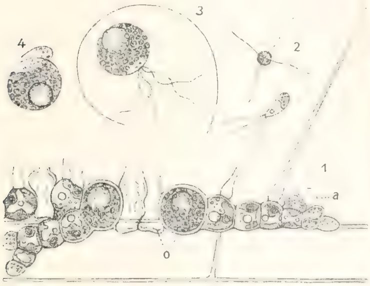


Fig. 4. **Aphanochaete repens.** 1 Pflänzchen mit Sexualorganen auf einem Algenfaden. 2 Spermatozoiden. 3 Ei nach dem Ausschlüpfen aus dem Oogon. 4 Befruchtung des Eies. a Antheridium, o Oogonium.

Noch ausgeprägter ist diese dann bei **C o l e o c h a e t e**. Hier werden die Spermatozoiden ganz ähnlich entwickelt wie bei Aphanochaete, nur erweisen sie sich bei ihrem Austritt als völlig farblose Gebilde ohne jedes Chromatophor. Die weiblichen Organe treten uns entgegen als lange flaschenförmige Körper (Fig. 5) — **O o g o n i u m** —, in deren Bauch Eikern und Chromatophor liegt, während in dem langen Hals nur farbloses Protoplasma sitzt. Dieser öffnet sich am Scheitel durch Verquellen der Zellulosehaut. Die im Bauch liegende Eizelle schlüpft nicht mehr heraus, sondern rundet sich ab. Auch sie hat einen Empfängnisfleck und wird nun durch das in den Hals einschlüpfende Spermatozoid befruchtet. Ueber die eigenartige Zygote und deren Entwickelung wolle man Bd. I, 137 nachsehen.

Der Aufstieg von der Isogamie zur Oogamie wiederholt sich nun auch bei den Braunalgen. In den Gametangien von **E k t o c a r p u s** entstehen Gameten (Fig. 6), die wiederum genau aussehen, wie die Zoosporen (I, 151). Aeußere Unterschiede an den Gameten sind nicht wahrnehmbar und

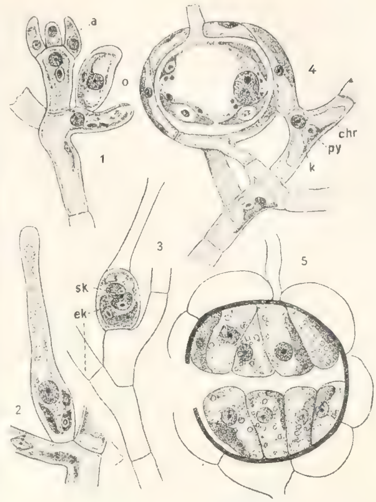


Fig. 5. **Coleochaete pulvinata.** 1 Antheridienstand und junges Oogon. 2 Oogonium kurz vor der Oeffnung. 3 Dasselbe nach der Oeffnung, oben befruchtet. 4 Zygote, durch Umwachsung zur „Frucht“ entwickelt. 5 Keimende Hypnozygote. a Antheridium, o Oogonium, sk Spermakern, ek Eikern, chr Chromatophor, py Pyrenoid. k Kern.

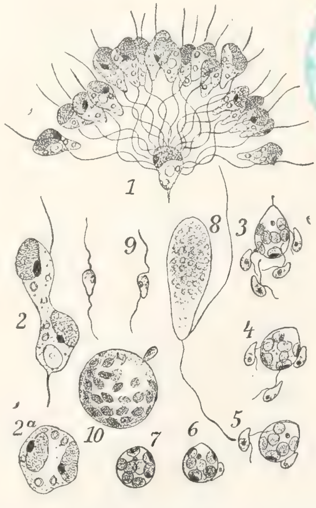


Fig. 6. Befruchtungsvorgänge. 1, 2 **Ectocarpus.** 3 bis 7 **Giffordia.** 8 bis 10 **Cutleria.**

trotzdem sind sie physiologisch verschieden, denn eine Anzahl von ihnen, die Weibchen, setzen sich (Fig. 6) mit ihrer Vordergeißel auf irgendeinem Substrat fest. Alsbald werden sie von zahlreichen anderen Gameten — den Männchen — umschwärmt (Fig. 6). Dann nähert sich eines dem Weibchen, während die anderen von dannen ziehen. Das eine bevorzugte Männchen verschmilzt dann vollends mit dem Ei zur Zygote.

Hieran schließen sich dann Giffordia (I, 151), Cutleria (I, 155), Fucus (I, 161) und demonstrieren hübsch den Aufstieg von Isogamie zur Oogamie.

Es scheint mir nun keinem Zweifel zu unterliegen, daß sich jene obengeschilderte Fortentwickelung in den beiden erwähnten Abteilungen des Algenreiches selbständig vollzogen habe. Für mich wenigstens ist es ganz undenkbar, daß die Sexualität in diesen beiden Gruppen auf die gleiche Wurzel zurückgehe. So glaube ich denn auch weiter, daß die Sexualität bei den Volvocales, den Siphonocladiales und den Siphonales selbständig als Isogamie begonnen hat und zur Oogamie fortgeschritten ist. Wir bekämen also allein bei den Grünalgen vier solcher Reihen, dazu mindestens eine fünfte bei den Conjugaten und Diatomeen, eine sechste bei den Braunalgen, vielleicht auch eine siebente bei den Florideen.

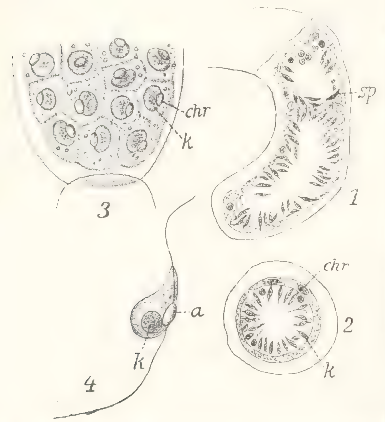


Fig. 7. 1 Antheridium von Vaucheria längs, 2 quer. 3 Antheridium von Fucus. 4 Spermatozoid von demselben. sp Spermatozoid, k Kern, chr Chromatophor, a Augenfleck.

Nicht bloß bei den hier gewählten Beispielen, sondern auch in den anderen Reihen tritt unweigerlich die Tendenz zutage, die männlichen Zellen zu verkleinern, die weiblichen zu vergrößern, ferner dahin, die weiblichen Zellen allmählich unbeweglich werden zu lassen und sie endlich in eine Zelle (Oogonium) dauernd einzuschließen, in welche die Spermatozoiden nur noch durch eine kleine Oeffnung Zutritt erhalten. Mit dem Größerwerden der Eizelle kombiniert sich die Fähigkeit zur Speicherung von Reservesubstanzen, die ja für die nach der Befruchtung entstehende Zygote vielfach unerläßlich erscheint.

Das Kleinerwerden der männlichen Gameten bedeutet eine Verringerung ihrer Protoplasmamassen. Der Kern büßt an Größe und Chromatingehalt nichts ein. Nur wenig Kinoplasma bleibt bei den extrem ausgebildeten Formen (Vaucheria, Chara) übrig.

In den niedersten Gruppen bleiben die Chromatophoren der beiden Gameten in der Zygote erhalten (Ulothrix, Ectocarpus u. a.). Aber schon bei Spirogyra sehen wir den ersten Schritt zur Beseitigung der Farbstoffträger. Hier wird ja (Bd. I) das Farbband der männlichen Zelle noch ganz mit in die Zygote aufgenommen, aber in dieser wird es dann zerstört. In anderen Fällen wird es lange vor dem Sexualakt verkleinert und tritt nur noch in Gestalt kleiner gelblicher Scheibchen in die Erscheinung (Volvox, Cutleria, Bryopsis). Schließlich werden die Chromatophoren aus den männlichen Zellen von vornherein ausgeschlossen (s. u.).

4. Entwickelung der männlichen Gameten. Diese verläuft dort ähnlich wie diejenige der Zoosporen, wo die Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen noch keine übermäßig großen sind. Selbst bei den Fucaceen klingt doch alles noch stark an die Bildung der Schwärmer an (Fig. 8).



Fig. 8. Antheridien (a) von Batrachospermum.

Eigenartiger ist schon die Spermatozoidenbildung bei Vaucheria. Hier wandert (Fig. 7) eine plasmatische Masse (Periplasma) gegen die Wandung des Antheridiums, während die Kerne mit dem sie umgebenden Kinoplasma der Mitte zustreben und vollends zu Spermatozoiden geformt werden. Die Chromatophoren, die an sich schon in geringer Zahl in das Antheridium eintreten, finden keine Verwendung, sie werden in das Periplasma hineingebracht.

Einem ganz anderen Typus gehören Coleochaete (Fig. 5) und die Florideen (Fig. 8) an. Hier entstehen die Antheridien als Aus-

stülpungen oder Sprossungen der sie tragenden Zweige. In die Sprossungen tritt ein relativ großer Kern, wenig Plasma und kein Chromatophor ein. Die Spermatien der

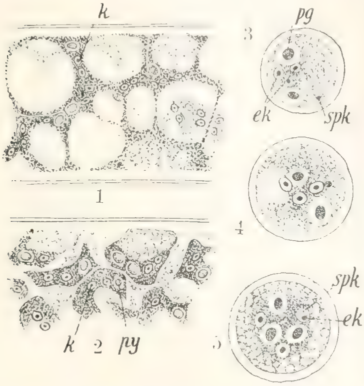


Fig. 9. Eibildung und Befruchtung bei Sphaeroplea. 1, 2 Stücke von Zellen in der Aufteilung begriffen. 3 bis 5 befruchtete Eier. k Kern, py Pyrenoide, ek Eikern, spk Spermakern.

Florideen unterscheiden sich freilich von den Spermatozoiden der Coleochaete dadurch, daß sie zweikernig sind, wie das in Bestätigung älterer Angaben neuerdings F. Walter in meinem Institut nachgewiesen hat.

5. Die Entwickelung der Eizelle. Die Entwickelung der Eizelle erinnert wiederum in den niederen Gruppen an die Zoosporenbildung (Bryopsis, Codium usw.). Meistens bieten aber doch die Eibildungen sehr viel mehr Eigenartiges.

Sphaeroplea schneidet noch die Eier aus dem Protoplasma so heraus, wie wir es für die Zoosporenbildung geschildert haben. Die Eier ballen sich dann zu Kugeln und lassen vorn den Empfängnisfleck erkennen. Beim Aufteilen des Protoplasmas entfallen meistens mehrere Kerne auf ein Ei (Fig. 9) und diese bleiben wenigstens nach Klebahn auch bis zur Befruchtung erhalten. Bei der Befruchtung selber dürfte nur ein Spermatozoid eindringen und mit einem der Eikerne verschmelzen, während die anderen zugrunde gehen.

Bei den Vaucherien (Fig. 10) hat die junge Oogoniumanlage eine außerordentlich große Anzahl von Kernen. Die Eizelle aber (Fig. 10) hat nur einen einzigen Kern. Zunächst sind alle Kerne im jungen Oogon gleich. Bald aber hebt sich einer von ihnen durch seine Größe von den übrigen ab. Er wird mit etwas hellem Protoplasma gegen den Schnabel des Oogoniums hin geschoben. Die übrigen Kerne aber wandern aus der Oogoniumsanlage heraus in den Faden zurück (Fig. 10). Erst wenn das geschehen ist, wird sie durch eine Querwand von dem Tragfaden abgegliedert. Eine glashelle Plasmamasse hat sich inzwischen an der Spitze des Oogoniums angesammelt, ein Tröpfchen derselben tritt aus der aufquellenden Wand heraus. Dies aber enthält keinen Kern und darf deshalb nicht mit einem Richtungskörper verglichen werden.

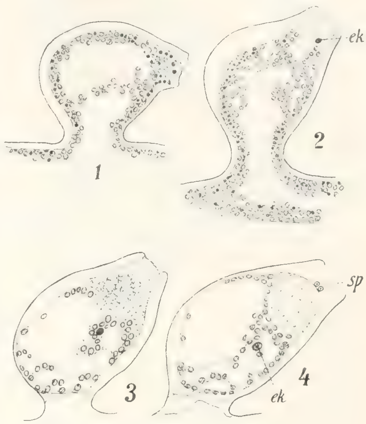


Fig. 10. Eibildung bei Vaucheria. 1 u. 2 Kerne in der Auswanderung begriffen. 3 Oogon abgegliedert, 4 geöffnet. ek Eikern, k auswandernde Kerne, sp Spermatozoiden.

Grundverschieden von solcher Oogonentwickelung ist diejenige bei Coleochaete. Wir berichten darüber Bd. I S. 137. Eine Teilung an dem Eikern ist nicht nachweisbar (vgl. Fig. 5).

Bei den Florideen verlaufen die Dinge ganz ähnlich, nur mit dem bekannten Unterschiede, daß hier eine spontane Oeffnung an dem Hals resp. der Trichogyne nicht wahrgenommen wird. Mehrere Autoren (Wolfe, Yamanouchi, u. a.) geben zwei Kerne in dem Carpogon der Florideen an. F. Walter aber, der die Sache nachprüfte, konnte nur einen Kern finden.

Nichts Besonderes bietet scheinbar die Oogonentwickelung in der Gattung Fucus. Die Oogonien werden durch eine Querwand von dem Stiel abgegliedert. Bei der dieser Wandbildung voraufgehenden Mitose wird plötzlich die Chromosomenzahl auf die Hälfte herabgesetzt. Der primäre Kern des jungen Oogons zerfällt durch sukzessive Mitose in acht. Dann erst wird die Protoplasmamasse

in acht Eizellen aufgeteilt, die durch zarte Zellwände voneinander getrennt sind. Die sehr eigenartige Ausstoßung jener Gebilde steht I, 162 zu lesen.

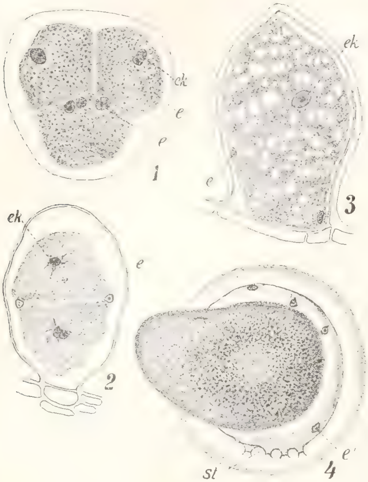


Fig. 11. Eibildung. 1 Ascophyllum. 2 Pelvetia. 3 u. 4 Himanthalia. ek Eikern, e′ reduzierte Eier.

Die übrigen Fucaceen entwickeln weniger als acht Eier in einem Oogonium. Die Entwickelung nimmt anfänglich genau denselben Verlauf wie bei Fucus, d. h. es werden durch Mitose 8 Kerne gebildet. Sollen 4 Eier entstehen (Ascophyllum), so sammelt sich das ganze Protoplasma in 4 Portionen um 4 Kerne. Die 4 restierenden aber, nur mit Spuren von Protoplasma umhüllt, sind nicht entwickelungsfähig (Fig. 11). Pelvetia bildet 2 Eier im Oogon, dann werden 6 Kerne ausgeschieden (Fig. 11). Bei Himanthalia endlich wie auch bei allen Vertretern der ganzen Cystosira-Reihe, auch bei Sargassum (Nienburg), entwickelt sich nur ein Ei (Fig. 11) Es werden demgemäß 7 Kerne unbrauchbar.

Die überzähligen Kerne sind alle von etwas Protoplasma umgeben. Sie als Richtungskörper denjenigen der tierischen Eier gleich zu setzen, geht wohl kaum an, sie müssen wohl als reduzierte Eizellen aufgefaßt werden, die deutlich den Weg anzeigen, den die extrem entwickelte Oogamie genommen hat.

Bei den Conjugaten spielt sich vor der Befruchtung in den Gameten nichts Besonderes ab; bei den Diatomeen dagegen zerfällt bei vielen Formen der Inhalt der kopulierenden Zellen in zwei Gameten (Fig. 12). In jedem derselben findet dann noch einmal eine Kernteilung statt, derart, daß ein Groß- und ein Kleinkern entsteht (Fig. 12). Der Kleinkern geht zugrunde, der

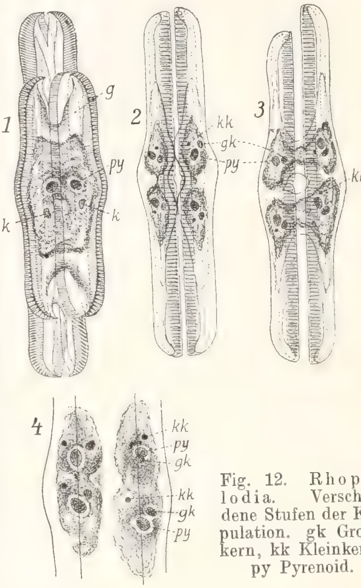


Fig. 12. Rhopalodia. Verschiedene Stufen der Kopulation. gk Großkern, kk Kleinkern, py Pyrenoid.

Großkern kopuliert mit dem gleichnamigen Organ des gegenüberliegenden Gameten (Fig. 12). In anderen Fällen (Surirella) wird in jeder Mutterzelle nur ein Gamet gebildet, dieser hat erst einen, dann 4 Kerne, 3 davon werden zu Kleinkernen, einer bleibt Großkern und verschmilzt mit dem gleichnamigen Kern des korrespondierenden Gameten. Karsten wies neuerdings nach, daß beim ersten Teilungsschnitt jener Kerne eine Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte eintritt.

Befruchtung: Im allgemeinen (Ausnahme: Vaucheria) vereinigen sich Gameten von verschiedenen Individuen miteinander. Durch Massenentleerungen, die an gewisse Tageszeiten, ja gelegentlich an gewisse Tiden gebunden sind (Kuckuck, Hoyt) wird solche Fremdbefruchtung gesichert. Das massenhafte Hinstürmen auf die Eier von Ectocarpus, Fucus usw. dürfte durch Chemotaxis bewirkt werden.

Die Vereinigung der Gameten miteinander erfolgt unter unruhiger Bewegung des Protoplasmas am Empfängnisfleck oder an der ganzen Oberfläche.

Ist eine Vereinigung der Protoplasmamassen beider Gameten erfolgt, so findet ganz allgemein ein Abschluß der Eizellen gegen die Außenwelt statt. Während dieser Zeit wandern die Kerne der Isogameten aufeinander zu. Wo Eizellen in typischer Weise ausgebildet sind, wird der Eikern vom Spermakern aufgesucht. Das geht meistens wohl rasch, z. B. braucht der Spermakern vom Fucus nur 5 Minuten, um zum Eikern zu gelangen. Die Vereinigung beider Kerne findet dann in derselben Weise statt wie bei anderen Pflanzen und Tieren.

6. Keimung. An den Zygoten kann man dann zwei Typen unterscheiden. Die Zygoten der Meeresalgen, darunter auch diejenigen der Siphoneen, erhalten eine relativ dünne Haut und keimen fast immer sofort zu einer neuen Pflanze aus.

Die Süßwasserformen dagegen umgeben ihre Zygoten mit einer ungemein derben Haut und speichern eine außerordentliche Menge von Stoffen. Ein eigenartig ziegelroter Farbstoff tritt in die Erscheinung. Das alles hängt wahrscheinlich zusammen mit dem Umstande, daß die Süßwasseralgen vielfach der Austrocknung unterworfen sind, die derben Häute schützen sie gegen Verdunstung, die rote Farbe scheint einen Lichtschutz auszuüben.

Aus der keimenden Zygote geht bei allen braunen und grünen Meeresalgen, außerdem bei Ulothrix, Vaucheria usw. durch direktes Auswachsen eine neue Pflanze hervor. Bei anderen Formen dagegen treten aus der Zygote zunächst Zoosporen hervor. Das ist bekannt bei Oedogonium und noch augenfälliger bei Coleochaete, bei welcher (I, 137) ja viele Schwärmer einem eigentümlichen Komplex fester Zellen entschlüpfen. Bei der ersten Teilung der Oospore, die zu jener Schwärmerbildung führt, dürfte eine Reduktionsteilung einsetzen.

Solche ist dann bei den Desmidiaceen und Zygnemeen sicher. Bei Cosmarium und Closterium entstehen aus der Zygote 2 Keimlinge. Trotzdem werden bei der Teilung zunächst 4 Kerne gebildet. In jeden Keimling treten 2 ein (Fig. 13), aber je ein Kern geht zugrunde. Bei Spirogyra gehen nach Tröndle auch aus dem Verschmelzungskern der Zygote (Fig. 13) 4 Kerne hervor. Aber 3 von ihnen schwinden (Fig. 13), während einer den Kern des einzigen Keimlings darstellt. Auch hier ist beim ersten Teilungsschritt heterotypische Mitose nachgewiesen.

Bei den Florideen ist die Sache wieder anders. Die sporogenen Fäden, welche aus der Zygote hervorgehen sind bezüglich Größe, Wachstum und Ernährung unendlich verschieden (I, 163 ff.), im Prinzip aber bleibt immer die Tatsache bestehen,

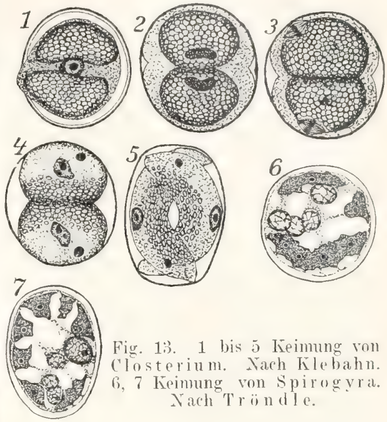


Fig. 13. 1 bis 5 Keimung von Closterium. Nach Klebahn. 6, 7 Keimung von Spirogyra. Nach Tröndle.

daß aus der Zygote ein Pflänzchen entsteht, das sich wenigstens teilweise auf Kosten der Mutterpflanze ernährt. Das gleicht den Erscheinungen bei den Moosen. Die Dinge ähneln sich auch darin, daß die sporogenen Fäden naturgemäß die doppelte Chromosomenzahl haben, wie die Mutterpflanze. Ein Unterschied gegenüber den Moosen besteht aber insofern, als bei der Bildung der Carposporen aus den sporogenen Fäden keinerlei Chromosomenreduktion einsetzt.

7. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane nebeneinander. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane sind nebeneinander vorhanden z. B. bei den Volvocales, Ulotrichales wie auch bei zahlreichen Phaeosporeen (speziell Ectocarpus). Im allgemeinen produzieren die gleichen Individuen beiderlei Organe und zwar so, daß zuerst die Zoosporen, später die Gameten entstehen.

In manchen Gattungen z. B. bei Vaucheria sind nun einige Arten im Besitz von Zoosporen, andere Arten dagegen entbehren dieselben vollständig und das leitet hinüber zu denjenigen Grünalgen, welche ausschließlich Gameten für ihre Fortpflanzung verwenden. Dahin gehört z. B. Cylindrocapsa, Dasycladus, Acetabularia, Bryopsis, Codium, Chara usw. Diesen reihen sich die Fucaceen glatt an.

Im schärfsten Gegensatz aber zu diesen stehen wieder die Cutleriaceen und Dictyotaceen. Hier haben wir eine ausgiebige Entwickelung von ungeschlecht-

lichen Fortpflanzungsorganen neben den geschlechtlichen. Die sexuelle Generation der Cutleria ist von der ungeschlechtlichen (Aglaozonia) in ihrer äußeren Form radikal verschieden (I, S. 154). Bei Dictyota dagegen ist die Ausgestaltung der „Tetrasporen" tragenden Pflanzen genau dieselbe, wie diejenige, welche Antheridien produzieren. Da ♀ und ♂ Exemplare scharf geschieden sind, gibt es also drei nur in ihren Produkten verschiedene Individuen, — ungeschlechtliche, männliche und weibliche. Die Aussaat der Tetrasporen ergibt (Hoyt) nur Sexualpflanzen (♀ und ♂ zu gleichen Teilen), die Aussaat der Zygoten liefert nur Tetrasporenpflanzen.

Dasselbe ist für zahlreiche Florideen vielfach vermutet und neuerdings für einige von Lewis bewiesen worden. Die Carposporen liefen immer Pflanzen, die Tetrasporen erzeugen. Letztere produzieren Sexualpflanzen und zwar auch männliche und weibliche zu gleichen Teilen.

Vereinzelt treten bei diesen Florideen Tetrasporen auf Sexualpflanzen auf. Die Sache bedarf der Untersuchung. Bekannt ist aber seit langem, daß viele Nemalionales und Cryptonemiales (I, S. 166) nur geschlechtliche Fortpflanzungsorgane besitzen, während Batrachospermum u. a. Monosporen auf dem Vorkeim produzieren.

Besitzen nun die Algen einen Generationswechsel? Bei den niederen Formen kann man davon um so weniger reden, als die geschlechtliche oder ungeschlechtliche Fortpflanzung ja beliebig induziert werden kann (s. unten „Physiologie der Fortpflanzung"). Die Frage kann aber sehr wohl gestellt werden z. B. für Oedogonium und Coleochaete. Hier kann man alle Fäden als den Gametophyten, den Komplex der zoosporenbildenden Zellen als den Sporophyten bezeichnen und das um so leichter, als ja bei Bildung der Zoosporen aus der Zygote von Coleochaete eine Reduktion der Chromosomenzahl eintritt, so daß man von einer x-(haploid) und einer wenn auch kleinen 2 x-(diploid) Generation reden darf.

Bei den Dictyotaceen herrscht kein Zweifel. Die haploiden Geschlechtspflanzen stellen den Gametophyten dar, die Zygote ist diploid und ebenso der aus ihr entwickelte Sporophyt — die Tetrasporenpflanze. Reduktion der Chromosomenzahl bei der Bildung der Tetrasporen, die dann wieder den haploiden Gametophyten liefern.

Das alles kann auf die Florideen übertragen werden, nur kompliziert sich hier die Sache, weil die sporogenen Fäden mit den Carposporen in den Gang der Entwickelung eingeschaltet werden. Diese sind diploid, und diploid ist auch die aus den Carposporen hervorgehende Tetrasporenpflanze. So käme man zu der viel vertretenen Annahme, daß der Sporophyt gebildet werde von zwei Bestandteilen: den sporogenen Fäden und der Tetrasporenpflanze. Ich kann mir auch heute noch nicht ganz vorstellen, daß diese Meinung richtig sei. Ich warte erst einmal ab, was die Untersuchung bei den Tetrasporenlosen Florideen ergibt und weise u. a. auf Fucus hin, welcher die Reduktion bei Beginn der Oogonbildung vollzieht. Da wäre also die große Fucuspflanze der Sporophyt, der Gametophyt wäre auf das Oogon reduziert. Das kann man annehmen, wenn man will. Ich tue es nicht, glaube vielmehr, daß die Reduktionsteilung mit dem Generationswechsel nichts zu tun habe. Sie ist vielleicht aus anderen Gründen eine Notwendigkeit, die Pflanze aber nimmt sie vor, dort wo Teilungen rasch aufeinander folgen — einmal in den Oogonien, ein ander Mal in den Tetrasporangien usw.

Literatur. ***Oltmanns**, Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904.* — ***W. D. Hoyt**, Alternation of generations and sexuality in Dictyota dichotoma. Botanical Gaz.* **49**, *55 bis 57, 1910.* — ***S. Yamanouchi**, The life history of Polysiphonia. Bot. Gaz.* **42**, *401 bis 449, 1906.* — ***P. Kuckuck**, Neue Untersuchungen über Nemoderma Schousboe. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland, Bd.* 5, *1904.* — ***I. F. Lewis**, The life history of Griffithsia Bornetiana. Annals of Botany* **23**, *639 bis 690, 1909.* — ***Derselbe**, Alternations of Generations in certain Florideae. Bot. Gaz.* **53**, *236.* — ***Derselbe**, Periodicity in Dictyota at Napels. Bot. Gaz.* **50**, *59 bis 64, 1910.* — ***W. Nienburg**, Die Oogonenentwickelung bei Cystosira und Sargassum. Flora,* **101**, *167, 1910.* — ***Rigg and D. Annie Dalgity**, A Note on the Generations of Polysiphonia. Bot. Gaz.* **54**, *164, 1912.* — ***N. Svedelius**, Ueber den Generationswechsel bei Delesseria sanguinea. Svensk Botanisk Tiftskrift* 5, *260 bis 324, 1911.*

Oltmanns.

b. Pilze.

1. Ungeschlechtliche Fortpflanzung. 2. Formen der geschlechtlichen Fortpflanzung. 3. Entwickelung der Gameten. 4. Weiteres Verhalten der Zygote.

Im Gegensatz zu den Algen herrscht bei den Pilzen entsprechend ihrer Lebensweise außerhalb des Wassers die Bildung von unbeweglichen Fortpflanzungszellen vor.

1. Ungeschlechtliche Fortpflanzung. Zoosporen finden wir nur bei Vertretern der Phykomyceten, nämlich bei den Chytridineen, Monoblepharideen, Saprolegnieen und einem Teile der Peronosporeen. Abgesehen vom Fehlen der Chromatophoren, Pyrenoide und des Augenfleckes stimmen sie sowohl

in bezug auf ihre Entwickelung als auch in ihrem Baue der Hauptsache nach mit den Zoosporen der Algen überein. Die Zelle, aus der sie hervorgehen, das Zoosporangium, ist entweder zuerst einkernig und erfährt dann Kernteilungen (für gewisse Chytridineen wird auch Kernknospung angegeben), oder sie ist von Anfang an vielkernig. Durch Auftreten von Spalten und Klüften wird dann das Protoplasma in mehr oder weniger zahlreiche einkernige Portionen geteilt, von denen jede zu einer Zoospore wird.

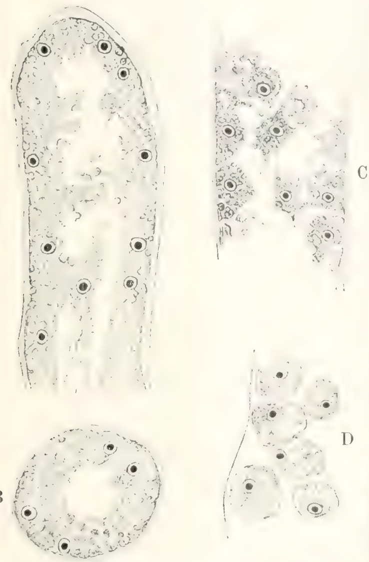


Fig. 1. Entwickelung der Zoosporen von Saprolegnia. Nach Davis.

Figur 1 zeigt diesen Hergang für Saprolegnia. In A finden wir ein junges Zoosporangium, dessen wandständiges Protoplasma eine größere Zahl von Kernen enthält. Durch Spalten, die von innen her eindringen (Querschnittsbild B), werden nun in diesem Wandbelag einkernige Sporenanlagen voneinander abgegrenzt. Diese bleiben anfänglich außen noch in gegenseitiger Verbindung und werden infolge von Anschwellung wieder eine Zeitlang undeutlich; dann kontrahieren sie sich, trennen sich voneinander (C) und runden sich ab (D). Schließlich wachsen die Geißeln aus ihnen hervor. — Bei Synchytrium führt die Zerklüftung des Protoplasmakörpers zunächst zur Bildung eines Sporangiensorus (VII, 884, Fig. 4) und erst in dessen Einzelsporangien erfolgt der Zerfall in Zoosporen.

Die reifen Zoosporen (Bd. VII, Artikel „Pilze“, Fig. 6A, 7A, 9a, 10, 13C) werden durch Verquellen einer oder mehrerer scharf umschriebener Stellen der Zoosporangiumwand, manchmal durch einen besonderen schlauchförmigen Fortsatz (VII, 883, Fig. 1), entleert, mitunter sind sie anfänglich noch von einer Blase umschlossen. Sie besitzen bald eine einzige Geißel, bald deren zwei, die endständig oder seitlich inseriert sein können. Bei Myrioblepharis (die man zu den Monoblepharideen rechnet) tritt der Inhalt des Zoosporangiums aus und teilt sich dann in vier Zoosporen, die an ihrer ganzen Oberfläche mit Geißeln besetzt sind; wir können dieselben wie die der Alge Vaucheria als Synzoosporen betrachten. Manche Zoosporen machen einen zweimaligen Schwärmzustand durch. Diese sogenannte Diplanie ist im Artikel „Pilze“ bei den Saprolegnieen näher beschrieben.

Schon bei gewissen Saprolegnieen (Aplanes) kommt es vor, daß die Zoosporen, statt auszutreten, sich sofort mit einer Membran umgeben. Ausschließliche Regel ist diese Bildung membranumgebener Sporen in den Sporangien der Mucorineen (VII, 890, Fig. 16 bis 18) und Endogoneen. Die Entwickelung dieser Sporen verläuft der Hauptsache nach ebenso wie die der Zoosporen, d. h. es handelt sich auch hier um eine Zerklüftung des Protoplasmas:

Bei Pilobolus beginnt die Sporendifferenzierung damit, daß in dem vakuoligen Protoplasma, welches zahlreiche gleichmäßig verteilte Kerne enthält, größere eckige Vakuolen auftreten, die sich mit den benachbarten zu Spalten verbinden, während gleichzeitig auch von der Peripherie her Furchen gebildet werden (Fig. 2).

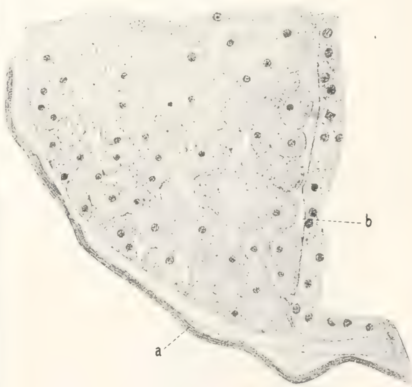


Fig. 2. Partie aus der Basis eines jungen Sporangiums von Pilobolus mit beginnender Zerklüftung des Protoplasmas. a Sporangiumwand, b die Stelle, in der später die Columellamembran angelegt wird. Nach Harper.

Dadurch wird das Protoplasma, zunächst ganz ohne Rücksicht auf die Lage der Kerne, in mehrkernige Ballen zerlegt; diese zerklüften sich dann weiter bis schließlich ein- oder wenigkernige Portionen, die sogenannten Protosporen, entstehen. Letztere vergrößern sich nun und erfahren mehrere Kernteilungen, dann zerfallen sie wieder in kleinere Ballen bis schließlich zweikernige ellipsoidische Sporen gebildet sind, die sich alsbald mit einer Membran umgeben. — Bei Sporodinia grandis und Endogone pisiformis ist der Vorgang insofern abgekürzt, als die mehrkernigen Ballen, welche durch die erste Zerklüftung entstehen, direkt zu Sporen werden (VII, 890, Fig. 16).

Bei Mucor und Verwandten werden die Sporen durch Zerfließen der Sporangiumwand frei, während bei Pilobolus das ganze Sporangium abgeschleudert wird.

Die unter den Pilzen verbreitetste Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung besteht in der Bildung von Sporen durch Abschnürung. Sie geht meist in der Weise vor sich, daß das Endstück eines Hyphenzweiges durch eine Querwand abgegrenzt wird, sich dann abrundet und ablöst oder abgeworfen wird. Die so entstandenen Sporen nennt man Conidien und der Hyphenast, auf dem sie entstehen, wird als Conidienträger bezeichnet. Dabei zeigen sich im einzelnen die mannigfaltigsten Verhältnisse, für die wir auf den Artikel „Pilze" verweisen. Man faßt die Conidien auf als Sporangien, die sich auf eine einzige Spore reduziert haben; tatsächlich lassen sich denn auch Uebergangsformen sowohl zwischen den Zoosporangien und den Conidien, als auch zwischen den Sporangien mit membranumgebenen Sporen und den Conidien nachweisen, ersteres bei den Peronosporeen, letzteres bei den Mucorineen (vgl. den Artikel „Pilze").

An die Conidienbildungen schließen sich auch jene Reproduktionsformen an, welche im wesentlichen in einer Zergliederung des Mycels bestehen: Gemmen, Chlamydosporen, Oidien, Sproßmycelien.

2. Formen der geschlechtlichen Fortpflanzung. Für viele der einfachsten Pilzformen unter den Chytridineen, speziell für sämtliche Synchytriaceen und Cladochytriaceen ist eine geschlechtliche Fortpflanzung nicht bekannt. — Bewegliche Gameten, wie sie bei den Algen so häufig auftreten, findet man nur bei einzelnen Phykomyceten: für gewisse Chytridineen ist das Vorkommen einer Paarung von zwei gleichgestalteten eingeißeligen Gameten beobachtet und bei Monoblepharis entsteht in einem Oogonium eine Eizelle, die durch ein eingeißeliges Spermatozoid befruchtet wird (Bd. VII, S. 886, Fig. 9). — In allen übrigen Fällen — und solche gibt es schon bei den Chytridineen — besitzen die Gameten keine Bewegungsorgane. Ihre Vereinigung wird dadurch ermöglicht, daß sie entweder in zwei nebeneinanderliegenden Zellen derselben Hyphe entstehen oder dadurch, daß die Zellen, in denen sie enthalten sind, miteinander in Berührung treten. Dabei sind diese Zellen einander in Größe und Form wesentlich gleich bei den Zygomyceten (VII. 891, Fig. 20), Eremascus (VII, 895, Fig. 28) und manchen Saccharomycetaceen (VII, 897, Fig. 32), den Ustilagineen und Uredineen (s. unten Fig. 12). Indes kommen schon in diesen Gruppen Fälle von deutlicher Ungleichheit der kopulierenden Zellen vor, wir erinnern an Zygorhynchus und namentlich an Endogone (VII, 892, Fig. 23). Ausgesprochene Oogamie findet man bei gewissen Ancylisteen (VII, 884, Fig. 5), vor allem aber begegnet man ihr bei den Peronosporeen (s. unten Fig. 5) und Saprolegnieen (VII, 887, Fig. 11). Hier erfolgt durch einen Befruchtungsschlauch ein Uebertritt von männlichen Geschlechtskernen aus dem Antheridium in das Ei. Aehnliche Verhältnisse treffen wir bei einer Reihe von Ascomyceten: das Antheridium tritt, oft durch Vermittlung eines Trichogyns, mit dem weiblichen Sexualorgan, dem Archicarp oder Carpogon in offene Verbindung und läßt seinen Kern oder seine Kerne in letzteres hinüberwandern (VII, 897, Fig. 34 und 902 Fig. 43). An die Verhältnisse der Florideen erinnert die Ausbildung der Sexualorgane bei den Laboulbeniaceen, wo sich kleine membranumgebene männliche Geschlechtszellen (Spermatien) an das dem weiblichen Geschlechtsapparat aufsitzende Trichogyn anlegen (VII, 910, Fig. 57).

Bei anderen Ascomyceten unterbleibt die Ausbildung von Antheridien und männlichen Geschlechtszellen. In diesen Fällen erfolgt der Geschlechtsakt durch paarweises Zusammentreten von Kernen des weiblichen Sexualorganes, es liegt also hier die Erscheinung vor, für die Winkler den Ausdruck Parthenomixie verwendet. Einen solchen Fall stellt Figur 3 für Humaria granulata dar, wo sich an das blasige Archicarp (arch) weder in früheren noch in späteren Stadien ein Antheridium anlegt.

Eine andere Form der Reduktion der Sexualorgane (die mit Parthenomixie Hand in Hand gehen kann) besteht darin, daß die Zellen, in denen die Geschlechtskerne enthalten sind, sich äußerlich in keiner Weise von vegetativen Zellen unterscheiden lassen (Pseudomixie). Nach neueren Beobachtungen kann dies mit Funktionsverlust und Degeneration von anfänglich vorhandenen Sexualorganen verbunden sein So wird bei Polystigma rubrum (Fig. 4)

ein Archicarp (arch) angelegt, das aber später zugrunde geht, während die sexuelle Kernvereinigung in benachbarten vegetativen Zellen (z) erfolgt.

Es ist eine interessante Tatsache, daß gerade bei den höchst organisierten Pilzen solche Rückbildungen der Geschlechtsorgane Regel sind. Wohl aus diesem Grunde ist es für viele höhere Ascomyceten und sämtliche Autobasidiomyceten bisher überhaupt nicht gelungen, festzustellen, wo sich der Sexualakt abspielt.

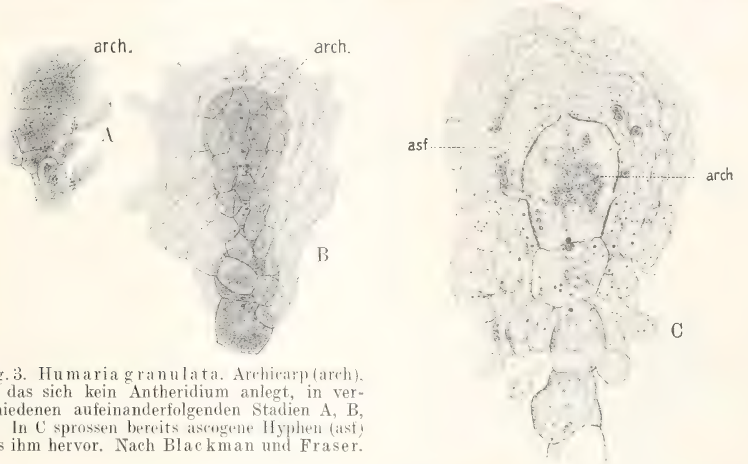


Fig. 3. Humaria granulata. Archicarp (arch), an das sich kein Antheridium anlegt, in verschiedenen aufeinanderfolgenden Stadien A, B, C. In C sprossen bereits ascogene Hyphen (asf) aus ihm hervor. Nach Blackman und Fraser.

Von den letztbesprochenen Fällen ist die Parthenogenesis, d. h. die Weiterentwickelung von Gameten, die nicht kopuliert haben, wohl zu unterscheiden. Hierher rechnet man z. B. die Entstehung der Oosporen bei denjenigen Saprolegnieen, welche keine Antheridien ausbilden (VII, 888), ferner auch in vielen Fällen die Entstehung der Asci bei den Endomycetaceen (VII, 896) und Saccharomycetaceen (VII, 897).

3. Entwickelung der Gameten. Für die mit Geißeln versehenen Gameten liegen bisher keine genaueren Untersuchungen vor, allein es unterliegt kaum einem Zweifel, daß ihre Entwickelung derjenigen der Zoosporen entspricht. Ausführlichere Besprechung erfordern dagegen die Fälle, in welchen die Gameten nicht als bewegliche Zellen austreten:

Bei Basidiobolus, Eremascus, den Erysiphaceen u. a., bei den Ustilagineen und Uredineen gehen aus einkernigen Zellen einkernige Gameten hervor. Als einzige Komplikation bei ihrer Entstehung kann es vorkommen, daß der Ausbildung der Ga-

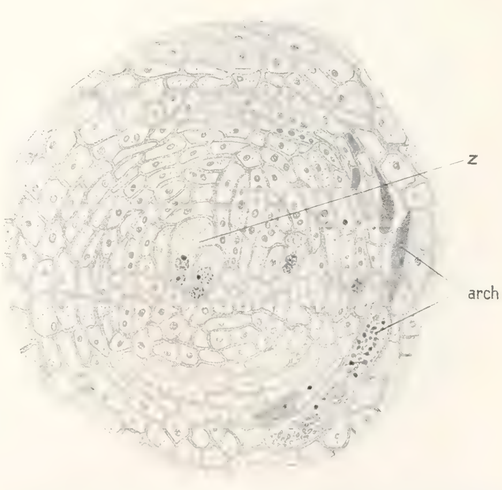


Fig. 4. Polystigma rubrum. arch Degenerierendes Archicarp; z benachbarte vegetative Zellen, in denen das Zusammentreten der Sexualkerne erfolgt. Nach Blackman und Welsford.

meten noch eine Kernteilung vorangeht; von den beiden Tochterkernen wird dann der eine ausgeschaltet (vgl. z. B. Basidiobolus, VII, 893).

In anderen Fällen sind dagegen die beim Sexualakte verschmelzenden Protoplasmakörper ihrer Anlage nach vielkernig. Sie können dabei auch bis zuletzt vielkernig bleiben, ja sogar ihre Kerne noch durch Teilung vermehren; es finden dann auch dementsprechend beim Sexualakte zahlreiche gleichzeitige Kernpaarungen statt. Derartige vielkernige Protoplasmakörper betrachtet man als Komplexe von einkernigen Gameten und nennt sie Coenogameten; sie entsprechen der Gesamtheit der in einem Gametangium enthaltenen Einzelgameten und lassen sich phylogenetisch vielleicht auch von solchen ableiten. Es kann jedoch auch vorkommen, daß aus vielkernigen Anlagen unter Degeneration von Kernen schließlich einkernige Eizellen entstehen. Diese verschiedenen Modifikationen sollen nun an einigen Beispielen erläutert werden:

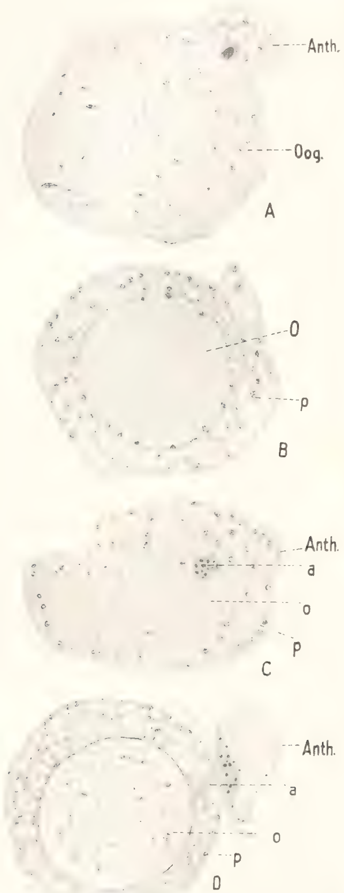


Fig. 5. Entwickelung der Coenogameten und Befruchtung bei Albugo Portulacae. Anth Antheridium; Oog Oogonium; O Eizelle; p Periplasma; a Befruchtungsschlauch, in C ist durch den Schnitt sein Zusammenhang mit dem Antheridium unterbrochen, in D sind nur noch seine Reste sichtbar. Nach Stevens.

Besonders instruktiv sind die Peronosporeen: Typische Coenogameten finden wir in dieser Familie bei Albugo Bliti und A. Portulacae. Sowohl im Antheridium als im Oogonium trifft man hier anfänglich im Protoplasma gleichmäßig verteilte Kerne (Fig. 5A). Im Oogonium erfolgen nun Umlagerungen, die dazu führen, daß sich in der Mitte eine dichte kernfreie schaumige Cytoplasmamasse ansammelt, während sämtliche Kerne an die Peripherie rücken. Die zentrale Cytoplasmamasse stellt die spätere Eizelle dar, während die periphere Partie als Periplasma bezeichnet wird. Hierauf teilen sich die Kerne, und von ihren Tochterkernen wandern die einen in die Eizelle ein. Der Beginn dieses Vorganges ist in Figur 5B zu sehen. So enthält schließlich die Eizelle eine Mehrzahl von Kernen (Fig. 5C), die dann eine zweite Teilung durchmachen. Die übrigen Kerne verbleiben im Periplasma, wo sie zugrunde gehen. Während dieser Vorgänge erfolgen auch im Antheridium zwei Kernteilungen. Dann tritt durch den Befruchtungsschlauch eine größere Zahl dieser männlichen Kerne in die Eizelle über (Fig. 5C) und es findet paarweise Verschmelzung derselben mit den Eikernen statt (Fig. 5D). Genau ebenso verlaufen die ersten Stadien der Gametenentwickelung bei Albugo Tragopogonis; allein hier gehen von den aus dem Periplasma in die Eizelle einwandernden Kernen schließlich alle bis auf einen einzigen zugrunde; die Eizelle ist also im Zeitpunkte der Befruchtung einkernig: aus dem Coenogameten ist eine einfache Eizelle hervorgegangen. Dasselbe wird auf etwas anderem Wege erreicht bei Albugo candida (VII, 889, Fig. 15), wo aus der anfänglich mehrkernigen Eizelle alle Kerne bis auf einen ins Periplasma auswandern, und bei Peronospora und Pythium, wo von den mehr oder weniger zahlreichen Oogoniumkernen von vornherein nur einer in das Ei eintritt. In allen diesen Fällen kommt bei der Befruchtung natürlich auch nur ein einziger männlicher Kern zur Verwendung, alle übrigen degenerieren entweder nach ihrem Uebertritt in das Ei oder bleiben im Antheridium.

Auch bei den Saprolegnieen werden ursprünglich Coenogameten angelegt, aus denen dann einkernige Eizellen hervorgehen; nur spielt sich dieser Vorgang anders ab als bei den Peronosporeen. Im Oogonium degenerieren von dem anfänglich gleichmäßig vielkernigen Protoplasmakörper die inneren Partien, so daß nur noch ein

Wandbelag mit wenigen Kernen übrigbleibt (Fig. 6A). Hierauf teilen sich diese Kerne





Fig. 6. Eientwickelung von Saprolegnia monoica. A Junges Oogon mit Wandbelag im Längsschnitt, B, C, D Partien aus diesem Wandbelag in verschiedenen Stadien der Ansammlung. c Kerne mit Zentralkörpern, d degenerierende Kerne. Nach Claussen.

einmal, aber ihre Tochterkerne gehen der Mehrzahl nach zugrunde (Fig. 6B), so daß schließlich nur noch eine relativ geringe Zahl von solchen (mitunter sogar nur ein einziger) vorhanden ist. Um diese Kerne sammelt sich dann das wandständige Protoplasma an (Fig. 6C). Haben diese Ansammlungen eine gewisse Größe erreicht, so trennen sie sich voneinander (Fig. 6D) und jede derselben rundet sich zu einer einkernigen Eizelle ab. Auch das Antheridium enthält von Anfang an mehrere Kerne, diese machen gleichzeitig mit denen des Oogons eine Teilung durch. Bei der Befruchtung tritt je einer derselben in die Eizellen über.

Bei den Mucorineen sind die miteinander verschmelzenden Zellen ebenfalls Coenogameten, da sie anfänglich sehr zahlreiche kleine Kerne führen. Ueber das Verhalten der letzteren bei der Kopulation gehen die Angaben auseinander: Nach den einen Beobachtern bleiben in jedem Coenogameten bis zuletzt zahlreiche oder jedenfalls mehr als ein Kern bestehen und dementsprechend erfolgt auch eine mehrfache Kernpaarung; nach anderen tritt in jedem Coenogameten ein großer Kern auf, während die übrigen, kleineren schließlich degenerieren; die Paarung würde daher nur zwischen zwei Kernen erfolgen. Letzterer Fall tritt auch bei Endogone ein, wo die nicht zur Verwendung kommenden Kerne in den Suspensor zurückgezogen werden (vgl. VII, 892. Fig. 23).

Coenogameten kommen auch bei den Ascomyceten (aber nicht bei allen) vor. So enthält das Antheridium und das Archicarp von Pyronema confluens (Fig. 7) einige hundert Kerne, von denen einige zugrunde gehen, die übrigen aber beim Sexualakt paarweise zusammentreten.

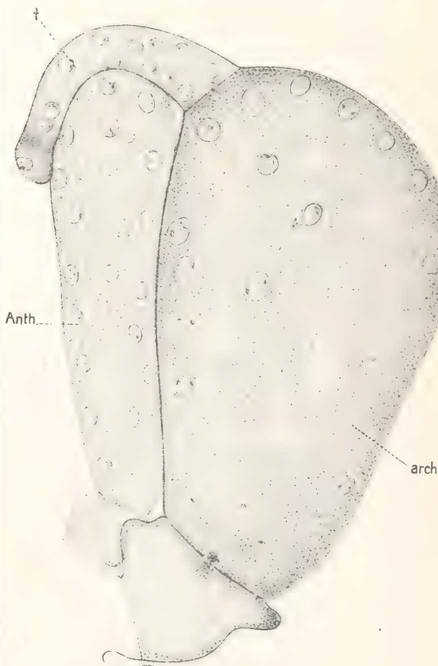


Fig. 7. Pyronema confluens. Antheridium (Anth) und Archicarp (arch) mit Trichogyn (t). Nach Claussen.

4. **Das weitere Verhalten der Zygote** ist ein sehr verschiedenartiges. Bei den Phykomyceten erhält sie meist eine dicke Membran, speichert Reservestoffe auf und wird zur Dauerspore. Die Sexualkerne verschmelzen dabei gewöhnlich nicht sofort; mitunter (Endogone) dürfte dies sogar erst kurz vor der Keimung der Zygote erfolgen. Schließlich entsteht aber immer in der letzteren ein diploider Kern. Die Reduktionsteilung desselben ist bisher noch nirgends sicher gesehen worden, doch sprechen einzelne Beobachtungen dafür, daß sie sich in der keimenden Zygote vollzieht. Wir haben es also hier mit Vorgängen zu tun, wie sie uns auch bei den Conjugaten und Chlorophyceen entgegentreten.

Ganz anders gestalten sich die Verhältnisse bei den Ascomyceten. Die Zygote macht hier keinen Ruhezustand durch, sondern erfährt sofort eine Weiterentwickelung. Diese gestaltet sich noch relativ einfach bei den Protascineen, z. B. Endomyces Magnusii (VII, 896): Nach Aufnahme des männlichen Gameten und Verschmelzung der Sexualkerne schwillt der weibliche Gamet, jetzt zur Zygote geworden, stark an und verwandelt sich in einen Ascus. Weit komplizierter verläuft der Hergang bei den typischen Ascomyceten: Hier wachsen sofort nach der Vereinigung der Gameten aus dem Archicarp (Fig. 8 og) die sogenannten ascogenen Hyphen (Fig. 8 asf) hervor. Für Pyronema confluens (über welches man die Details im Bd. VII, 897 u. 898 nachlesen möge) ist ferner nachgewiesen, daß die Sexualkerne vorerst nicht verschmelzen, sondern zu Paaren verbunden bleiben, die unter wiederholten Teilungen in diese ascogenen Hyphen einwandern (Fig. 8). An letzteren entstehen dann die Asci. Jeder junge Ascus erhält ein Kernpaar (Fig. 9 B) und dieses verschmilzt erst hier zu einem diploiden Kern (Fig. 9 C).

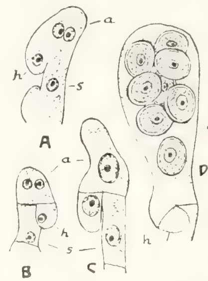


Fig. 9. Entstehung des Ascus aus dem Ende einer ascogenen Hyphe. A bis C Pyronema confluens. D Ascodesmis. Nach Harper und Claussen.

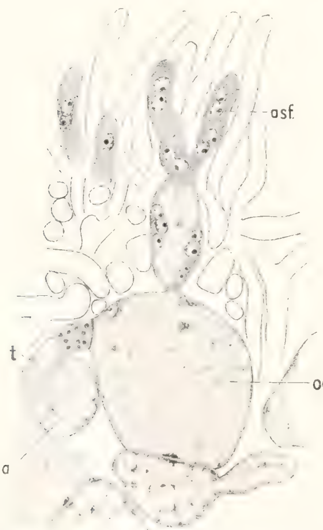


Fig. 8. Pyronema confluens. Archicarp (og) mit einer der ascogenen Hyphen (asf), in welche die Kernpaare eingewandert sind. Nach Claussen.

Es ist also hier bei den höheren Ascomyceten der Zusammentritt der Sexualzellen und die Verschmelzung der Sexualkerne weit auseinandergerückt. Man faßt das vielfach so auf, daß der Sexualvorgang in zwei Teilvorgänge zerlegt ist, die durch ein Zweikernstadium voneinander getrennt sind. Immerhin betrachtet man aber doch den Doppelkern schon vor seiner Verschmelzung als äquivalent mit einem diploiden Kerne. Es entsprechen daher auch die ascogenen Hyphen den sporogenen Fäden, welche bei den Floriden nach der Befruchtung aus dem Archicarp hervorsprossen.

Die weiteren Vorgänge im Ascus sind nun folgende: Der durch die Verschmelzung des Kernpaares entstandene diploide Kern geht sofort wieder in Teilung über und zwar gewöhnlich dreimal hintereinander. Von diesen Teilungen ist die erste eine Reduktionsteilung. Der Ascus enthält somit jetzt meist 8 haploide Kerne. Diese werden dann zum Ausgangspunkt für die Bildung von Sporen (Ascosporen) durch sogenannte „Freie Zellbildung". Dieser Vorgang ist in Figur 10 für Erysiphe communis dargestellt: Jeder Kern besitzt eine etwas vorgezogene Spitze oder schnabelartige Verlängerung, von welcher Kinoplasmastrahlungen kp radial

in das umgebende Plasma ausgehen (Fig. 10A). Bald fangen nun diese Strahlen an zu divergieren und sich nach außen und unten zu verlängern (Fig. 10B), so daß sie schließlich eine den Kern umgreifende dünne Schicht darstellen, durch die gewissermaßen ein Stück aus dem Protoplasma des Ascus herausgeschnitten wird (Fig. 10 C und D), das

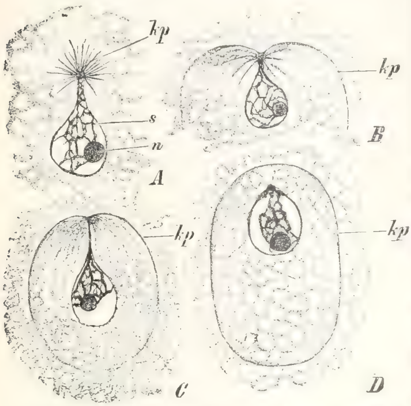


Fig. 10. Freie Zellbildung im Ascus von Erysiphe communis. s Kerngerüst, n Nucleolus, kn Kinoplasmastrahlungen. Nach Harper.

die Spore darstellt. Letztere wird schließlich durch eine Membran abgegrenzt und der außerhalb derselben liegende Teil des Ascusinhaltes stellt das Epiplasma dar.

Dem Ascus entspricht bei den Basidiomyceten die Basidie. Auch sie enthält anfänglich ein Kernpaar (Fig. 11A), welches dann zu einem diploiden Kern verschmilzt (Fig. 11B). Letzterer macht ebenfalls eine Reduktionsteilung durch, auf die noch eine,

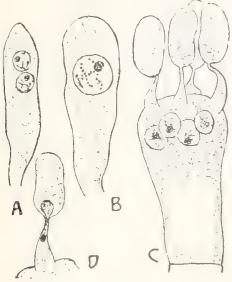


Fig. 11. Entwickelung der Basidie von Armillaria mellea. Nach Ruhland. Erklärung im Text.

selten mehr Teilungen folgen. Die Basidie erhält auf diese Weise meist 4 haploide Kerne. Zum Unterschied vom Ascus erfolgt die Bildung der Sporen (Basidiosporen) nicht endogen, sondern durch Abschnürung (Fig. 11C, D). Ueber die verschiedenen Modifikationen in der Ausbildung der Basidie vgl. VII, 911. Das in der jugendlichen Basidie enthaltene Kernpaar muß unzweifelhaft ebenso wie bei den Ascomyceten aus einer Vereinigung von Sexualzellen hervorgehen, aber für die höheren Basidiomyceten harrt dieser Vorgang noch seiner Entdeckung.

Vollständig bekannt ist dagegen der Sexualakt und die Weiterentwickelung der Zygote für die Uredineen: wie in VII, 914ff. näher beschrieben ist, geht aus der Vereinigung der beiden Sexualzellen eine Zygote hervor, die sich alsbald in eine Kette von Aecidiosporen und Zwischenzellen teilt (Fig. 12).

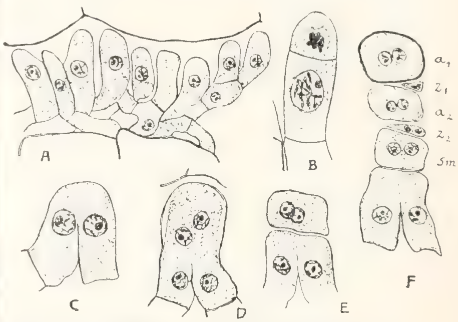


Fig. 12. Entstehung der Aecidiosporen bei Phragmidium speciosum. a Aecidiospore, z Zwischenzellen. Nach Christman.

Die beiden Sexualkerne verschmelzen dabei nicht, sondern erfahren gepaarte Teilungen und jede Aecidiospore enthält daher auch ein Kernpaar. In den einfachsten Fällen (Endophyllum) verschmilzt nun dieses Kernpaar, sobald die Aecidiospore ihre definitive Größe erreicht hat, und dann wächst aus der Spore eine quergeteilte Basidie aus, während deren Entwickelung die Reduktionsteilung des Kernes vor sich geht. In den kompliziertesten Fällen (Eu-Uredinales) dagegen entwickelt sich aus der Aecidiospore eine selbständige neue Pflanze, und diese kann sich in mehreren Generationen durch Bildung von Uredosporen reproduzieren. Letztere enthalten in ihren Zellen die Abkömmlinge der erwähnten Kernpaare (Fig. 13A). Schließlich entstehen Teleutosporen mit anfänglich ebenfalls zweikernigen Zellen (Fig. 13B). Hier verschmelzen die Kernpaare zu diploiden Kernen (Fig. 13C).

Aus den Teleutosporen gehen dann die Basidien hervor, in welchen sich die Reduktionsteilung abspielt.

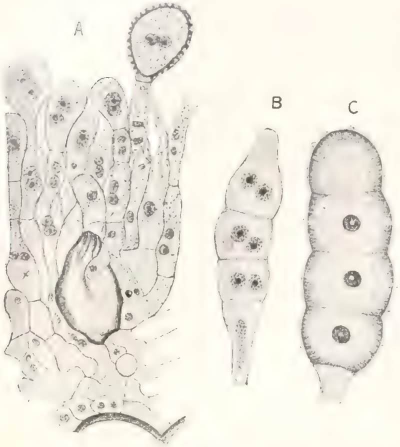


Fig. 13. Phragmidium violaceum. A Uredolager, B junge Teleutospore, deren Zellen noch Kernpaare enthalten, C reife Teleutospore, in deren Zellen die Kernpaare zu einem diploiden Kern verschmolzen sind. Nach Blackman.

Die heutigen Pilzforscher sind ihrer Mehrzahl nach der Ansicht, daß wir es in den beschriebenen Entwickelungsgängen der höheren Ascomyceten und Uredineen mit einem Generationswechsel zu tun haben: als Gametophyt betrachtet man das Mycel, welches die Sexualorgane bildet; seinen Abschluß erreicht derselbe mit dem Zusammentreten der Sexualzellen. Derjenige Entwickelungsabschnitt dagegen, welcher die Kernpaare und die aus diesen hervorgehenden diploiden Kerne enthält, wird als Sporophyt aufgefaßt. Dieser findet seinen Abschluß mit der Reduktionsteilung des Kernes im Ascus bezw. in der Basidie. Ascus und Basidie entsprechen daher z. B. den Sporenmutterzellen der Moose und Farne und können wie diese Gonotokonten genannt werden. Der Sporophyt bleibt bei den Ascomyceten in Gestalt der ascogenen Hyphen mit der Mutterpflanze in Verbindung und ist meist im Innern eines Fruchtkörpers verborgen, während er bei der Mehrzahl der Uredineen völlige Selbständigkeit erlangt.

Bei den Phykomyceten hingegen kann man von einem eigentlichen Generationswechsel nicht sprechen, da hier der doppelkernige bezw. diploide Abschnitt nur durch eine Dauerspore (Zygote) repräsentiert ist.

Der Gametophyt kann sich sowohl bei den einfacheren als auch bei den höheren Pilzen als solcher reproduzieren durch die Fruchtformen, die wir als Sporangien und Conidien beschrieben haben und die man daher z. B. mit den Brutkörnern der Moospflanze vergleichen kann. Vielfach herrscht diese Reproduktionsform gegenüber der sexuellen stark vor, mitunter (Fungi imperfecti) so stark, daß man letztere überhaupt noch nicht kennen gelernt hat. Selten sind dagegen die Fälle, wo solche haploide Fruchtformen nicht gebildet werden. — Auch der Sporophyt kann sich als solcher fortpflanzen; das ist aber natürlich nur da der Fall, wo er selbständig ist, nämlich bei den komplizierteren Uredineen; es geschieht dies durch die Aecidio- und Uredosporen, die man daher z. B. mit den an den Blättern von Farnkräutern entstehenden Bulbillen in Parallele stellen kann.

Literatur. ***J. P. Lotsy***, *Vorträge über botanische Stammesgeschichte, I. Algen und Pilze. Jena 1907. — Unter den seit dem Erscheinen dieses Buches publizierten Einzeluntersuchungen seien erwähnt:* ***P. Claussen***, *Ueber Eientwickelung und Befruchtung bei Saprolegnia monoica. Berichte d. deutschen bot. Gesellsch.*, **26**, *1908. —* ***F. Bucholtz***, *Beiträge zur Kenntnis der Gattung Endogone. Beihefte z. bot. Centralblatt*, **29**, *1912. —* ***R. Stoppel***, *Eremascus fertilis nov. sp. Flora 1907. —* ***A. Guilliermond***, *Recherches cytologiques et taxinomiques sur les Endomycètes. Revue générale de Botanique*, **21**, *1909. —* ***H. C. J. Fraser***, *On the sexuality and development of the ascocarp in Lachnea stercorea. Annals of Botany*, **21**, *1907. —* ***Derselbe***, *Contributions to the cytology of Humaria rutilans. Annals of Botany*, **22**, *1908. —* ***P. Claussen***, *Zur Entwickelungsgeschichte der Ascomyceten. Pyronema confluens. Zeitschr. f. Botanik*, **4**, *1912. —* ***V. H. Blackman***, *The development of the perithecia of Polystigma rubrum DC. Annals of Botany*, **26**, *1912. —* ***J. H. Faull***, *The cytology of Laboulbenia chaetophora and L. Gyrinidarum. Annals of Botany*, **26**, *1912. —* ***F. Rawitscher***, *Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. Zeitschrift f. Botanik*, **4**, *1912. — Eine Zusammenstellung der neueren Arbeiten gibt* ***J. Ramsbottom***, *Some recent work on the cytology of fungus reproduction, I. Mycologisches Centralblatt, 1912. — Die Abbildungen sind teils direkt aus den Originalarbeiten, teils aus Strasburgers Lehrbuch der Botanik entnommen.*

Ed. Fischer.

2. Archegoniaten.

Mit dem Namen „Archegoniatae" bezeichnet man alle diejenigen niederen Landpflanzen, die sich durch den Besitz eines Archegoniums auszeichnen, d. h. durch das eigentümlich flaschenförmige weibliche

Fortpflanzungsorgan (Fig. 4 B). Diese Gruppe umfaßt zwei große Abteilungen des Pflanzenreiches, nämlich die Bryophyten, zu denen die Lebermoose und die Laubmoose gehören, und die Pteridophyten, die sich teilen lassen in die Farne, die Bärlappgewächse und die Schachtelhalme und zu denen noch eine Anzahl jetzt nicht mehr lebender, fossiler Formen zu rechnen ist.

Die Pteridophyten können nicht scharf geschieden werden von den nächst höheren Typen der Landgewächse, die Samen tragen, und das ist begreiflich, denn sehr wahrscheinlich sind die Samenpflanzen von archegoniaten Ahnen herzuleiten. Die Archegoniaten freilich haben keine Samen; ihre Fortpflanzung ist vielmehr charakterisiert durch das Vorhandensein zweier scharf geschiedener Phasen in ihrer Entwickelung, die strukturell voneinander unabhängig sind: wir haben einen Generationswechsel. Die eine Generation trägt die Geschlechtsorgane, welche Geschlechtszellen oder Gameten erzeugen, sie wird Gametophyt genannt. Die andere bringt Sporen, d. h. Organe der ungeschlechtlichen Vermehrung hervor, sie heißt Sporophyt.

Die Bryophyten und Pteridophyten zeigen große Aehnlichkeit in ihrer Lebensweise. Sie unterscheiden sich dagegen stark in der äußeren Erscheinung, zumal in dem der Größenverhältnisse der beiden Generationen und in der Entwickelung der Gewebe, die sie aufbauen. Die Bryophyten sind gewöhnlich kleiner und einfacher gebaut, ihre Geschlechtsgeneration überwiegt die ungeschlechtliche. Man nimmt deshalb an, daß sie in der Entwickelungsreihe der Gewächse tiefer stehen als die Pteridophyten. Diese zeigen im allgemeinen größere Dimensionen, sind komplizierter gebaut und ihre Geschlechtsgeneration tritt gegenüber der ungeschlechtlichen zurück. Der Sporophyt der Pteridophyten ist in Stamm, Blätter und Wurzeln differenziert und versehen mit wohl ausgebildeten Gefäßbündeln. Die Pteridophyten sind also Gefäßpflanzen. Nach der alten Terminologie heißen sie „Gefäßkryptogamen". Indes die Bezeichnung „kryptogam" beruht auf einem Mißverständnis. Ihr Fortpflanzungsvorgang war tatsächlich schwieriger zu beobachten als derjenige der „Phanerogamen" oder „Samenpflanzen", zu einer Zeit, da man das Mikroskop nicht genügend verwenden konnte, heute ist das nicht mehr der Fall und es ist daher auch besser, den alten Terminus fallen zu lassen und den Namen „Pteridophyten" zu verwenden.

Die Erforschung des Entwickelungsganges der Archegoniaten war weder leicht, noch ging sie rasch vor sich. Einzeluntersuchungen waren seit Beginn des 19. Jahrhunderts gemacht. Diese Periode aber fand einen Abschluß durch die Veröffentlichung von Hofmeisters „Vergleichenden Untersuchungen" im Jahre 1851, in welchen die bisher bekannten Einzeltatsachen durch glänzende Beobachtungen ergänzt und großzügig zusammengefaßt wurden. Von dieser Zeit ab waren die Hauptzüge der Entwickelungsgeschichte bei Moos und Farn bekannt. In den letzten Jahrzehnten freilich wurden noch bei vielen Vertretern die Einzelheiten ihres Entwickelungsganges nachgeprüft und durch die cytologischen Untersuchungen ergänzt, die Hofmeister naturgemäß nicht ausführen konnte. Das Hauptergebnis all dieser Untersuchungen ist, daß gezeigt werden konnte, daß für alle Formen die Aufeinanderfolge der Hauptphasen dieselbe ist.

F. O. Bower.

a. Moose.

1. Allgemeines. 2. Antheridien. 3. Archegonien. 4. Befruchtung. 5. Sporenbildung. 6. Generationswechsel, Chromosomenzahlen. 7. Aposporie. „Plurivalente" Moosrassen. 8. Chromatophoren-Reduktion.

1. Allgemeines. Vergegenwärtigen wir uns den Entwicklungsgang eines Mooses noch einmal: (vgl. Bd. VI, 1049ff.). Aus der Spore geht das fädige Protonema hervor, dieses produziert die Moospflanze, die ihrerseits einen einfachen Thallus oder ein Stämmchen mit Blättern darstellt. Die Moospflanze (einschließlich des Protonema) ist der Gametophyt, sie trägt (VI, 1059) Antheridien und Archegonien. Nach der Befruchtung entsteht aus der Zygote das Sporangium (Mooskapsel). Dieses stellt den Sporophyten dar, welcher, so verschieden gestaltet er auch sein mag, doch immer Sporen produziert, die wiederum den Gametophyten liefern.

Der Sporophyt der Moose bleibt zeitlebens im Zusammenhang mit dem Gametophyten, er wird von diesem ernährt und stirbt ab, wenn die Sporen fertiggestellt sind. Damit dokumentiert er sich als die schwächere, gleichsam ephemere Generation gegenüber dem perennierenden Gametophyten (vgl. den Artikel „Moose".)

2. Antheridien. Die Antheridien stehen in besonderen Ständen mit Vorliebe an den Enden der Moossprosse, gelegentlich auch mitten auf dem Thallus; darüber wird in dem Artikel Moose berichtet (Fig. 1).

Ein Antheridium besteht im erwachsenen Zustande aus einem Stiel und dem eigentlichen „Antheridienkörper", der die Sper-

matozoiden produziert. Dieser ist von einer dünnen Wandschicht nach außen abgeschlossen. Die Antheridien entspringen stets aus einer Epidermiszelle, also **exogen**; eine alleinige Ausnahme bilden die Anthoceroten (vgl. VI, 1069), bei denen sie „endogen", d. h. aus der inneren Zelle eines Segmentes entstehen, das zuvor von der Scheitelzelle abgesondert war. Die äußere Zelle liefert hier durch weitere Teilungen eine Decke für das Antheridium, das sich von seinen Nachbarzellen löst und bald frei in einem Intercellularraum liegt (Fig. 2). — Bei allen übrigen Bryophyten treten die Antheridien aber von vornherein frei als kleine Papillen über die Thallusoberfläche, wenn sie auch später sekundär durch Wucherungen der benachbarten Zellen in Gruben eingeschlossen werden können



Fig. 1. Längsschnitt durch den Antheridienstand von Funaria. a junge, b reife Antheridien, c Paraphysen, d Hüllblätter. Nach Sachs.

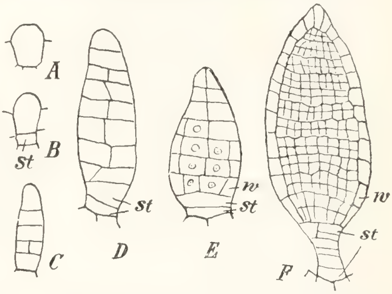


Fig. 3a. Antheridiumentwicklung von Fegatella conica, einem Marchantiaceen-Lebermoos. A Einzellige Anlage. B Die Stielzelle st abgeteilt. C, D Querscheibenzellen abgeteilt, die sich durch senkrechte Wände fächern. E Anlage der Wandschicht w. F Halbreifes Stadium. A bis E Vergrößerung 400. F Vergrößerung 220. Nach Bolleter. Aus H. Schenck.

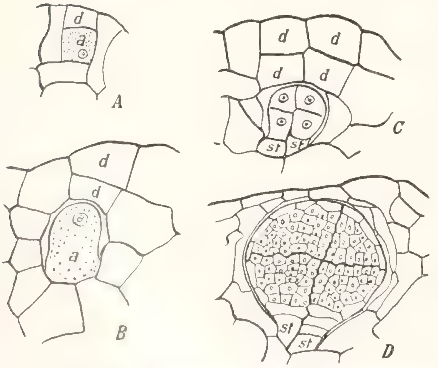


Fig. 2. Entwicklung des Anthoceroteen-Antheridiums (Anthoceros Pearsoni). A d Deckzelle, a Endogene Antheridiumanlage; B Interzellularraum um letztere gebildet; C Teilung in die Stielzellen st und in die Oktanten; D älteres noch unreifes Antheridium. Nach D. Campbell. Aus H. Schenck.

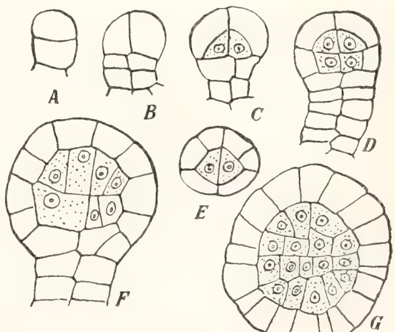


Fig. 3b. Entwicklung des Jungermanniaceen-Antheridiums (Porella Bolanderi). A bis D, F Längsschnitte; E, G Querschnitte. Vergrößerung 600. Nach D. Campbell. Aus H. Schenck.

(s. z. B. Abbildung in Fig. 47 und 48 im Artikel „Moose"). Bei der Bildung der Antheridien lassen sich mehrere Typen unterscheiden.

Am ursprünglichsten dürfte bei den Lebermoosen der der Marchantiales und Ricciales sein: Die Antheridienanlage wird durch eine Anzahl von Querscheiben zerlegt (Fig. 3a), von denen die unterste zum mehrzelligen Stiel wird, die oberen sämtlich eine Quadrantenteilung erfahren und dann durch Abschneidung von je einer Perikline eine Wandschicht von dem Innenraum trennen.

Die übrigen Lebermoose weichen einmal von diesem Typus darin ab, daß entweder nur die oberste der ursprünglichen Querscheiben der Antheridienanlage zum eigentlichen Antheridienkörper wird (Jungermanniales, Fig. 3b) oder die Basalzellen für den Stiel erst abgesondert werden, nachdem die Primordialzelle durch 2 aufeinander senkrechte Längswände in Quadranten geteilt wurde (Anthocerotales, Fig. 1).

Der wichtigste Unterschied gegenüber den sämtlichen Typen der Lebermoose ist bei den Laubmoosen der, daß hier die junge Antheridienanlage vermittels einer 2-schneidigen Scheitelzelle wächst (Fig. 4). Es wird dabei durch eine Querwand ein Stiel abgeschieden, und in der oberen Zelle legen sich die beiden Längswände zueinander geneigt an. Dadurch wird eine keilförmige Endzelle entstehen müssen, welche nach beiden Seiten Segmente absondert. Diese erfahren schließlich wieder die übliche Trennung in Wand und Innenraum.

So verschieden also auch die Entwicklung der Antheridien bei den Moosen ist, so sehr sehen doch die fertigen einander ähnlich (Fig. 5). Wenn bei den einzelnen Arten selbst nahe verwandter Formen größere Unterschiede etwa in der Länge des Stiels oder Form des Antheridienkörpers bestehen, so dürften hierfür rein ökologische Momente maßgebend sein (Goebel).

Von cytologischem Interesse ist nun die Entwickelung des „Innenraums" der Antheridien bis zu der Bildung der fertigen Spermatozoiden. Eine wirklich gute Untersuchung hierüber verdanken wir Allen (1912), für Polytrichum juniperinum (hier auch die Literatur für die Laubmoose). In den noch jugendlichen Zellen des Innenraums, die Allen „androgone" Zellen nennt, ließen sich eigentümliche Gebilde in Plattenform bemerken, die sich stark mit Hämatoxylin färben und eine gewisse Polarität in der Zelle hervorzurufen scheinen (Fig. 6, a). Vor jeder Mitose teilen sie sich durch eine Querspaltung in 2 und diese lagern sich darauf zu beiden Enden der nun entstehenden Spindel; anfangs sind sie zuweilen durch wenige achromatische Fasern mit der Kernmembran verbunden (b). Dann vermehrt sich die Zahl der Fasern, doch bleibt vorläufig noch die Kernwandung bestehen und es erscheint charakteristisch, daß, bevor diese angegriffen wird, sämtliche Spindelfasern im wesentlichen angelegt sind. Die Karyokinese ist normal und die Nukleolen dürften nicht, wie zeitweilig geglaubt wurde, zur Chromosomenbildung beitragen. — Je mehr sich die Teilungen den Spermatid- (= „Androcyt-")Mutterzellen nähern, desto mehr pflegen sich die oben geschilderten „kinoplasmatischen" Platten in einzelne „Kinetosomen" aufzulösen (c, d), die dann gruppenweise ausgebildet sind. In den Spermatid-Mutterzellen selbst fanden sich

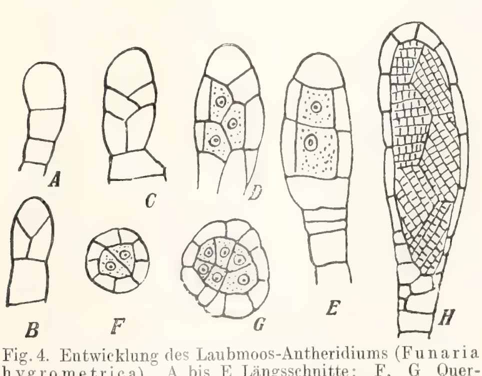


Fig. 4. Entwicklung des Laubmoos-Antheridiums (Funaria hygrometrica). A bis E Längsschnitte; F, G Querschnitte; E rechtwinklig zu D. In B Bildung der Scheitelzelle. H älteres Stadium. A bis G Vergrößerung 600, H Vergrößerung 300. Nach D. Campbell. Aus H. Schenck.



Fig. 5. Marchantia polymorpha. Ein fast reifes Antheridium im optischen Durchschnitt, p Paraphysen. Vergrößerung 90. Nach Strasburger.

aber niemals Gebilde, welche sich ohne weiteres mit ihnen homologisieren ließen. Dafür traten inmitten eines Systems von strahlenförmig verlaufenden Fasern „Zentralkörper“ auf. Sie werden seit längerer Zeit als „Blepharoplasten“ bezeichnet und dürfen wohl sicher nicht, wie es z. B. Ikeno und Schaffner wollten, mit einem Centrosom

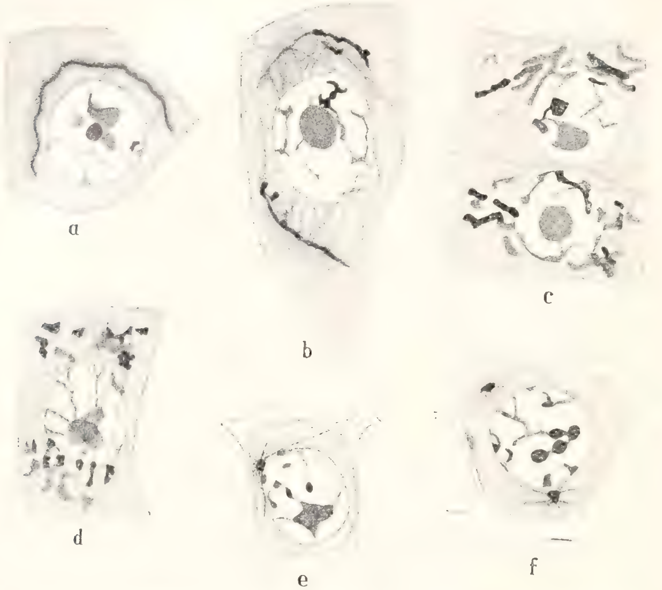


Fig. 6. Antheridienentwicklung von Polytrichum juniperinum. Vergrößerung ca. 3800. a Androgone Zellen mit Polplatten; b die Polplatte hat sich geteilt und ihre Teile befinden sich jetzt an den beiden Polen der sich bildenden Spindel; c androgone Zellen mit „Kinetosomen“; d desgl. Beginn der Spindelbildung; e Auftreten eines „Blepharoplasten“ in einer Spermatidmutterzelle; f dieser hat sich geteilt und je einer steht an den Polen der sich bildenden Spindel. Nach Allen.

gleichgesetzt werden (e). Ikeno glaubte, daß sie bei Marchantia aus dem Kerne hervorgehen und neuerdings gibt Wilson ähnliches für einige Laubmoose an. Aber diese Funde erscheinen bis auf weiteres noch zweifelhaft, zumal eine ganze Reihe von Autoren jegliche Beziehung zu den Nuclei mit aller Bestimmtheit leugnet.

Der Blepharoplast teilt sich darauf in 2; diese gehen zu den beiden Polen der nun sich bildenden Spindel (f) und es resultieren schließlich die Spermatiden.

Diese letzte Teilung kann bei den Laubmoosen die Mutterzelle quer oder diagonal teilen; bei den Lebermoosen verläuft sie dagegen stets nur diagonal.

Wir kämen also zu der entwickelten Spermatide (= Androcyte von Allen) und in Figur 7a und b sei noch eine solche für ein Lebermoos (Marchantia) dargestellt, um den stärker hervortretenden Blepharoplasten auch hier zu zeigen. Er spielt nun eine Rolle bei der Bildung der 2 Cilien und erfährt dazu eine Reihe von charakteristischen Umformungen zu einem fadenförmigen Gebilde (Fig. 7c, d). Endlich in Figur 7e haben wir das entwickelte Spermatozoid (Antherozoid). Der Kern ist außerordentlich langgestreckt, der Plasmakörper mit Ausnahme des „kinoplasmatischen“ Teiles ganz auf ein Ende zusammengedrängt. Wir haben hier ganz ähnliche Bildungen, wie sie oben für gewisse Algen (vgl. 7, S. 174) geschildert wurden.

Mehrfach finden sich, was nur der Vollständigkeit wegen bemerkt sein mag, auch Angaben darüber, daß während der Bildung der Spermatozoiden noch besondere Körper („Nebenkörper“, „Limosphären“ nach Wilson usw.) auftreten, die sogar vielleicht vom

Nucleolus des Spermatidenkernes stammen. Ueber ihre Funktion weiß man aber nichts und auch über ihre Bildung ist man wohl noch nicht einig. Nach ihrer Reife werden die Spermatozoiden aus den Antheridien entleert. Bei den Lebermoosen lagern die Wandzellen, namentlich im oberen Teil des Antheridiums, Schleim auf ihrer nach außen gekehrten Zellwand ab. Und durch die hierdurch erfolgende Quellung reißt schließlich die Cuticula. Bei den Laubmoosen mit Ausnahme der Sphagnaceen existiert nur eine besonders differenzierte „apikale Oeffnungskappe", die aus einer Zelle oder einer Zellgruppe besteht und ganz allein bei der Reife verquillt (Fig. 8).

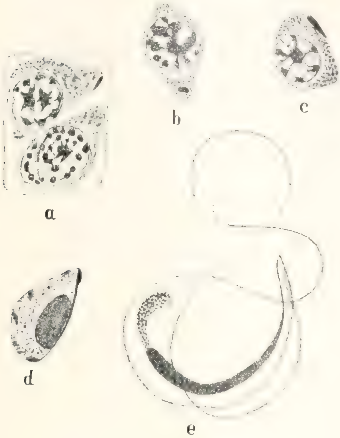


Fig. 7. Entwicklung der Spermatozoiden von Marchantia polymorpha. a die beiden Spermatiden sind eben durch eine Diagonalwand aus einer Spermatidmutterzelle entstanden, b eine isolierte Spermatide mit Blepharoplast, c bis d Verlängerung des Blepharoplasten, gleichzeitig allmähliche Umänderung der Kernstrukturen, e reifes Spermatozoid. Nach Woodburn.

3. Archegonien. Die Archegonien stehen wie die Antheridien in besonderen Ständen (Fig. 9; vgl. auch Bd. VI, 1059) und sind ebenso wie die Antheridien bei der Gesamtgruppe der Moose recht einheitlich gebaut. Ueber ihre Homologie mit den Antheridien besteht seit den Untersuchungen von Holferty wohl kaum ein Zweifel, wie die vielen Uebergangsbilder zwitteriger Formen beweisen. Wir können kurz zusammengefaßt sagen, daß eine starke Reduktion des „Innenraumes" eingetreten ist und dann von den sämtlichen hier übrig gebliebenen Zellen nur noch ein einziger als Gamet funktionieren kann. während die anderen vorher zerstört und ihre Stoffe nur bei der Anlockung der ♂ Gameten mit verwandt werden.

Ein typisches Archegon besteht im erwachsenen Zustand aus einem „Hals"- und einem „Bauch"teil. Ersterer setzt sich aus einer peripheren Wandung und einem Innenteil zusammen, den sog. „Halskanalzellen", letzterer besteht aus Bauch-Kanalzelle und Eizelle (Fig. 10).

Die Archegonien entstehen aus einer Epidermiszelle wie die Antheridien und ragen mit einziger Ausnahme der Anthoceroten-Archegonien frei in „Papillenform" über den Thallus vor. Bei der genannten abweichenden Lebermoosgruppe bleiben sie eingesenkt, entstehen aber trotzdem exogen, also nicht wie die Antheridien, endogen.

Wählen wir als Typus das Verhalten bei den Lebermoosen, so wäre folgendes zu sagen (Fig. 11): Es wird zunächst eine

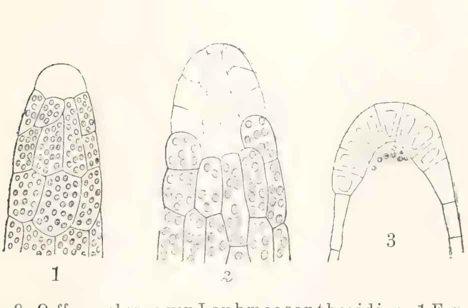


Fig. 8. Oeffnungskappe von Laubmoosantheridien. 1 Funaria hygrometrica. In Außenansicht. 2 Entleertes Antheridium von Polytrichum; Oeffnung halbiert. 3 Spitze eines Antheridiums von Catharinea undulata. Im Längsschnitt. Nach Goebel.

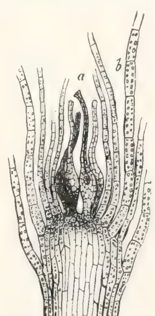


Fig. 9. Archegonienstand eines Mooses. a Archegonien, b Hüllblätter. Nach Goebel.

Stielzelle abgeschnitten und darauf teilt sich die obere Zelle durch 3 zueinander geneigte Längswände, so daß eine zentrale von 3 peripheren Zellen geschieden wird. Letztere werden nach weiteren Teilungen zu der Wandung der Archegone, während die zentrale Zelle nochmals durch Querteilung eine Deckelzelle absondert. Diese hat nur Anteil an dem Aufbau der Wandung des Archegonien„halses", die untere dagegen drängt sich schon frühzeitig zentral zwischen die in einer Ebene gelagerten Abkömmlinge der primären Deckelzelle, so daß diese bei der Halsbildung dadurch auseinandergetrieben werden. Aus der nun allseits nach außen abgeschlossenen Zentralzelle bilden sich durch eine weitere Teilung eine obere Zelle (die Mutterzelle sämtlicher „Halskanalzellen") und eine untere, welche sich wieder noch in eine „Bauchkanal"zelle und die eigentliche Eizelle teilt.

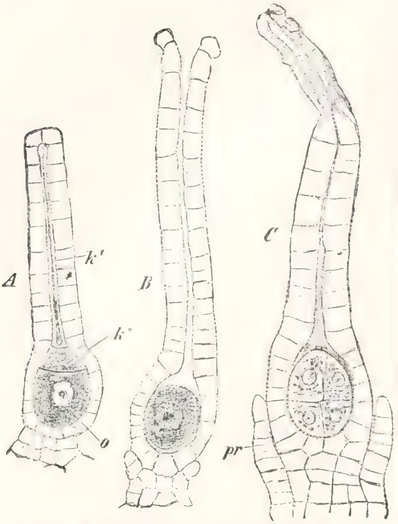


Fig. 10. Marchantia polymorpha. A Junges, B geöffnetes, C befruchtetes Archegonium nach erfolgtem Beginn der Keimbildung. k′ Halskanalzellen, k″ Bauchkanalzelle, o Ei, pr Pseudoperianth. Vergrößerung 540. Nach Strasburger.

Bei den Anthoceroten wird die Mutterzelle der Halskanalzellen von der Deckelzelle und nicht von der Zentralzelle abgeschnürt (Fig. 12). Und

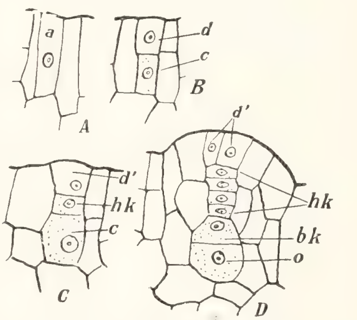


Fig. 12. Entwicklung des Anthoceroten-Archegoniums (Notothylas orbicularis). a axiale Zelle, c Zentralzelle, d Deckelzelle, hk Halskanalzellen, bk Bauchkanalzelle, o Eizelle. Vergrößerung 600:1. Nach D. Campbell. Aus H. Schenck.

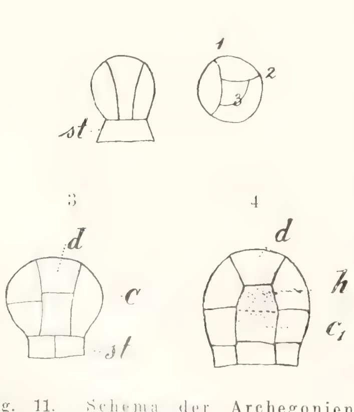


Fig. 11. Schema der Archegonienentwicklung der Lebermoose. d Deckelzelle; st Stielzelle. 2 in Oberansicht; 1, 3, 4 im Längsschnitt. Nach Goebel.

für die Laubmoose gilt wieder als Hauptdifferenz, daß die Archegonien ebenso wie die Antheridien (Fig. 13), mit einer zweischneidigen Scheitelzelle wachsen. Zunächst wird durch ihre Tätigkeit ein mehr oder weniger langer Archegonienstiel angelegt, dann — durch eine Querteilung (Fig. 13, II) — die eigentliche Archegon-Innenzelle abgeschnitten (A); diese kann sich darauf weiter durch Querwände in eine Zellreihe teilen. Gleichzeitig werden aber auch von der Deckelzelle nicht nur neue Segmente für die Wandzellen, sondern auch nach innen für den Halskanal abgesondert. Eine gemeinsame Mutterzelle für sämtliche Halskanalzellen existiert also bei den Laubmoosen nicht. Der Hals der Archegonien ist infolge der starken Tätigkeit der Scheitelzelle denn auch viel länger als bei den Lebermoosen mit ihrem „begrenzten" Archegonwachstum. Haben wir bei diesen häufig nur 4 Halskanalzellen (Sphaerocarpus, Ricciaceen), so können sie bei den Laubmoosen bis auf 30 steigen (Atrichum).

Im übrigen ist aber daran festzuhalten, daß die Differenzierung in viele Halskanalzellen, eine Bauchkanalzelle und eine Eizelle, durchweg bei den Moosen eingetreten ist. Gelegentlich sind Abnormi-

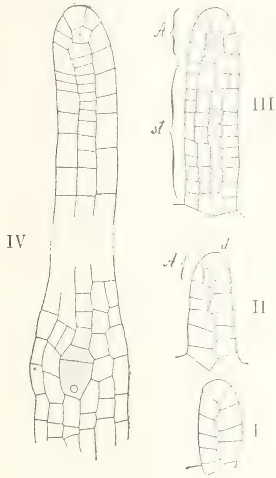


Fig. 13. Mnium undulatum, Archegonienentwicklung. Erst bei II ist das Archegonium (A) angelegt; st Stiel (bei IV nicht gezeichnet). Nach Goebel.

täten beschrieben worden, wonach z. B. 2 Eizellen übereinander, jede mit ihrer Bauchkanalzelle, vorhanden waren oder auch die Zahl der Halskanalzellen konnte sich abnorm vergrößern. Das wird uns nicht wundernehmen, wenn wir uns daran erinnern, daß wir die Archegonien ja überhaupt als reduzierte Bildungen aus den vielzelligen Antheridien ansehen können.

4. Befruchtung. Die Befruchtung bei einem Moose scheint, nach der historischen Darstellung bei Allen, zuerst von Arnell bei Discelium nudum 1875 wirklich gesehen zu sein. Noch Strasburger war sich z. B. für Marchantia 1869 (Pringsheims Jahrbuch Bd. 7) nicht recht klar, ob in der Tat nur ein Spermatozoid und eine Eizelle in dem Copulationsakt fusionieren.

Wir wissen sicher, daß die befreiten Spermatozoiden in den schleimig degenerierten Halskanal des Archegons (s. auch Fig. 10B) chemotaktisch hereingezogen werden. Bereits 1869 war Strasburger für Marchantia der Ansicht, daß der Schleim „spezifisch" wirken müsse, aber erst durch die Untersuchungen von Pfeffer wurde exakt nachgewiesen, daß die geringen hierin enthaltenen Mengen Rohrzucker es sind, welche auf die ♂ Gameten einwirken (vgl. den Artikel „Reizerscheinungen der Pflanzen": Taxien [Chemotaxis]). Für Lebermoose hat dann erst Lidforss (Pringsheims Jahrbuch 41, 1904) gefunden, daß Proteinstoffe hier die gleiche Rolle spielen wie der Rohrzucker bei den Laubmoosen, und zwar vermochten Eiweißstoffe der verschiedensten Art, selbst Fermente wie die Diastase, die Samenfäden zu den Capillaren heranzuziehen. Für die Sphagnaceen ist ein chemotaktisch wirkendes Agens z. Z. noch unbekannt.

Möglich ist eine Befruchtung bei den Moosen natürlich nur, wo die Spermatozoiden schwärmen können, d. h. wo Wasser zur Verfügung steht. Wenn also durch den Standort nicht jeder Zeit genügende Wassermengen gewährleistet sind, so ist stets eine Befruchtung nur nach Regen oder Tau denkbar. Aus dieser Abhängigkeit der Moos-Spermatozoiden vom Wasser hat man auch auf die Ableitung der Moose von Vorfahren, die ganz in Wasser lebten, schließen wollen (s. unten „Farne"). Bei einigen Arten, wie z. B. Marchantia polymorpha, scheinen noch besondere „Zuleitungsgewebe" in Form von ozellenartigen Papillen auf den ♀ Gametophoren vorhanden zu sein, die capillar das spermatozoenhaltige Wasser aufsaugen.

Eine Bastardierung durch Eindringen fremder Samenfäden in die Archegonien wäre denkbar, ist aber bisher noch nicht wirklich erwiesen.

Ueber den tatsächlichen Moment der Kopulation der beiden Geschlechtszellen liegen wenig brauchbare Angaben vor. Für Funaria und andere ist an der Eizelle ein kleiner „Empfängnisfleck" beschrieben worden.

5. Sporenbildung. Aus der befruchteten Eizelle geht, wie im Artikel „Moose" zu lesen, ein Embryo hervor, oder, wie wir auch sagen können, ein Sporophyt. Denn von dieser durch die Befruchtung ausgelösten „Generation" werden die Sporen gebildet. Der Anteil am Gewebe, der dem Archespor zukommt, ist bei den Laub- und Lebermoosen verschieden (näheres darüber im Artikel „Moose" p. 1061ff., p. 1069, p. 1078ff.). Im allgemeinen kann man sagen, daß bei letzteren der größte Teil des Sporophyten dafür aufgebraucht wird, während bei den Laubmoosen nur eine relativ schmale Partie um die „Columella" herum das Archespor repräsentiert (Fig. 14). Die Teilung der Sporen-Mutterzellen verläuft im Prinzip genau so wie bei den höheren Pflanzen (Fig. 15), aber gerade bei den Moosen sind die Details wegen der Kleinheit der Kerne noch sehr strittig. Auch liegen erst einige ganz wenige Publikationen vor. Die beiden Mitosen können sich sehr rasch aufeinander folgen

und die Sporenmutterzelle schon vor der ersten Kernteilung eigenartig vierlappig sein,

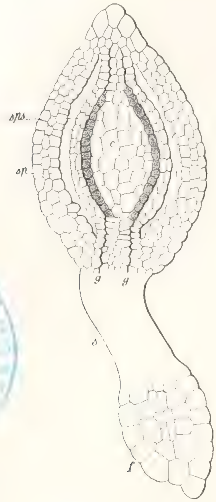


Fig. 14. Längsschnitt durch eine ganze Kapsel von Phascum. f Fuß, s Seta, c Columella, sp Archespor, sps Sporensack, gg Trennungslinie, zw Amphi- und Endothecium. Nach Kienitz-Gerloff.

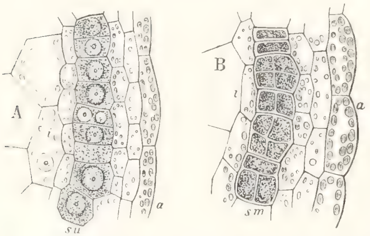


Fig. 15. Funaria hygrometrica, Querschnitte durch den Sporensack, bei A das Archespor (su), bei B die noch nicht isolierten Sporenmutterzellen (sm) umfassend; a Außenseite, i Innenseite des Sporensacks. Nach Goebel.

wie z. B. bei der von Moore studierten Gattung Pallavicinia (= Blyttia; Fig. 16).

Im übrigen dürften sich Leber- und Laubmoose prinzipiell gleich verhalten, wie aus den neuesten Untersuchungen von Wilson über letztere hervorgeht. Das Archespor kann sich dabei „paketweise" teilen, so daß die 8, 16, 32 Abkömmlinge einer Ur-Archesporzelle noch im nahezu reifen Zustande als zusammengehörig erkannt werden können.

Wilson tritt bei der Frage nach dem Modus der Chromosomenreduktion, die sich während der ersten (heterotypen) Kernteilung vollzieht, für eine Metasyndese ein, doch ist das wohl noch nicht absolut gesichert. Centrosomen oder irgendwelche

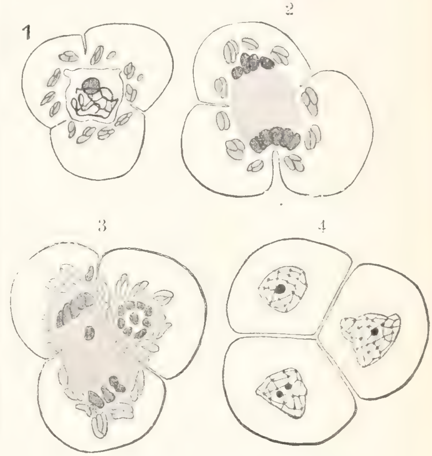


Fig. 16. Reduktionsteilung bei Blyttia. 1 Sporenmutterzelle in Synapsis, 2 Telophase der ersten Teilung, 3 Anfang der Rekonstitution der Tochterkerne am Ende der ersten Teilung, 4 Sporen. Nach Moore. Aus Lotsy.

analogen Gebilde ließen sich nicht auffinden. Doch schien es Wilson, als ob vom Nucleolus „nebenkörperähnliche" Sprossungen sich abschnürten, wie es auch oben für die Spermatogenese angegeben wurde.

So resultieren aus einer Sporenmutterzelle die üblichen 4 Sporen, wie das schon bei den Algen (Florideen) der Fall war. Sie sind durchweg mit einer dicken Membran umgeben und können auch längere zur Keimung ungünstige Zeiten lebend überdauern. Der Bau der Zellwand kann ziemlich kompliziert sein. Als ein Beispiel für viele verweise ich auf die detaillierte Schilderung, die von Beer (Ann. of Bot. Vol. 20, 1906) für Riccia gegeben wurde. Wir lesen da, daß vor allem das Exospor komplizierter, das Endospor dagegen einfacher gebaut ist.

Die Sporen machen sich bald aus dem Tetradenverbande frei, nur bei Sphaerocarpus bleiben sie dauernd zusammen. Bei den Lebermoosen entwickeln sich nicht alle Archesporzellen schließlich durch Teilung zu Sporen. Wie in dem Artikel über „Moose" (S. 1068 ff.) zu lesen ist, bilden sich einige auch zu Elateren oder zu Nährzellen um.

Den Laubmoosen fehlen entsprechende Bildungen völlig.

Ob den Moosen um das Archespor noch ein besonderes „Tapetum" zukommt, wie wir das bei den Farnen und in den Antheren der Phanerogamen kennen lernen werden (vgl. den Artikel „Fortpflanzung der Farne" usw.), ist eine Frage, die verschieden beantwortet werden kann. Hannig (Flora 1911) macht wenigstens darauf aufmerksam, daß bei den Laubmoosen das Archespor von einer „Nährschicht" allseitig umgeben ist, die man als „Vorläufer" eines Tapetums auffassen könne, und bei Goebel (Flora 1906) lesen wir, daß z. B. bei Dicnemon calycinum die Archesporzellen durch das Eindringen dieser seitlich gelegenen sterilen Zellen selbst voneinander getrennt werden können. Für die Lebermoose kann man höchstens den Anthoceroteen ein primitives Tapetum zusprechen.

6. Generationswechsel, Chromosomenzahlen. Bei den Moosen kann man nach unseren Ausführungen von einem strikten Generationswechsel sprechen (vgl. die Einleitung S. 187), und zwar würde die die Sexualorgane tragende gametophyte die „haploide" (x) Chromosomenzahl, die auf diese folgende sporophyte die „diploide" (2 x) Zahl besitzen. Viel wirkliche Zählungen sind allerdings noch nicht gemacht. Es mag bei dieser Gelegenheit erlaubt sein, auf das Wenige hinzuweisen, was wir hier exakt wissen.

Danach sind als haploide Zahlen bestimmt bei den Laubmoosen: Mnium hornum 6, Bryum capillare 10, Polytrichum juniperinum 6, Pogonatum rhopalophorum 8, Atrichum angustatum 8, Atrichum undulatum 17, Amblystegium serpens 12, Ambl. riparium 24 — bei den Lebermoosen: Riccia lutescens und crystallina 4, R. glauca 7 bis 8, Pallavicinia Lyellii 8. Ueberall finden wir somit sehr niedrige Zahlen im Gegensatz zu den mit vielen Chromosomen ausgestatteten Farnen (vgl. den Artikel „Fortpflanzung der Farne").

Der Reduktionsteilung scheint bei den diöcischen Moosen die Aufgabe zuzufallen, die Geschlechter zu trennen. Wir wissen nämlich aus den Untersuchungen von Blakeslee und Noll (Bot. Gaz. **42**, 1906), daß das Lebermoos Marchantia, aus denen von Él. und Ém. Marchal, daß die diöcischen Laubmoose Barbula unguiculata, Bryum argenteum, Ceratodon purpureus im Sporophyten noch beide Geschlechter führen. Strasburger (Histologische Beiträge **7**, 1909) war es dann, der für Sphaerocarpus terrestris und californicus, deren Tetraden ja beisammen bleiben, nachwies, daß hier genau zwei Sporen zu ♂, zwei zu ♀ Individuen auswachsen. Wird bei den Laubmoosen künstlich die Reduktionsteilung unterdrückt, wie bei den gleich zu besprechenden „aposporen" Pflänzchen, so entstehen auch anstatt der diöcischen „synöcische" Exemplare, mit beiderlei Geschlechtsorganen in einem Gametangienstande.

7. Aposporie. „Plurivalente" Moos-Rassen. Wir werden weiter unten sehen, daß bei den Farnen häufig aus einer Sporophyt-Generation adventiv wieder ein Sporophyt hervorgehen kann. Das kommt bei den Moosen nicht vor. Hier tragen die Adventivbildungen an Sporophyten ausschließlich gametophyten Charakter. Es handelt sich also um eine Aposporie. Sie ist bei einer ganzen Reihe von Laubmoosen nicht schwer hervorzurufen, indem durch Verwundungen des Sporogons oder dessen Stieles Protonemafäden künstlich austreiben. Das hatte schon Stahl 1876 gesehen, das war von Pringsheim und Correns bestätigt worden, aber erst Él. und Ém. Marchal kultivierten dann diese Protonemen weiter, bis sie beblätterte Moospflänzchen mit Geschlechtsorganen hervorbrachten. Cytologisch unterschieden sich diese apospor erzeugten Individuen von den normalen dadurch, daß sie die doppelte Chromosomenzahl von der normalen besaßen. Es war somit eine „bivalente" Rasse durch das Experiment hervorgerufen. Diese war leider bei den diöcischen Moosen total steril, bei den monöcischen (Amblystegium serpens, A. subtile, Barbula muralis) dagegen fertil. So konnte eine Kopulation zweier diploider Gameten zu einem didiploiden Sporophyten erreicht werden. Dieser vermochte ganz normal seine Reduktionsteilung durchzumachen und wieder diploide Sporen zu erzeugen. Die bivalente Rasse war also dauernd lebensfähig. Ja, bei Amblystegium serpens konnten die beiden Forscher durch erneute künstlich induzierte Aposporie ein — jetzt „tetravalentes" — Protonema mit 4 x Chromosomen hervorrufen. Diese Rasse blieb aber steril, eine Anhäufung von 8 x Chromosomen durch eine Kernverschmelzung bei der Kopulation erwies sich als unmöglich.

Von ganz besonderem Interesse ist die bivalente Rasse von Phascum cuspidatum. Denn sie ist von der univalenten in ihrem Habitus total verschieden. Mit der Chromosomenverdoppelung sind „neue Merkmale" aufgetreten, die sich sicher auch durch die Vererbung fixieren ließen, wenn die Rasse fertil wäre. Das ist nun leider nicht der Fall. Aber auch so scheinen hier die Beziehungen zwischen Chromosomenvermehrung und „Mutation" klar vor Augen zu liegen.

Häufig ist bei den Moosen die „normale" Vermehrung durch vegetative Brutzellen

ersetzt. Doch wurde darüber bereits in dem Artikel „M o o s e“ berichtet.

8. **Chromatophoren - Reduktion.** Zum Schluß sei mit ein paar Worten noch auf die Frage eingegangen, ob ein der Chromosomenreduktion analoger Vorgang für die Chromatophoren existiert, wenigstens in den Fällen, bei denen eine b e s t i m m t e Zahl für die Zellen charakteristisch ist, wie bei den Anthoceroten. Man bringt bekanntlich die Chromosomen in Verbindung mit Uebertragung der „Erbsubstanzen“ und hat daraus auch eine absolute Sonderstellung der Phänomene postuliert, die sich bei ihrer Reduktion abspielen. Da nun gerade bei vielen Moosen die Zahl der Chromatophoren in der Zelle schon so „fixiert“ ist wie sonst nur die der Chromosomen, so konnte man denken, daß auch die Erreichung dieser Zahlen ähnlich vor sich gehen würde. N ě m e c hat (1910) nachgewiesen, daß das nicht der Fall ist, und damit die Sondererscheinungen bei den Chromosomen in ein besonders helles Licht gerückt. Auf die erst kürzlich publizierten Untersuchungen von S a p ě h i n (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1911), in welcher Weise den Sporen der Laubmoose und vieler Anthoceroten überhaupt nur ein einziges Chromatophor zugeteilt wird, während die vegetativen Zellen deren viele besitzen, sei an dieser Stelle nur verwiesen.

Literatur. *Außer den in dem Artikel „Moose“ angeführten Arbeiten und den im Text kurz gegebenen Hinweisen seien hier noch genannt:* ***Ch. E. Allen****, Cell structure, growth and division in the antheridia of Polytrichum juniperinum Willd. Archiv f. Zellforschung, Bd.* **8**, *1912. —* ***F. Cavers****, The interrelationships of the Bryophyta. New Phytology, reprint No.* **4**, *Cambridge 1911. —* ***G. M. Holferty****, The archegonium of Mnium cuspidatum, Bot. Gaz. vol.* **27**, *1904. —* ***Él. und Ém. Marchal****, Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les mousses dioiques. Mém. Acad. roy. Belgique Cl. d. sc., II. sér., t. I., 1905. —* ***Dieselben****, Aposporie et sexualité chez les mousses I—III. Bull. Acad. roy. Belgique Cl. d. sc., 1907, 1909, 1911. —* ***A. C. Moore****, Sporogenesis in Pallavicinia. Bot. Gaz. vol.* **40**, *1905. —* ***H. Schenck****, Ueber die Phylogenie der Archegoniaten und der Characeen. Englers Jahrbuch, Bd.* **42**, *1908. —* ***M. Wilson****, On Spore formation and nuclear division in Mnium hornum. Ann. of Bot, Vol.* **23**, *1909. —* ***Derselbe****, Spermatogenesis in the Bryophyta. Ann. of Bot., Vol.* **25**, *1911. —* ***W. L. Woodburn****, Spermatogenesis in certain Hepaticae. Ann. of Bot., Vol.* **25**, *1911.*

G. Tischler.

b. Farne.

1. Der Entwickelungsgang eines Farnes. 2. Unregelmäßigkeiten in dem Entwickelungszyklus. 3. Das Verhalten der Kerne. 4. Theorien über den Generationswechsel. 5. Antheridien und Archegonien. 6. Befruchtung. 7. Entwickelung des Embryos. 8. Sporangien. 9. Vergleichung der Antheridien, Archegonien und Sporangien. 10. Heterosporie.

1. Der Entwickelungsgang eines Farnes. Der gemeine W u r m f a r n, D r y o p t e r i s (N e p h r o d i u m, A s p i d i u m) f i l i x - m a s (L.) Schott., soll als Beispiel für den Entwickelungsgang eines Farnes dienen. Er hat einen schräg liegenden, ausdauernden Stamm mit einem endständigen Büschel von Blättern. Die abfallenden Blätter lassen ihre Basis am Stengel zurück, und diese Blattbasen bedecken den älteren Teil des Sprosses. In den Boden sendet der letztere dünne Wurzeln. Die Pflanze ist also physiologisch selbständig: sie besorgt ihre Ernährung durch die Assimilation ihrer Blätter und durch die Wasseraufnahme ihrer Wurzeln. Dies ist der S p o r o p h y t oder die sporentragende Generation (Fig. 1).

Die Erzeugung der Sporen geschieht an den assimilierenden Blättern; unser Farn steht also auf einer niederen Stufe der Diffe-

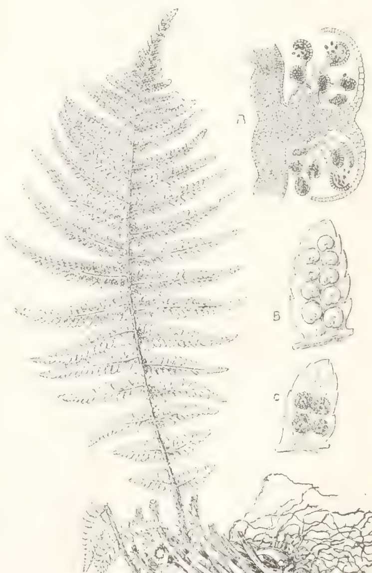


Fig. 1. D r y p o t e r i s f i l i x - m a s (L.) Schott. Verkleinert. A Sorus, quer durchschnitten. Nach K n y. B Fiederchen mit jungen, noch vom Indusium bedeckten Sori. C Desgleichen in älterem Stadium mit geschrumpftem Schleier. Aus S t r a ß b u r g e r s Lehrbuch.

renzierung. An der Unterseite der Fiederblätter sitzen die sogenannten Sori, das sind Häufchen von kleinen Kapseln, Sporangien, die auf einer wulstigen Erhebung des Blattes, dem Receptakulum, sitzen, und von dem häutigen Indusium wie mit einem Schirm überdeckt werden (Fig. 1, A, B, C). Jedes Sporangium besteht aus einem Stiel und einer auf diesem sitzenden linsenförmigen Kapsel. Sie ist umgeben von einem Ring verdickter Zellen (dem Annulus). Die Zellen des Ringes bleiben an einer Seite des Sporangiums unverdickt, und an dieser Stelle bricht die Kapsel bei der Reife auf. In der Kapsel werden zahlreiche Sporen gebildet; sie sind alle gleichgestaltet und bestehen aus einer einzigen Zelle, die schützend umgeben ist von einer rauhen, dunkel gefärbten Wand.

Sind die Sporangien reif, so tritt eine Gestaltsänderung der Zellen des Ringes ein. Der ganze Ring streckt sich allmählich gerade, kehrt dann aber plötzlich wieder in seine alte Form zurück. Dadurch werden die Sporen mechanisch herausgeschleudert. Das Aufreißen des Sporangiums und die Bewegungen des Ringes haben ihre Ursache in der Austrocknung der Ringzellen (vgl. den Artikel „Bewegungen der Pflanzen").

Jedes Sporangium produziert gewöhnlich 48 Sporen, in einem Sorus mögen etwa 100 Sporangien stehen, auf jedem Blatt befinden sich ziemlich viele Sori; eine einzige Pflanze erzeugt also in einem Jahr viele Millionen von Sporen. Jede einzelne Spore hat einen Kern und Protoplasma, enthält also die für das Leben des Individuums wesentlichen Bestandteile.

Die große, ausdauernde Farnpflanze oder die sporentragende Generation, wie wir sahen, erhält und ernährt sich selbständig jahrelang als Landpflanze; es besteht an und für sich keine Grenze für ihr Alter. Für den Laien ist sie der „Farn" schlechthin, da von ihm in der Regel der unscheinbare Gametophyt nicht beachtet wird.

Der Sporophyt ist auch imstande sich rein vegetativ fortzupflanzen. Auf den älteren Blattbasen werden Knospen gebildet, die Blätter und Wurzeln hervorbringen. Die jungen Pflanzen, die der Mutterpflanze in allem vollkommen gleichen, können sich von dieser loslösen und selbständig weiterleben. Diese Erscheinung wird als Knospenbildung bezeichnet (Brutknospen). Sie begegnet uns bei vielen Farnen wieder, in Einzelheiten natürlich verschieden. Sehr häufig tritt sie auch auf bei den Lycopodinen, während sich bei Equisetum und Psilotum unterirdische Bulbillen finden. Das Resultat ist immer eine rein vegetativ entstehende Wiederholung der Charaktere der Mutterpflanze, eine Wiederholung, die vielmal nacheinander vor sich gehen kann.

Die aus den Sporangien entleerten Sporen bedürfen zur Keimung einer angemessenen Feuchtigkeit und passenden Temperatur. Sind diese vorhanden, so wird die umgebende Haut gesprengt, der Inhalt der Zelle tritt heraus, und mit fortschreitendem Wachstum setzen Zellteilungen ein. Der Zellkörper, der so entsteht, heißt das „Prothallium"; er ist gewöhnlich anfangs zungenförmig, um schließlich Herzform anzunehmen. (Fig. 2, A). Das Prothallium liegt flach

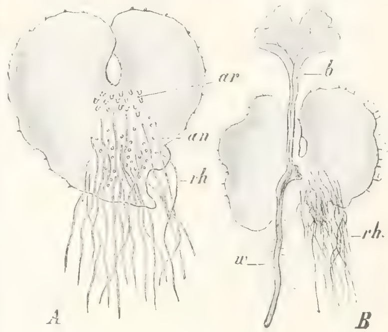


Fig. 2. Dryopteris filix-mas (L.) Schott. A Prothallium von der Unterseite: ar Archegonien, an Antheridien, rh Rhizoiden. B Prothallium mit jungem Farn, der mit seinem Fuße an ihm festsitzt: b erstes Blatt, w erste Wurzel. Vergrößerung ca. 8-fach. Aus Straßburgers Lehrbuch.

oder schräg dem Substrat an und ist an diesem durch zahlreiche Rhizoiden befestigt, die, von der Unterseite entspringend, als Wurzeln funktionieren. Es ist grün und kann sich ernähren durch Photosynthese, ist also morphologisch und physiologisch unabhängig von der Farnpflanze. Wir sehen in dem Prothallium die andere Generation, den Gametophyten.

Vermehrung durch Knospung tritt bei den Prothallien in der Regel nicht ein, nur in einigen Fällen ist das zu beobachten. Besondere „Gemmen" können gebildet werden, aus denen nach der Trennung vom Mutter-Prothallium rein vegetativ neue Prothallien entstehen. Oder in einigen wenigen Fällen können Stücke des Prothalliums sich loslösen und selbständig weiterwachsen, wodurch vegetative Vermehrung bewirkt wird. Diese Art der Vermehrung heißt: Knospung oder Sprossung des Gametophyten. Sie findet sich bei den Farnen nur gelegentlich, ist aber bei einigen anderen

Pteridophyten häufig, und ganz allgemein vorhanden bei den Bryophyten.

Der Gametophyt hat seinen Namen daher, weil er die Sexualzellen oder Gameten trägt, und zwar werden in den Antheridien die männlichen Gameten oder Spermatozoiden, in den Archegonien je ein weiblicher Gamet, das Ei, erzeugt.

Antheridien und Archegonien sitzen oft beisammen auf demselben Prothallium, das man dann als hermaphrodit bezeichnen kann (Fig. 2, A). Aber es kommt auch häufig vor, besonders in dicht wachsenden Kulturen, daß die Prothallien eingeschlechtlich sind. Auch auf den hermaphroditen Prothallien besteht eine zeitliche Trennung der Geschlechter; die Antheridien reifen gewöhnlich zuerst, dann folgen die Archegonien langsam nach. In dem verhältnismäßig langen Zeitraum ihrer Entwickelung kann dann fortwährend Befruchtung eintreten. Damit ist reichlich Gelegenheit zur Kreuzung gegeben, doch wird auch Selbstbefruchtung häufig eintreten.

Die Sexualorgane sitzen an der Unterseite des Prothalliums, die Antheridien näher an der Basis, die Archegonien dicht an dem herzförmig eingebuchteten Scheitel. Die Antheridien sind halbkugelige Gebilde (Fig. 3; vgl. auch unten S. 204). Das reife Antheridium

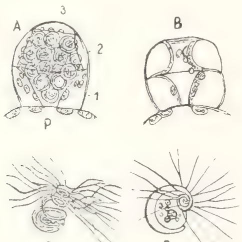


Fig. 3. Polypodium vulgare L. A Reifes, B entleertes Antheridium. p Prothalliumzelle, 1 und 2 Ringzellen, 3 Deckelzelle. A und B Vergrößerung 240-fach. C und D Spermatozoiden. Vergrößerung 540-fach. Aus Straßburgers Lehrbuch.

platzt, wenn Wasser von außen zutritt, da der in ihm enthaltene Schleim aufquillt. Die in ihm gebildeten Spermatozoiden gelangen in das umgebende Wasser, in dem sie mit Hilfe von Geißeln frei herumschwimmen.

Das Farn-Archegonium ist wie das gleichnamige Organ der Moose ein flaschenförmiges Gebilde (vgl. S. 192), das mit seiner Basis in das Gewebe des Prothalliums eingesenkt ist, während der zylindrische Hals sich nach unten vorstreckt (Fig. 4). Auch hier muß Wasser von außen zutreten, um das Archegonium zu öffnen. Der Hals wird dadurch an seiner Spitze nach außen geöffnet, und von dieser Oeffnung führt nun ein Kanal durch den Hals hindurch in den Bauch des Archegoniums, zum Ei, das ziem-

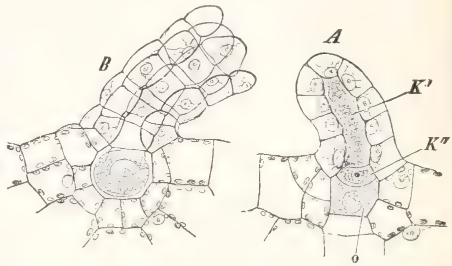


Fig. 4. Polypodium vulgare. A unreifes Archegonium: K′ Halskanalzelle, K″ Bauchkanalzelle, o Ei. B reifes, geöffnetes Archegonium. Vergrößerung 240-fach. Aus Straßburgers Lehrbuch.

lich an der Basis des ganzen Gebildes gelagert ist (Einzelheiten vgl. S. 205). Die Befruchtung erfolgt, indem ein Spermatozoid mit dem Ei verschmilzt. Das von außen auf das Prothallium kommende Wasser ist also das Medium, das zum Vollzug der Befruchtung notwendig vorhanden sein muß; man kann experimentell nachweisen, daß bei Abwesenheit dieses Wassers die Sexualorgane sich nicht einmal öffnen.

Die Verschmelzung des Spermatozoids mit dem Ei ergibt eine Zelle, Zygote genannt, die sich sofort mit einer Wand umhüllt. Diese Zelle bildet den Ausgangspunkt für die Entwickelung einer neuen Farnpflanze ähnlich derjenigen, von der wir oben ausgingen. Die Zygote wächst, geht wiederholte Zellteilungen ein, und bildet so einen Embryo, der zunächst noch von dem Prothallium ernährt wird, auf welchem er als Parasit lebt. Dann differenziert sich das Gewebe des Embryos in Stengel, Blatt und Wurzel, ein einem Haustorium ähnliches Organ stellt die Verbindung mit dem Prothallium her (Fig. 5). Der Zustand der Abhängigkeit vom Prothallium dauert, bis die junge Pflanze ein Blatt und eine Wurzel gebildet hat, die ihre Aufgabe erfüllen. Dann verfault das Prothallium, und die junge Pflanze lebt nun weiter als selbständiger „Farn", mit all den charakteristischen Merkmalen des Sporophyten, von dem wir ausgingen. Nun ist der Entwickelungsgang vollendet.

Wir haben gesehen, daß er sich aus zwei verschiedenen Phasen, Generationen genannt, zusammensetzt; zweimal im Laufe

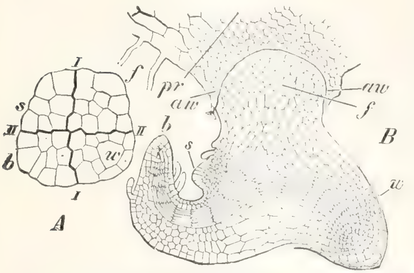


Fig. 5. A Pteris serrulata. Aus dem Archegonium befreiter Embryo im Längsschnitt. Nach Kienitz-Gerloff. I Basalwand, II Transversalwand, die die Eizelle in Quadranten teilt: f Anlage des Fußes, s des Stammscheitels, b des ersten Blattes, w der Wurzel. B Pteris aquilina. Weiterentwickelter Embryo. Nach Hofmeister. f Fuß, noch im erweiterten Archegoniumbauch, aw steckend, pr Prothallium. Vergrößerung. Aus Straßburgers Lehrbuch.

seines Lebens ist der Farn repräsentiert durch eine einzige Zelle, nämlich einmal durch die von der eigentlichen Farnpflanze erzeugte Spore, und dann durch die Zygote, die im Prothallium entsteht. Zwischen diesen beiden Grenzsteinen liegen zwei ausgedehntere Entwickelungsstadien, nämlich das Prothallium oder der Gametophyt und die Farnpflanze oder der Sporophyt. Diese wechseln miteinander regelmäßig ab. A erzeugt B und dann B wieder A und so immer fort. Die zwei Generationen sind sehr voneinander verschieden in der äußeren Gestalt und im Bau des Gewebes, sowie in ihrer Beziehung zum Wasser. Die Farnpflanze ist strukturell ein dem Leben auf dem Lande angepaßter Organismus, unser Wurmfarn lebt bei den durch unsere Atmosphäre gewöhnlich gegebenen Bedingungen. Zudem ist ja Trockenheit notwendig zur Erfüllung seines Lebenszweckes, nämlich bei der Ausstreuung der Sporen. Das Prothallium, auf der anderen Seite, ist schlecht ausgestattet für den Aufenthalt in trockener Luft, und sein Lebenszweck, die Befruchtung, kann sogar nur bei Gegenwart von äußerem Wasser erreicht werden. Nun kann mit Recht die Befruchtung für das wichtigste Ereignis im Leben der Pflanze halten. Ihre absolute Abhängigkeit vom Vorhandensein des Wassers bei den Farnen ist also eine Tatsache, die beachtet werden muß. Ein Farn ist ein Organismus, der sozusagen mit einem Fuß im Wasser, mit dem anderen auf dem Lande lebt; er ist in gewissem Sinn **amphibisch.** Diese einander ablösenden Entwickelungsstufen mögen ihre Entstehung einer Auswanderung unserer Organismen aus dem Wasser auf das feste Land verdanken. Der Gametophyt ist das konservative Stadium, er hat bis zu einem gewissen Grade die „Wassercharaktere" beibehalten; der Sporophyt ist das neu Entstandene, er hat Charaktere angenommen, die dem neuen Wohnort angepaßt sind.

Das beigefügte Schema zeigt die Aufeinanderfolge der verschiedenen Ereignisse in dem vollständigen Lebenslaufe eines Farnes (Fig. 6). Es sei erwähnt, daß ein

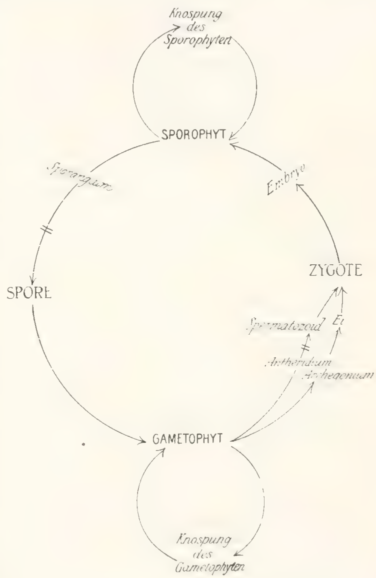


Fig. 6. Schema, das die aufeinanderfolgenden Phasen in der Lebensgeschichte einer Pteridophytenpflanze zeigt.

ähnlicher Entwickelungszyklus auch für die anderen Pteridophyten aufgestellt worden ist. Die Einzelheiten in der Form und das Verhältnis der beiden Generationen mögen verschiedene sein, das Schema ist für alle dasselbe. Es gilt auch für die Bryophyten, nur daß hier der Sporophyt zeit seines Lebens vom Gametophyt abhängig ist, letzterer also die beherrschende Generation darstellt.

2. Unregelmäßigkeiten in dem Entwickelungszyklus. Natürlich wird sich die Frage erheben, ob der Lebenslauf eines Farnes oder auch anderer Archegoniaten

sich immer streng nach dem Schema abspielt, wie wir es in Figur 6 dargestellt sehen. Bei vielen Pteridophyten, so bei den Lycopodiales und Equisetales ist das mit ziemlich großer Regelmäßigkeit der Fall. Aber bei den Farnen sind häufige Abweichungen von jener regelmäßigen Reihenfolge beobachtet worden. Diese Abweichungen lassen sich in zwei Gruppen vereinigen; die eine Gruppe umfaßt die Erscheinungen der Aposporie, die andere die der Apogamie.

Wir sprechen von Aposporie, wenn durch rein vegetatives Wachstum ein direkter Uebergang von den Geweben und Organen des Sporophyten zu solchen stattfindet, die charakteristisch sind für den Gametophyten. Das ist der Fall, wenn bei gewissen Farnen ein richtiges Prothallium entsteht, ohne daß vorher eine Spore gebildet wurde. Dieses kann von dem Sorus oder selbst aus den Zellen eines Sporangiums erzeugt werden, ohne daß dabei das innere Gewebe, aus dem die Sporen entstehen, beteiligt wäre. Die apospore Entwickelung geht aber auch von anderen Stellen als dem Sorus aus, so häufig vom Scheitel, oder von dem Rande, oder von der Oberfläche eines Fiederchens (Fig. 7). Von jungen Pflanzen weben und Organen, die charakteristisch für den Gametophyten sind, zu solchen, die den Sporophyten kennzeichnen, ohne daß dazwischen ein Sexualakt stattfindet, bezeichnen wir als Apogamie. Der häufigste Fall ist der, daß auf einem anscheinend normalen Prothallium, ohne Beteiligung der Eizelle, eine junge Pflanze entsteht durch direktes Auswachsen vegetativer Zellen, obgleich die Lage, die die junge Pflanze einnimmt, dieselbe sein kann, wie die eines normal gebildeten Embryos (Fig. 8). Das apogame Wachstum tritt jedoch nicht immer so regelmäßig in die Erscheinung; in manchen Fällen zeigt es unzweifelhaft abnorme Formen.

Lang hat Fälle beschrieben, in denen zehn oder mehr Wurzeln gebildet wurden ohne die übrigen Glieder des Sporophyten. In anderen Fällen hat man auf dem Prothallium vereinzelt stehende Sporangien gesehen, ohne die normalen vegetativen Organe des Sporophyten. Immer aber ist die wesentliche Bedingung erfüllt, daß von dem Prothallium ohne Sexualakt Gewebe und Organe erzeugt wurden, welche für den Sporophyten charakteristisch sind.

Wir sehen also, daß der Uebergang von einer Generation zur anderen nicht absolut vermittels der Spore bezw. der Zygote zu



Fig. 7. Polystichum angulare, var. pulcherrimum. Fiederblättchen, das dicht am Scheitel ein Prothallium mit Archegonien (arch) gebildet hat; ein Beispiel apikaler Aposporie. Vergrößerung 10-fach.

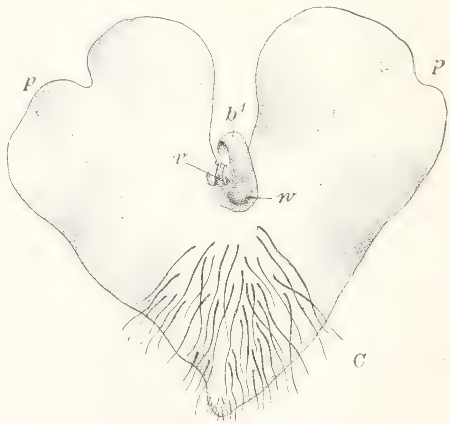


Fig. 8. Pteris cretica L. Ein ganzes Prothallium von der Unterseite gesehen, mit jungem, apogam entstandenem Sproß: p Prothallium, b^1 erstes Blatt, v Stammscheitel des apogamen Sprosses, w die Wurzel. Nach de Bary.

abgetrennte Blätter, im feuchten Raum kultiviert, zeigen ganz besonders diesen Entwickelungsmodus; und häufig findet man ihn bei gewissen Farnen, die mutmaßlich Bastarde sind.

Den umgekehrten Uebergang, von Ge- geschehen braucht, da ja das kritische Ereignis, nämlich die Erzeugung der Spore bezw. der Zygote, gar nicht immer als jeweiliger Abschluß der betreffenden Generation eintritt. Dieser Mangel an scharfen Grenzen zwischen den beiden Generationen der

archegoniaten Pflanzen haben Anlaß zu mancher Diskussion gegeben, und die Meinungsunterschiede haben sich konzentriert auf die Frage nach dem Ursprung der beiden Generationen. Davon soll weiter unten gesprochen werden.

3. Das Verhalten der Kerne. Infolge des Mangels an scharfen Unterscheidungsmerkmalen zwischen den beiden Generationen erscheinen Diskussionen wie die obigen endlos und fruchtlos. Als ein willkommener Fortschritt in dieser Frage wurde es deshalb begrüßt, als man entdeckte, daß zwischen den zwei Generationen cytologische Unterschiede bestehen. Die ganze Lehre vom Generationswechsel bei den Archegonien schien dadurch auf einen höheren Standpunkt gerückt.

Die Kernteilung verläuft ja (vgl. den Artikel „Zelle") nach bestimmten Regeln. Aus dem Kern schälen sich die Chromosomen stets in konstanter Zahl heraus. Jeder Tochterkern erhält die Hälfte des Chromatins des Mutterkerns.

Die Zahl der Chromosomen ist bei jeder Pflanze annähernd konstant, aber nur in der jeweils zur Untersuchung gelangenden Generation. Strasburger zeigte nämlich, daß betreffs der Zahl der Chromosomen ein Unterschied zwischen den beiden Generationen besteht. Er stellte fest, daß die Zahl der Chromosomen, die bei den Teilungen der Kerne des Gametophyten auftreten, nur halb so groß ist wie diejenige, die sich in den Kernen des Sporophyten findet. Er zeigte ferner, daß periodische Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte stattfindet bei der Tetradenteilung, die der Bildung der Sporen vorangeht. Damit beginnt der Gametophyt. Auf der anderen Seite muß bei der Befruchtung eine Verdoppelung der Chromosomenzahl eintreten, bei jenem Prozeß also, der dem Sporophyten den Ursprung gibt. Auf Grund dieser Befunde hat man den Sporophyten als die diploide oder die 2x-Generation, den Gametophyten als die haploide oder die x-Generation bezeichnet. Die Sporenmutterzelle einerseits und das befruchtete Ei andererseits stellen also die Uebergangspunkte von einer Chromosomenzahl zur anderen dar; sie sind die Grenzen zwischen den zwei Generationen.

Fragt sich nun, wie verhält es sich mit der Zahl der Chromosomen in den Fällen, wo Apogamie bezw. Aposporie vorkommt. Bei Aposporie entsteht, wie wir sahen, die neue Generation ja nicht aus Zellen, die normalerweise die Sporen bilden, sondern aus Zellen der Wand des Sporangiums oder sonstwo. Nun hat Farmer gesagt, daß der Begriff „Aposporie" implizite verlange, daß keine Reduktionsteilung im Entwickelungsgang des Organismus auftrete. In der Tat hat Digby gezeigt, daß für Nephrodium pseudo-mas, var. cristata apospora, wo das Prothallium direkt aus dem Rande oder der Oberfläche eines Blattes hervorgeht, jegliche Reduktion unterbleibt; hier haben sowohl der Sporophyt wie der Gametophyt ungefähr 50 Chromosomen (Fig. 9). Ein anderes Beispiel ist Athyrium



Fig. 9. Nephrodium pseudo-mas, var. cristata (Cropper). Apogamer Uebergang vom Prothallium zum Sporophyt, und darauffolgend die apospore Entstehung des Prothalliums am Scheitel und Rande des Blattes. Nach Lang.

filix foemina, var. clarissima. Bei diesem Farn finden wir Apogamie und Aposporie, und die cytologischen Untersuchungen ergeben, daß die Chromosomenzahl durch den ganzen Entwickelungsgang dieselbe ist, nämlich ungefähr 90: das ist annähernd die Zahl, die wir bei dem diploiden Stadium des normalen Athyrium filix-foemina finden. Also ist die Reduktion einfach unterblieben. Da nun das Prothallium schon selbst diploid ist, so wäre konsequenterweise Befruchtung unnötig, um einen diploiden Sporophyten zu erzeugen. Apogame Sprossung würde genügen. Farmer hat es auch ausgesprochen, daß wo Aposporie schon vorhanden, Apogamie eine notwendige Folge ist. Beide Erscheinungen sind von Strasburger beobachtet worden bei Marsilia Drummondii A. Br.

Etwas anders liegt die Sache nun bei Lastraea pseudo-mas, var. polydactyla. Hier wird zwischen zwei benachbarten Zellen des Prothalliums die Wand partiell aufgelöst, der Kern der einen Zelle wandert

in die andere hinüber. Dieser Vorgang wird als eine Art irregulärer Befruchtung betrachtet; denn die beiden Kerne verschmelzen schließlich. Der aus dieser Zelle entstandene Sporophyt zeigt bei allen Teilungen seiner Kerne die doppelte Chromosomenzahl, gerade so wie die normal aus dem Sexualakt hervorgehende Pflanze. Es ist klar, daß wir es hier mit einer geringeren Abweichung von dem normalen Zyklus zu tun haben, als bei den oben (S. 200) beschriebenen Fällen. Natürlich folgt hier auch keineswegs Aposporie, sondern die Sporen werden ganz normal gebildet.

Wir haben also in Wirklichkeit zwei Typen von Apogamie: der eine Typus ist repräsentiert durch Athyrium filix-foemina, var. clarissima, wo keine Kernverschmelzung stattfindet; der Gametophyt ist hier schon diploid, da die Reduktionsteilung unterbleibt; den anderen Typus sehen wir in Lastraea pseudo-mas, var. polydactyla, wo irreguläre Kernfusion eintritt, im übrigen aber der normale Kernzyklus in keiner Weise gestört ist. Es scheint, als ob bei dem ersteren Typus die Reduktion auf irgendeine Weise verhindert würde, vielleicht infolge einer Ungleichheit der Zahl der Chromosomen der Eltern. Nicht zu vergessen ist, daß einige der in Betracht kommenden Formen sehr wahrscheinlich Bastarde sind. Ein Unterschied in der Zahl der Chromosomen bei den Eltern ergäbe eine Verwirrung bei der Tetradenteilung, wenn, wie angenommen wird, die Paarung der elterlichen Faktoren (Merkmale) zu Beginn jenes Prozesses stattfindet. Bei dem zweiten Typus, vertreten durch Lastraea pseudo-mas, var. polydactyla, ist die irreguläre Kernverschmelzung nichts anderes als ein Ersatz für die normale Sexualität.

Wir haben oben gesehen, bei Athyrium filix-foemina, var. clarissima, daß der Gametophyt diploid sein kann. Bleibt die Frage: gibt es auch irgendwo einen haploiden Sporophyten? Dies ist wohl der Fall bei Lastraea pseudo-mas, var. cristata Dr.; hier entstehen die Prothallien direkt an den Blättern, also apospor. Die Chromosomenzahl, die innerhalb gewisser Grenzen schwankt (60 bis 78), bleibt annähernd die gleiche während des ganzen Entwickelungsganges; sie ist die Hälfte der Zahl, die wir normalerweise bei Lastraea pseudo-mas finden (144). Hier ist also während des ganzen Entwickelungsganges, den Sporophyten eingeschlossen, die haploide Chromosomenzahl vorhanden. Aehnlich bei Nephrodium molle, die auf dem Prothallium entstehenden Sporophyten haben 64 bis 66 Chromosomen, das ist die für das Prothallium charakteristische Chromosomenzahl.

Alle diese Tatsachen lassen klar erkennen, daß die aus der Verschiedenheit der Chromosomenzahl bei den miteinander abwechselnden Generationen gezogenen Schlüsse nicht ohne weiteres verallgemeinert werden dürfen. Man könnte sogar dadurch veranlaßt sein, auf Chromosomenzahlen keinen Wert zu legen. Aber es muß doch daran erinnert werden, daß trotz der Häufigkeit der erwähnten Abweichungen doch weitaus die Mehrzahl der Farne den normalen Entwickelungsgang durchmacht, und das gilt noch mehr für andere Abteilungen der Pteridophyten. Das Verhältnis der Chromosomenzahlen, wie es für gewöhnlich zwischen den beiden Generationen besteht, behält seine Bedeutung; auch wird es die ihm zukommende Rolle spielen bei der Erforschung der Geschichte der vergangenen Formen. Zudem erscheint es doch wahrscheinlich, daß diese Abnormitäten nicht etwas darstellen, das einen festen Platz einnimmt in der Stammesgeschichte der Pflanzen, bei denen sie auftreten. Anders läge die Sache, wenn in einem der großen Stämme sich ein Zweig fände, der diese abweichenden Charaktere definitiv erworben hätte: z. B. ein permanenter Archegoniatenstamm ohne jede Chromosomenunterschiede. Aber ein solcher ist durchaus nicht vorhanden. Ueberall finden wir dasselbe: aus dem haploiden Gametophyten entsteht durch die Befruchtung der diploide Sporophyt, der bei der Teilung der Sporenmutterzellen Reduktion aufweist, so daß aus den Sporen wieder das haploide Prothallium hervorgeht. Das geht so konstant vor sich, daß die Erkenntnis dieses Entwickelungsganges als des „normalen“ nicht erschüttert werden kann durch Unregelmäßigkeiten, die alle den Charakter individueller und wohl nicht dauernder Abweichungen tragen. Die Annahme, daß der oben geschilderte Zyklus bei den heutigen Archegoniaten und bei ihren Vorfahren der normale ist und war, wird nicht erschüttert.

4. Theorien über den Generationswechsel. Die Erkenntnis, daß die Ontogenie der Archegoniaten in zwei miteinander abwechselnden Phasen verlaufe, die normalerweise verschiedene Chromosomenzahlen besitzen, hat die Frage nach deren Ursprung angeregt. Hat eine der Generationen vor der anderen bestanden, und wenn ja, welche? Diese Frage beantworteten zwei Theorien in verschiedener Weise. Die „homologe“ Theorie nimmt an, daß die beiden Generationen ursprünglich gleich waren, und daß die Unterschiede, welche sie jetzt zeigen, das Ergebnis einer divergierenden Entwickelung aus einem gemeinsamen Anfangs-

stadium sind. Diese Ansicht wurde von Pringsheim ausgesprochen, von Scott u. a. verteidigt und weiter ausgebaut. Die „antithetische“ Theorie dagegen sagt, die beiden Generationen waren von Anfang an verschieden, sie sind nicht aus einer gemeinsamen Quelle herzuleiten. Dies wurde zuerst von Celakovsky klar zum Ausdruck gebracht, von Bower in seinem „Origin of a Land Flora“ weiter entwickelt. Die „antithetische“ Theorie basiert auf Beobachtungen an Archegoniaten und gewissen Algen (Oedogonium und Coleochaete). Ebenso lieferte auch die Vergleichung der Sporogone bei den Lebermoosen besonders instruktives Beweismaterial. Bei allen diesen Formen entsteht der Sporophyt ontogenetisch aus dem befruchteten Ei durch Teilungen. Bei den einfachsten Typen bilden die meisten oder gar alle so entstehenden Zellen Sporen. Man hat deshalb gesagt, daß ursprünglich alle Gewebe des Sporophyten fertil gewesen seien, daß jedoch infolge Sterilisation gewisse von ihnen nicht mehr der Fortpflanzung dienten, sondern zu den vegetativen Geweben des Sporophyten wurden. Diese wären demnach sekundärer Entstehung, und die Hauptaufgabe des Sporophyten war primär in allen Fällen nur die, besondere Keimzellen, die Sporen, zu erzeugen. Der Gametophyt wäre folglich die ursprünglichere Generation und der Sporophyt eine von ihm abgeleitete Form. Diese Schlüsse schienen eine Stütze zu erhalten durch die Entdeckung des Unterschieds in der Chromosomenzahl der beiden Generationen. Zudem ist zu sehen, daß mit dem Unterschied im Aufbau der Gewebe eine Verschiedenheit in der äußeren Form Hand in Hand geht.

Die Sache wurde aber in ein neues Licht gerückt, als gefunden wurde, daß bei verschiedenen Algen ein Unterschied in der Chromosomenzahl besteht bei Individuen, die in der äußeren Gestaltung ihres Thallus völlig gleich sind. Es war lange bekannt, daß bei Dictyota, Polysiphonia und manchen anderen Meeresalgen Tetrasporen und Gameten auf getrennten Individuen gebildet werden, die sich aber sonst vollkommen gleichsehen Die Untersuchung der Chromosomenzahlen hat ergeben (vgl. S. 178), daß die Tetrasporenpflanzen diploid sind wie der Sporophyt der Archegoniaten, die Gameten erzeugenden Pflanzen dagegen haploid, also wie das Archegoniatenprothallium. Von den Verfechtern der homologen Theorie wurde diese Tatsache sofort als Beweis für ihre Lehre herangezogen; und sie taten das mit um so größerer Sicherheit, als gezeigt wurde, daß das Prothallium einiger Farne diploid, der Sporophyt haploid sein kann. Sie hielten es so in einigen Fällen für bewiesen, daß die Form des Individuums und seine Chromosomenzahl in keiner notwendigen Weise in Zusammenhang stehen.

Die Entdeckung des Wechsels der Chromosomenzahlen bei den Algen hatte jedoch noch eine andere Wirkung. Die Frage nach dem Ursprung des Sporophyten, wie sie zunächst für die Archegoniaten erhoben wurde, mußte jetzt schon bei den Thallophyten gestellt werden. Denn es wird ja wohl allgemein angenommen, daß die Archegoniaten von den Algen herzuleiten sind: und, wenn ein Wechsel von cytologisch verschiedenen Generationen schon bei diesen vorhanden ist, so muß er doch wohl bei den Algen-Ahnen der Archegoniaten existiert haben. Da nun weiterhin der Sporophyt bei den betreffenden Algen eine frei lebende Generation ist, während er bei allen Archegoniaten (zummindesten in den Anfangsstadien) in dem Bauch des Archegoniums eingeschlossen ist, so hat man angenommen, daß letzteres ein sekundärer Zustand sei. Endlich besteht ein bemerkenswerter Unterschied zwischen Algen und Archegoniaten in der Lebensweise. Erstere leben im Wasser, letztere auf dem Land. Das führte zu dem Schluß, daß der abhängige Zustand des Sporophyten sekundär angenommen wurde im Zusammenhang mit dem Leben auf dem Lande.

Definitiv beantworten läßt sich die ganze Frage heute nicht. Ein Punkt jedoch scheint klar zu sein: wenn der ursprüngliche Typus des Sporophyten dargestellt ist durch eine frei lebende Pflanze, und wenn die Einschließung desselben im Bauch des Archegoniums eine sekundäre Erwerbung ist, die in Beziehung steht zu der Wanderung aus dem Wasser auf das Land, so kann dieser Vorgang wiederholt stattgefunden haben in verschiedenen Abteilungen. So mag die Umhüllung des Sporophyten durch das Archegonium bei den zwei großen Stämmen der Archegoniaten, den Bryophyten und den Pteridophyten, sich in den beiden Gruppen unabhängig entwickelt haben. Ist dem so, dann brauchte man beide nicht wie bisher als phylogenetisch verwandt zu betrachten, und hätte nicht nötig, die Entwickelungsgeschichte der Farnpflanze in den Termini des Bryophyten-Sporogoniums zu lesen.

Aber durch alle diese Wandlungen in den Anschauungen wird die Frage nach der Herkunft der beiden Generationen nicht berührt. Sie verlegen nur die Diskussion zurück zu stammesgeschichtlich früheren Formen. Aus schon angeführten Gründen erscheint es wahrscheinlich, daß der normale Kernzyklus sich von der Entstehung an bei allen Nachkommen der Pflan-

zen in jeder Generation wiederholte, die Generationswechsel zeigen, und daß in jedem vollständigen Entwickelungskreise der Kernverschmelzung bei der Befruchtung eine Reduktion folgte. Es muß also immer, da der Kreis mit der Sexualität anfängt, zwischen Kernverschmelzung und Reduktion eine Phase von irgendeiner Struktur und von irgendwelcher äußeren Form gegeben haben, mag das auch nur eine einzige Zelle gewesen sein. Diese Phase aber ist eben das, was wir als Sporophyt bezeichnen. Es ist gleichgültig, ob derselbe von dem Gametophyten sich nicht unterscheidet in der Form, wie das bei einigen Meeresalgen der Fall ist, oder so weit verschieden ist, wie bei den landlebenden Archegoniaten. Das Wesentliche ist, daß diese Phase konstant vorhanden ist. Fragen wir nach dem Ursprung dieser Phase, so müssen wir zum Vergleiche jene Algen heranziehen, die einen Kernzyklus von primitiver Einfachheit zeigen. Blieb derselbe in seinen Hauptzügen konstant durch die ganze Nachkommenschaft hindurch, dann muß der Sporophyt immer eine vom Gametophyt unterschiedene Phase gewesen sein. In diesem Sinne war der Generationswechsel immer wahrhaft antithetisch. Die beiden Generationen können im strengen Sinn des Wortes niemals homolog gewesen sein; denn wenn der Kernzyklus immer dem normalen Typus gemäß verlaufen ist, waren sie nicht homogenetisch. Daß eine Verschiedenheit der den beiden Generationen innewohnenden Kräfte und Entwickelungsfähigkeiten vorhanden ist, zeigt sich schon darin, daß die am weitesten differenzierten Strukturen bei dem Sporophyten zu finden sind. Betrachten wir die Landvegetation, die irgendwo die Erdoberfläche bedeckt, so sehen wir, daß die überwiegende Sporophytgeneration alle praktischen Aufgaben der Pflanze erfüllt, und daß in ihr versteckt sind die letzten Spuren des reduzierten Gametophyten.

5. **Antheridien und Archegonien.** Diese Organe der Fortpflanzung zeigen bei allen Pteridophyten im wesentlichen dieselbe typische Struktur, mögen sie auch bei verschiedenen Abteilungen in Einzelheiten abweichen. Ueberdies ist man jetzt allgemein der Ansicht, daß sie Organe „sui generis“ seien, und nicht in irgendeiner Weise durch Abänderung oder Metamorphose aus vegetativen Teilen entstanden sind, so wie z. B. Blätter oder Haare, wie man das einst annahm.

Das Antheridium stellt eine Cyste dar, die Zellen enthält (Spermatocyten, Spermatozoid-Mutterzellen), deren jede einen einzigen männlichen Gameten, ein Spermatozoid, erzeugt (Fig. 3). Es ist umgeben von einer Wand, die gewöhnlich aus einer einzigen Zellschicht besteht. Größe und Lage wechseln bei verschiedenen Formen. Beim Wurmfarn z. B. sind die Antheridien relativ klein und erheben sich von der Oberfläche des Prothalliums. In anderen Fällen, z. B. bei Ophioglossum (Fig. 10), sind

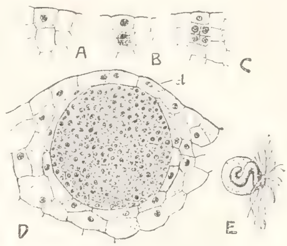


Fig. 10. Ophioglossum vulgatum. A bis C Entwickelung des Antheridiums aus einer oberflächlichen Zelle, D das Antheridium noch geschlossen, E ein Spermatozoid. Nach Bruchmann.

sie sehr groß und tief eingesenkt in das Gewebe des Prothalliums, so daß sie kaum über die Oberfläche desselben hervorragen. Zwischen diesen beiden Extremen finden sich alle Zwischenstufen.

Auch das Archegonium hat die Beschaffenheit einer Cyste, die eine einzige Reihe von Zellen enthält, deren Zahl variiert. Die unterste Zelle dieser Reihe ist in allen Fällen der weibliche Gamet, das Ei (Fig. 4). Die nächst darüber liegende Zelle, die sogenannte Bauchkanalzelle, wird von dem Ei abgeschnitten kurz vor der Reife des Archegoniums. Darüber kann dann eine einzige Halskanalzelle liegen, die jedoch mehrere Kerne enthält. In anderen Fällen ist die Zahl dieser Halskanalzellen größer, besonders deutlich bei den Lycopodinen (Fig. 11). Diese Zellreihe ist mit ihrem unteren (ventralen) Teil eingebettet in das Gewebe des Prothalliums, während das andere Ende umgeben ist von einer einzigen Lage von Zellen, die den Hals des Archegoniums aufbauen. Die Halszellen sind in vier Reihen angeordnet, die am Scheitel in Form einer Rosette zusammenschließen. In manchen Fällen ragt der Hals vor als ein langer, gebogener Fortsatz, z. B. beim Wurmfarn (Fig. 4). Bei anderen erhebt er sich kaum über die Oberfläche des Prothalliums, z. B. bei Marattia und Ophioglossum (Fig. 12).

6. **Befruchtung.** In allen beobachteten Fällen öffnen sich die Sexualorgane bei der Reife, wenn von außen her Wasser in tropfbar flüssiger Form darauf kommt, und nur dann. Die geschlechtliche Fortpflanzung aller Pteridophyten ist also an das Vor-

handensein von Wasser gebunden, und zeigt viele Analogien mit demselben Vorgang bei gewissen Algen. Die Oeffnung wird bewirkt durch schleimiges Aufquellen des Zellinhaltes der Organe und besonders auch der sich auflösenden Zellwände. Die Antheridien öffnen sich am Scheitel entweder durch Auflösung oder durch Loslösung einer oder mehrerer Zellen der Wand, und die Spermatocyten werden ausgestoßen, teils infolge Aufquellens ihres eigenen Schleimes, teils dadurch, daß sich die Zellen der Wand nach innen hin ausdehnen. Ehe die Spermatocyten aus dem Antheridium austreten, gehen in ihrem Protoplasma Veränderungen vor sich, so, daß nach der Befreiung von dem anhängenden Schleim ein spiraliges Gebilde mit mehr oder weniger zahlreichen Windungen zu erkennen ist, das einen Kern enthält und ein zartes Band (oder einen Faden) trägt, das ebenfalls aus dem Protoplasma entstanden ist. Letzteres wird Blepharoplast genannt, aus ihm entstehen die Cilien. Das so gebildete, mit vielen Cilien versehene, Spermatozoid stellt die bei den Filicales und Equisetales häufigste Form dar. Aehnlich finden wir es bei Isoetes, nur die Form, die Größenverhältnisse, sowie die Zahl der Windungen und der Cilien ändern sich. Der Typus für die Psilotales ist noch nicht bekannt. Die Lycopodiales haben ein zweiciliges Spermatozoid, und diese Verschiedenheit in der Zahl der Cilien wird von manchen als wichtiger Unterschied zwischen ihnen und den anderen Pteridophyten angesehen.



Fig. 11. Lycopodium complanatum. Prothallium mit Antheridien an, Archegonium ar und jungem Embryo k. Vergrößerung 26-fach. Nach Bruchmann.

Das Archegonium öffnet sich auch an seinem Scheitel, indem die Zellen der Rosette, die denselben bilden, sich voneinander trennen. Das wird bewirkt durch Quellung der Halskanalzellen. Die Oeff-

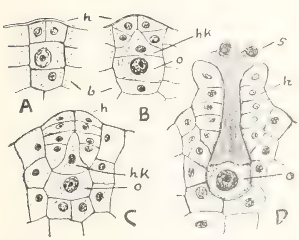


Fig. 12. Ophioglossum vulgatum. A bis C Entwickelung des Archegoniums, D reifes Archegonium, geöffnet, mit 2 Spermatozoiden s vor der Mündung. h Halszellen, hk Halskanalzelle, o Eizelle, b Basalzelle. Nach Bruchmann.

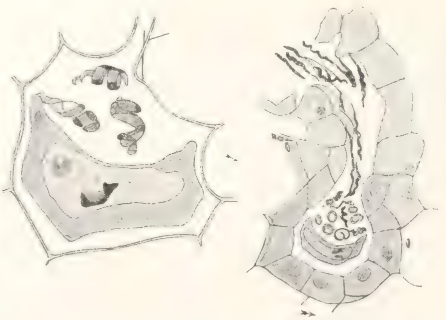


Fig. 13. Onoclea sensibilis. Befruchtung. A Vertikalschnitt durch ein geöffnetes Archegonium, wahrscheinlich 10 Minuten nach Eindringen des ersten Spermatozoiden. Vergrößerung 500-fach. B Bauch des Archegoniums mit Spermatozoiden und dem kollabierten Ei, in dessen Kern ein Spermakern eingedrungen ist. Vergrößerung 1200-fach. Nach Shaw.

nung kann ganz plötzlich vor sich gehen, und der Schleim wird ausgestoßen. Dabei gehen natürlich die Halskanalzellen und auch die Bauchkanalzelle in dem Hals zugrunde, und es entsteht ein offener Kanal, der bis zum Ei hinunterführt. Das Ei ist eine Zelle, bestehend aus Cytoplasma und Kern. Das Verhalten von Ei und Spermatozoid vor und nach der Befruchtung ist bei gewissen Farnen sorgfältig verfolgt und untersucht. Die nach außen gekehrte Fläche des Eies ist zunächst konkav (Fig. 13). Später aber wird sie konvex und der Scheitel stellt nun den Empfängnisfleck dar. Das Spermatozoid bewegt sich frei schwimmend in dem Wasser, in das es aus dem Antheridium entlassen wurde. Es macht aktiv schraubige oder spiralige Bewegungen, deren Richtung ganz willkürlich und unregelmäßig erscheint, solange nicht richtende Einflüsse auftreten. Solche sind aber gegeben durch Lösungen (Aepfelsäure), welche aus dem Hals heraus diffundieren (vgl. den Artikel „Reizerscheinungen der Pflanzen": Taxien [Chemotaxis]). Damit werden die Spermatozoiden in den Hals hineingelockt und eins von ihnen tritt am Empfängnisfleck in das Ei ein. Von Shaw ist beschrieben worden, wie das Ei, sobald das Spermatozoid eingedrungen ist, seine prall abgerundete Form verliert. Es mag sein, daß der stark turgeszente Zustand, in dem sich das Ei befindet, dem durch den engen Hals sich herabschraubenden Spermatozoid es erleichtert, sich in das Cytoplasma des Empfängnisflecks einzubohren, und daß durch den plasmolysierten Zustand nach dem Eindringen eines Spermatozoids die folgenden Spermatozoiden dieses Vorteils beraubt werden; so würde das Ei vor Angriffen derselben, oder gar vor mehrfacher Befruchtung geschützt.

Kurz nach dem Eindringen des Spermatozoids in das Ei erlangt dieses wieder die frühere Turgeszenz. Der männliche Kern tritt mit dem Eikern in Verbindung, während Plasmaband und Blepharoplast im Cytoplasma des Eies verbleiben, um dort absorbiert zu werden. Nach Berührung mit dem Eikern wird der Spermakern sofort netzförmig, seine Struktur wird lockerer, die spiralige Form verschwindet. Schließlich geht er vollkommen im Eikern auf. Es ist noch nicht sicher, ob die bei den Farnen beobachteten Einzelheiten allgemein für alle Pteridophyten gelten. Das Ergebnis ist eine Zygote, die sich inzwischen mit einer zarten Wand umgeben hat.

7. **Entwickelung des Embryos.** Die Tatsache, daß aus der Zygote der Embryo entwickelt wird, wie wir das schon beim Wurmfarn festgestellt hatten, gilt für alle Pteridophyten. Die Form jedoch, die der Embryo annimmt, wechselt in den verschiedenen Fällen. Darüber ist der Artikel „Farne" nachzulesen. Außerdem ist in den Diagrammen A bis H der Figur 14 in rohen Umrissen eine Darstellung gegeben. Man sollte zunächst denken, daß so weit auseinandergehende Formen nicht in ein gemeinsames Schema gebracht werden könnten. Wenn

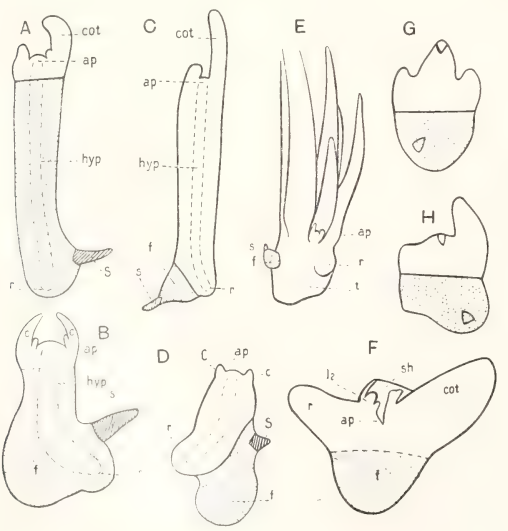


Fig. 14. Diagramme von verschiedenen Pteridophyten-Embryonen. Der Suspensor ist gestrichelt, die hypobasale Hemisphäre ist punktiert gezeichnet, die epibasale ist weiß geblieben. A Selaginella spinulosa, B Selaginella Martensii, C Lycopodium selago, D Lycopodium clavatum, E Lycopodium cernuum, F Isoetes, G Equisetum, H Adiantum: c Cotyledo, ap Stammscheitel, r Wurzel, hyp Hypocotyl, f Fuß, s Suspensor. In den Diagrammen sind divergente Typen nebeneinandergestellt, um die Punkte, in denen sie übereinstimmen und die, in denen sie sich unterscheiden, hervorzuheben.

man aber die sekundären und variablen Charaktere trennt von den primären und konstanten, so ist es möglich, eine grundlegende Uebereinstimmung zu erkennen. Das Vorhandensein oder Fehlen eines Suspensors, mit welchem der Embryo tief in das Gewebe des Prothalliums versenkt ist; die Bildung von haustorienartigen Auswüchsen usw. können als spezielle biologische Anpassungen unberücksichtigt bleiben. Konstant dagegen ist immer der Ort der Entstehung des Scheitels der Achse in Beziehung zu der ursprünglichen Polarität des Embryos, die Orientierung des Cotyledo oder ersten Blattes zu diesem Scheitel, und die seitliche Stellung der ersten Wurzel. Tatsächlich ist der Embryo vom ersten Anfang an ein Sproß, der Blätter und seitliche Wurzeln trägt in verschiedenen Stellungen. Die später erscheinenden Unterschiede werden verursacht durch die Anpassung dieses jungen Sprosses an die Erfordernisse der Ernährung. Sogar das Vorhandensein oder Fehlen eines Suspensors kann in Beziehung gesetzt werden zu den biologischen Bedürfnissen des Embryos. Seine Bildung ist bestimmt durch die erste Teilung der Zygote, die transversal zur Achse des Archegoniums verläuft (Fig. 15). Von den zwei Zellen,

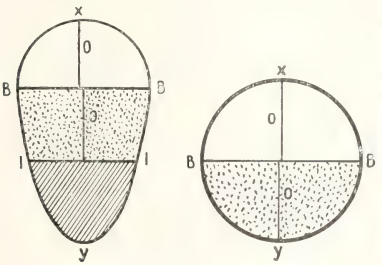


Fig. 15. Diagramme, die die Teilungen des Embryos darstellen. I mit einem Suspensor, II ohne Suspensor. Die Schattierung wie in Fig. 14. BB Basalwand, x Scheitel, y Basis, o, o Oktantenwände.

die so entstehen, wird die dem Halse näher liegende zum Suspensor verlängert und vergräbt die andere, die embryonale Zelle, tief in das Gewebe des Prothalliums. Wir finden einen Suspensor bei den Lycopodinen, bei Botrychium obliquum, bei Helminthostachys und bei Danaea. Er fehlt bei den meisten Farnen, bei Equisetum und Isoetes. Ein Vergleich der beiden Kategorien zeigt, daß das Vorhandensein des Suspensors charakteristisch ist für die Gruppen, die ein verhältnismäßig großes Prothallium besitzen, das oft unterirdisch lebt und sich saprophytisch ernährt. Bei den Gruppen ohne Suspensor finden wir gewöhnlich kleinere oberirdische und autotrophe Prothallien. Der bestimmende Faktor wäre demnach die Größe und Masse des ernährenden Prothalliums, d. h. die Nahrungsaufnahme im Jugendstadium.

Bei den Farnen entsteht aus einem Prothallium gewöhnlich nur ein einziger Sporophyt. Die Prothallien von Equisetum, Ophioglossum und Lycopodium können jedoch mehr als einen Sporophyten tragen. Im ersteren Fall wird durch den Sexualprozeß keine Vermehrung der Individuenzahl veranlaßt, wie diese durch die Zahl der Sporen gegeben war. Im anderen Fall aber ergibt auch die Sexualität eine Vermehrung der Zahl der Individuen gegenüber der durch die Sporenzahl der Elternpflanze bestimmten. Auch bei diesen Pteridophyten findet durch die Sexualität keine wesentliche Vermehrung statt. Sie dient nur der Erhaltung des Rasse mit allen den Vorteilen, die sich aus dem Sexualprozeß ergeben.

8. Sporangien. Das Sporangium ist ebenfalls eine Kapsel, welche bei der Reife die Sporen enthält — eine oder viele — nach außen geschützt durch eine Wand, die aus einer oder mehreren Zellagen aufgebaut ist. Bei allen primitiveren Typen werden die Sporen durch Aufspringen des Sporangiums frei, bei Wasserformen durch Auflösung der Wand. Die Sporangien können zu einem Synangium vereinigt sein, oder aber einzeln und getrennt voneinander stehen. In manchen Fällen sind die Sporangien groß, mit kurzem massivem Stiel und vielen Sporen. Dann pflegen sie in das Gewebe des sie tragenden Organs eingesenkt zu sein wie bei Ophioglossum; in anderen Fällen wieder stehen sie auf langen Stielen (bei den meisten Farnen), dann sind sie relativ klein und enthalten eine mäßige Anzahl von Sporen. Der erste Typus dürfte der ältere, der zweite der abgeleitete sein. Für das Aufspringen ist vorgesorgt durch die Struktur der Wand. Die Stelle, an welcher der Bruch stattfinden soll, ist genau vorausbestimmt. Mechanisch-automatische Vorrichtungen, die namentlich bei den kleineren Sporangien gut ausgebildet sind, veranlassen das weite Klaffen des Risses, und sogar das heftige Ausstoßen der reifen Sporen. Ein Beispiel hierfür haben wir in dem Wurmfarn gesehen.

Die Sporangien können einzeln, z. B. bei Lycopodium, oder zu Gruppen vereinigt stehen. Im letzteren Fall sind sie häufig einem gemeinsamen Receptakulum aufgesetzt, das mit einem Gefäßbündel versehen ist. Ist dabei die Zahl der Sporangien klein, so wird das Ganze Sporangiophor genannt, so bei Equisetum und Psilotum. Bei vielen Farnen treffen wir eine ähnliche Anordnung, aber dort sind die Sporangien viel zahlreicher, die Versorgung mit einem Gefäßbündel fehlt bisweilen. Man spricht hier von Sori, die in der verschiedensten Weise über die Blätter, welche sie tragen, verteilt sind (Fig. 1).

In allen Fällen beginnt die Entwickelung des Sporophyten mit einer vegetativen Periode, die mehr oder weniger lange dauern kann. Dann werden Sporangien erzeugt, die auf die verschiedenste Art und Weise auf ihm verteilt sind. Bei Lycopodium Selago, beim Wurmfarn u. a. unterscheiden sich die

Sporophylle nicht von den anderen Blättern. Es ist so, als ob einfach die Sori auf diese aufgesetzt wären. Dies sind offenbar die primitivsten Formen, in welchen alle Blätter alle Funktionen erfüllen. In anderen Fällen, die man als Zwischenstufen ansieht, werden die Sporangien nur in besonderen Regionen des Sprosses erzeugt. Beispiele hierfür sind die endständigen Aehren von Lycopodium clavatum und Equisetum. Endlich finden sich besondere Sporophylle getrennt von den gewöhnlichen Blättern, wie bei Lomaria Spicant, oder aber besondere fertile Teile eines Blattes, wie bei Osmunda regalis. Das sind spezialisierte und abgeleitete Formen. Aber welches auch die Verteilung sei, immer ist das Ziel der vegetativen Entwickelung des Sporophyten die Erzeugung von Sporen. Sind alle Sporen gleich, wie bei den primitiven homosporen Typen, so wächst mit der Zahl der produzierten Sporen auch die Aussicht auf Erhaltung und Ausbreitung der Rasse. An dieses Prinzip sollte in jeder Studie über die sporentragenden Glieder der Pteridophyten erinnert werden.

Mag die Größe, Form, Art der Gruppierung usw. der Sporangien auch noch so sehr variieren, im wesentlichen sind es immer Kapseln, die Sporen enthalten. Diese entstehen bei allen Pteridophyten aus einer oberflächlichen Zelle, oder einer Gruppe von solchen. Das junge Sporangium teilt sich derart, daß in den einfachsten Fällen eine einzige, in komplizierteren eine Gruppe von Zellen gebildet werden, die innerhalb einer umgebenden Wand liegen. Diese inneren Zellen sind das sporogene Gewebe, charakterisiert durch den dichten Protoplasmainhalt seiner Zellen. Nach weiteren Teilungen, die in Zahl und Richtung (merkwürdig konstant sind rechtwinkelige Teilungen) bei verschiedenen Typen verschieden sind, entsteht eine Menge von annähernd würfelförmigen Zellen, das sind die Sporenmutterzellen. Diese sind umgeben von einem Nährgewebe, den Tapetenzellen (s. Fig. 16). Die Sporenmutterzellen, mit großem Kern und gut ernährtem Protoplasma, trennen sich voneinander, runden sich ab und schwimmen nun in einer Nährflüssigkeit, die das sich vergrößernde Sporangium ausfüllt. Die Tapetenzellen werden bei der Reifung des Sporangiums allmählich aufgelöst und zuweilen erleiden gewisse Sporenmutterzellen das gleiche Schicksal (Fig. 16, B a). Die gelöste Substanz der Tapetenzellen dringt zwischen die voneinander getrennten Sporenmutterzellen ein, und mischt sich mit dem schon erwähnten Nährmedium. So ist es besonders bei den Farnen.

Der nächste Schritt ist, daß in jeder Sporenmutterzelle Tetradenteilung des Kernes eintritt, verbunden mit Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte. Der Kernteilung folgt Zellteilung in 4 Zellen. Diese bleiben zunächst noch im Zusammenhang, aber mit fortschreitender Reife werden sie getrennt, da jede eine dicke, schützende Wand ausbildet. Die reife Spore ist also eine einzige Zelle, mit einem Kern von haploider Chromosomenzahl, das Cytoplasma versorgt mit einem ziemlich beschränkten Vorrat von Nährmaterial, nach außen geschützt durch eine verdickte Wand, die verziert ist mit unregelmäßigen Vertiefungen und Erhöhungen. Mit der Spore beginnt die

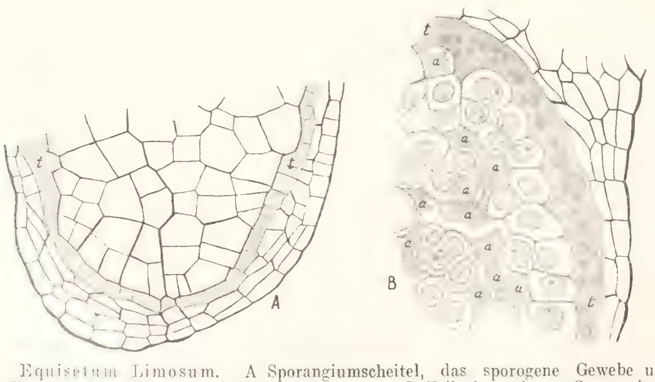


Fig. 16. Equisetum Limosum. A Sporangiumscheitel, das sporogene Gewebe umgeben von dem Tapetum (schattiert) und der Sporangiumwand. B Teil eines älteren Sporangiums, das Tapetum (t) noch deutlich, seine Zellen jedoch nicht mehr gegeneinander abgegrenzt; innen das sporogene Gewebe, von dem gewisse Zellen (a) zugrunde gehen. Vergrößerung 200-fach.

haploide Phase des Entwickelungskreises. Nach einer Ruhepause, die auch ausfallen kann, keimt sie und erzeugt einen Gametophyten, das Prothallium.

9. **Vergleichung der Antheridien, Archegonien und Sporangien.** Eine Vergleichung der Sexualorgane der Pteridophyten mit den Sporangien zeigt, daß alle drei Organe die Beschaffenheit einer Cyste oder Kapsel haben, umgeben von einer Wand, die sich öffnet, um die Fortpflanzungszellen frei zu geben. Es besteht also eine weitgehende Aehnlichkeit zwischen ihnen. Ob das mehr bedeutet als einen Hinweis auf ihre Entstehung an der Luft und auf das Bedürfnis nach Schutz für die Fortpflanzungszellen ist wohl fraglich. Besteht doch ein wesentlicher Unterschied zwischen den Sexualorganen nicht bloß vermöge ihres Inhaltes, sondern auch in der Art wie sie sich öffnen. Die Sporangien öffnen sich infolge von Austrocknung, die reifen Sporen selbst stellen einen trockenen Staub dar. In der Tat ist das Sporangium, das Endprodukt eines Lebens auf dem Lande, an welches der Sporophyt angepaßt ist. Auf der anderen Seite ist das Prothallium nicht an ein Leben an trockenen Orten angepaßt, die Sexualorgane reifen nur, wenn von außen Wasser herantritt. Sollten Sporangien und Sexualorgane homologe Gebilde sein, was doch wegen ihrer Stellung auf verschiedenen Generationen unwahrscheinlich ist, so müßten sie sich schon in einer sehr frühen Periode aus einem gemeinsamen Anfang herausdifferenziert haben.

Eine andere Frage ist es indessen, inwieweit Antheridien und Archegonien vergleichbar sind. Sie zeigen offensichtlich analoge Strukturen, die noch deutlicher erkennbar sind bei den Bryophyten. Für beide Gruppen kann wohl mit Recht behauptet werden, daß Antheridien und Archegonien im Grunde ähnliche Gebilde sind, die entsprechend ihrer geschlechtlichen Bestimmung Differenzierungen zeigen. Es liegt nahe, sie mit den Gametangien gewisser Algen zu analogisieren. Jedoch ist es zurzeit nicht möglich, mit diesen Analogien so weit zu gehen, daß man irgendwelche heute bekannte Algen mit Sicherheit als die Ahnen der Archegoniaten bezeichnen könnte.

10. **Heterosporie.** Es ist ziemlich sicher, daß die homosporen Formen, bei denen alle Sporen von gleicher Größe sind, die primitiveren der Pteridophyten sind. Wir finden Homosporie unter vielen früheren Fossilien, wie auch bei Lycopodium, Equisetum und allen lebenden Farnen, ausgenommen die Hydropterideae. Die Homosporie hat einfach eine Vervielfachung der möglichen Lebewesen zur Folge, die untereinander alle die gleichen Chancen haben. Die Entwickelungsmöglichkeit jedes Individuums dieser Gruppe ist aber beschränkt durch den geringen Vorrat der Spore an Nährmaterial, so daß der aus ihr hervorgehende Gametophyt sehr bald sich selbst ernähren muß. Die Folge ist, daß viele Individuen schon den bei der Keimung drohenden Gefahren erliegen; ihr Verlust wird nur aufgewogen durch die ungeheuere Zahl der erzeugten Sporen. Einen Fortschritt gegenüber dieser primitiven Methode der Vermehrung bedeutet das Auftreten der Heterosporie. Bei vielen Pteridophyten finden wir männliche und weibliche Prothallien (Equisetum), die Sporen aber, aus welchen diese entstehen, sind gleich und es läßt sich nicht ohne weiteres vorher sagen, ob aus einer gegebenen Spore ein männliches oder ein weibliches Prothallium entstehen wird. In anderen Fällen aber sind schon die Sporen von ungleicher Größe, entsprechend dem Geschlecht, dem sie den Ursprung geben sollen.

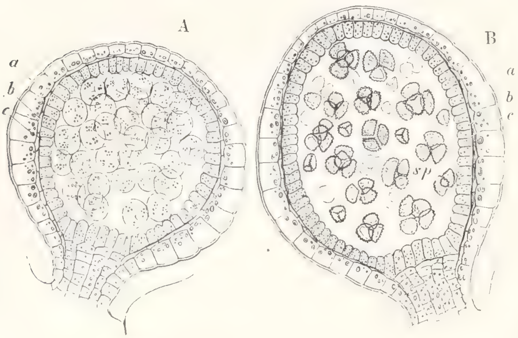
Wir unterscheiden Mikrosporen als diejenigen, welche nur männliche Prothallien hervorbringen; sie sind klein und gleichen in Größe und Aussehen den Sporen der homosporen Typen. Ihnen gegenüber stehen die Produzenten weiblicher Prothallien, die Makrosporen, welche viel größer sind als die Sporen der primitiven Typen. Als Beispiel wählen wir Selaginella. Bei dieser Pflanze stehen bekanntlich die Sporangien (Fig. 17) auf der Basis der zu ährenförmigen Gebilden vereinigten Blätter.



Fig. 17. Selaginella. A fertiler Zweig, B Gipfel desselben im Längsschnitt. Links Mikro-, rechts Makrosporangien tragend.

Zwecks Entwickelung der Mikrosporen bilden die Mikrosporangien zunächst eine große Anzahl von Sporenmutterzellen (Fig. 18, A). Diese werden umgeben von einer Schicht Tapetenzellen, welche ihrerseits wieder der ein- oder mehrschichtigen Spor-

angienwand anliegen. Durch Teilung sämtlicher Sporenmutterzellen in 4 Sporen entstehen die Mikrosporen (Fig. 18, B). Die Makrosporangien haben in ihrer Jugend dasselbe Aussehen wie die Mikrosporangien. Auch sie erzeugen zahlreiche Sporenmutterzellen. Zwecks Bildung der Makrosporen aber entwickelt sich nur eine Sporenmutterzelle weiter, alle anderen werden reduziert (Fig. 18, C). Aus der einen weiter entwickelten Sporenmutterzelle gehen dann 4 große Sporen hervor, von denen 3 in der Figur sichtbar sind.



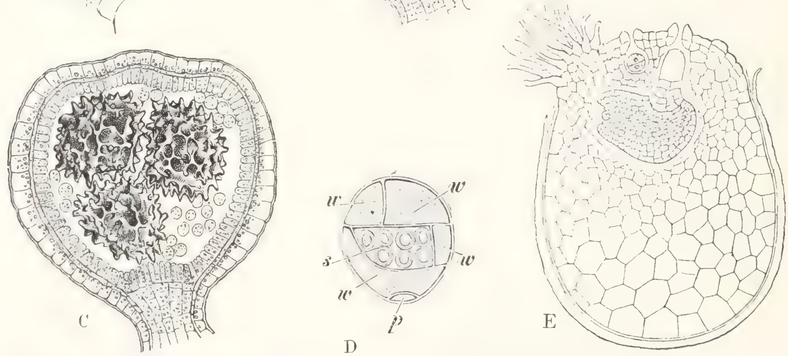


Fig. 18. A—C Selaginella-Sporangien im Längsschnitt. A mit Sporenmutterzellen, B mit Mikro-, C mit Makrosporen, a, b Wandungs-, c Tapetenzellen, D gekeimte Mikrospore, p Prothallium, w Wand, s Spermatozoiden. E Makrospore mit Prothallium und Embryonen im Längsschnitt.

Bei der Keimung der Mikrosporen entsteht an dem einen Pol derselben eine kleine uhrglasförmige Zelle (p) Figur 18, D. Das ist das ganze Prothallium, das hier also sehr reduziert ist. Im Zusammenhang mit ihm bildet sich ein Antheridium heraus, dessen Wandzellen (w) und Spermatozoiden-Mutterzellen (s) in der Figur unschwer zu erkennen sind. Die Spermatozoiden werden frei durch Aufreißen der Wandung infolge von Benetzung.

Die Makrosporen besitzen eine sehr derbe Wand, einen erheblichen Vorrat von Reservesubstanzen und Protoplasma, sowie einen Zellkern. Wenn sie sich auf feuchtem Substrate entwickeln, so teilt sich der Kern in eine große Anzahl von solchen, die sich in bestimmten Abständen ordnen. Erst später wird jeder Kern mit einem bestimmten Anteil des Protoplasmas durch Zellwände gegen die benachbarten abgegrenzt. Die so entstehende Zellmasse stellt das weibliche Prothallium dar, das hier völlig farblos ist und sich auf Kosten der Reservesubstanzen ernährt, die in der Makrospore gehäuft waren. Auf dem Scheitel des Prothalliums entstehen einige wenige Archegonien und nun wird (Fig. 18, E) die Wandung der Makrospore gesprengt. Bei genügendem Wasservorrat dringen die Spermatozoiden in die Archegonien ein und befruchten die Eizellen. Die so gebildeten Zygoten entwickeln sich nicht alle weiter. In der Regel wächst nur ein Embryo zur normalen Selaginellapflanze heran. Eine Eigenart unserer Gruppe ist es, daß die Embryonalanlage durch einen wenigzelligen Fortsatz, den Embryonalträger, in das Prothalliumgewebe hinabgeschoben wird, um von diesem ernährt zu werden.

Die Heterosporie finden wir nicht bloß bei den lebenden Arten von **Selaginella** und **Isoetes** und bei den **Hydropterideae.**

Sie war auch vorherrschend bei den fossilen Lepidodendraceae und ist für Calamostachys nachgewiesen worden. Aus den erwähnten Beispielen geht hervor, daß die heterospore Differenzierung in mehreren verschiedenen Reihen vor sich ging, und es ist wohl anzunehmen, daß sie polyphyletischen Ursprungs ist. Durch diese Neuerwerbung wurden nicht wesentlich verändert die Mikrosporangien, in welchen die Mikrosporen so zahlreich sind wie bei den verwandten homosporen Formen die Sporen. In den Megasporangien jedoch (welche am allerersten Anfang den Mikrosporangien gleich sein mochten, so zeigend, daß sie beide gemeinsamen Ursprungs sind) wird ein Teil der Keimzellen geopfert, um der besseren Ernährung der noch bleibenden zu dienen. Die Zahl der gebildeten Megasporen wechselt: bei den Lycopodinen finden wir Zahlen von 24, 16, 8 bis 4 und 2, bei Selaginella rupestris und bei den Hydropterideae wohl nur eine einzige, gut ernährte Spore als alleiniges Erzeugnis jedes Megasporangiums.

Die Megaspore ist von beträchtlicher Größe und mit reichlichem Nährmaterial ausgestattet; auf dessen Kosten wird gewöhnlich ein ziemlich reduziertes Prothallium gebildet, das eines oder mehrere Archegonien trägt. Was dabei gewonnen wird, ist, daß ein beträchtlicher Ueberschuß von Nährstoffen nach der Befruchtung übrig bleibt, von welchem dann der junge Sporophyt leben kann, bis er imstande ist, für sich selbst zu sorgen. Die so besser garantierte Gewißheit seines Bestehens und Fortkommens ist das Gegengewicht gegen die Verminderung der Zahl der erzeugten Sporen. Die Heterosporie bedeutet also einen biologischen Fortschritt.

10. Biologische Betrachtungen über den Generationswechsel. Wir haben gesehen, daß die Archegoniatenreihe wahrscheinlich von Wasserformen abstammt, die, wie so viele unserer heutigen Algen, seichtes Süßwasser oder aber die höheren Zonen zwischen den durch die Gezeiten gegebenen Grenzen bewohnen. Soweit diese Algen Sexualorgane besitzen, finden wir eine sehr wechselnde Ausbildung der haploiden und der diploiden Phase. Bei manchen ist letztere durch eine einzige Zelle dargestellt, bei anderen wieder durch eine selbständige Pflanze. Wir wissen nicht, wie der Sporophyt der Archegoniaten entstand. Es kann sein, daß er schon bei einem solchen Prototyp in der Gruppe der Algen als selbständige Generation oder Pflanze vorhanden war; und daß als sekundäre Erscheinung, infolge des Uebergangs zum Landleben, der Umstand auftrat, daß die Zygote, statt sich vor der Befruchtung von der Mutterpflanze loszulösen, in dem Gametangium zurückblieb, welches sich nun zum Archegonium entwickelte. Die ursprünglich freilebende Pflanze wird nun zunächst von der Mutterpflanze ernährt, ein Zustand, der, bei den Archegoniaten allgemein vorhanden, seine offensichtlichen Vorteile bei dem Leben an der Luft hat. Oder aber es kann sein, daß die Entwickelung der Zygote von Anfang an in diesem Organ vor sich ging, und daß die einfachen Verhältnisse, wie wir sie bei manchen Bryophyten finden, darauf hindeuten, wie von vielen angenommen wird, wie der Sporophyt sich zuerst entwickelte. Es ist nutzlos, zurzeit die Frage nach dem letzten Ursprung des Sporophyten dieser Pflanzen weiter zu verfolgen. Aber die biologischen Bedingungen, welche dessen immer weitergehende Entwickelung begünstigten, liegen klar zutage.

Bei den Algenahnen der Archegoniaten wurde die sexuelle Vermehrung möglich durch das umgebende Wasser, und wenn nur sonst alle Bedingungen erfüllt waren, konnte dieselbe stets stattfinden, da das Wasser jederzeit vorhanden war. Wenn jedoch gewisse Formen, vielleicht um dadurch der Konkurrenz aus dem Wege zu gehen, sich am Lande verbreiteten, so war dort nur gelegentlich das Vorhandensein von Wasser gegeben. Bei ihnen konnte der Sexualprozeß nur stattfinden, wenn es regnete, oder zur Zeit der Flut oder bei reichlichem Tau, und selbst dann nur, wenn gerade die Sexualorgane reif waren. So war also die Vermehrung durch die Sexualität nicht mehr genügend gesichert, und es mußte eine andere Methode der Vergrößerung der Individuenzahl gefunden werden. Diese Schwierigkeit wurde gelöst durch die starke Ausbildung des Sporophyten mit seinen vielen Sporen. Einmal befruchtet, konnte die Zygote Teilungen eingehen und auf die eine oder andere Weise zahlreiche Sporen hervorbringen. Jede dieser Sporen bildet dann den Ausgangspunkt für ein neues Individuum, und Trockenheit, die die Sporen in eine pulverige Masse verwandelt, begünstigt ihre Ausstreuung. In je trockenere Regionen nun diese Pflanzen sich begaben, um so geringer wurden die Aussichten einer häufig wiederkehrenden Vermehrung durch Sexualität, und um so mehr nahm die Notwendigkeit der Vermehrung durch Sporen zu. Jede Vergrößerung der Sporenzahl aber bedingte die Beschaffung einer größeren Menge von Nährstoffen zu deren Bildung. Bei den Pteridophyten kommt dies dem Sporophyten zu, der selbständig wird, nachdem die ersten Stadien der Embryoentwickelung vorüber sind. Je wirksamer also die Ernährung durch den Sporophyten betrieben werden konnte, um so besser wurden die Aussichten auf Erhaltung und Ausbreitung der Rasse. Es ist so denn ganz natürlich, daß wir bei den Pteridophyten den Sporophyten als die überwiegende, be-

herrschende Generation vorfinden. Seltsam dabei ist, mit welcher Beharrlichkeit diese Pflanzen in ihrer Befruchtung den Typus der Wasserpflanzen beibehalten. Erst bei den Samenpflanzen sehen wir den Befruchtungsvorgang dem Luftleben angepaßt. Bei ihnen erfolgt die Befruchtung durch einen Pollenschlauch, ist also unabhängig von äußerem Wasser. Dieser Umstand hat zweifellos zu der überwiegenden Ausbreitung dieser Pflanzen beigetragen. Ein Schritt vorwärts zu diesen Pflanzen hin bedeutete das Auftreten der Heterosporie, wie wir sie bei den Pteridophyten beginnen sehen.

Literatur. *1. Allgemeines:* ***Hofmeister,*** *Vergleichende Untersuchungen, 1851.* — ***Engler und Prantl,*** *Die natürlichen Pflanzenfamilien, I, 4.* — ***K. Goebel,*** *Organographie der Pflanzen, Jena 1898 bis 1901.* — ***D. H. Campbell,*** *Mosses and Ferns. Macmillan, 1905.* — ***F. O. Bower,*** *The Origin of a Land-Flora. Macmillan 1908.* — ***J. P. Lotsy,*** *Botanische Stammesgeschichte. Cormophyta Zoidogamia, 1909.*

2. Spezielle Abhandlungen: ***C. T. Druery,*** *Observations on a singular mode of development in the Lady-Fern. Journ. Linn. Soc. London,* **21**, *p. 354.* — ***F. O. Bower,*** *Apospory and allied phenomena. Trans. Linn. Soc., 1887, Vol.* **11**, *p. 30.* — ***W. G. Farlow,*** *Ueber ungeschlechtliche Erzeugung von Keimpflanzen auf Farnprothallien. Bot. Zeit., 1874, S. 180.* — ***A. de Bary,*** *Ueber apogame Farne. Bot. Zeit., 1878, S. 449.* — ***W. H. Lang,*** *On apogamy and the development of sporangia upon Fernprothalli. Phil. Trans., Vol.* **190**, *1898.* — ***N. Pringsheim,*** *Sprossung der Moosfrucht und Generationswechsel der Thallophyten. Pringsheims Jahrbuch,* **11**, *S. 1, 1878.* — ***D. H. Scott,*** *Present position of morphological Botany. Address to Section K. British Assn. Report. 1896.* — ***L. Celakovsky,*** *Ueber die verschiedenen Formen und die Bedeutung des Generationswechsels der Pflanzen. Sitz. d. Ges. d. Wiss. in Prag, 1874.* — ***F. O. Bower,*** *Address to Section K. British Assn. Reports. 1898.* — ***E. Strasburger,*** *On Periodic Reduction. Annals of Botany, 1890, p. 347.* — ***J. B. Farmer and Miss Digby,*** *Studies in Apospory and Apogamy in Ferns Annals of Botany,* **21**, *p. 161. Auch Proc. Roy. Soc.,* **76**, *p. 466.* — ***E. Strasburger,*** *Apogamie bei Marsilia. Flora, 1907, S. 123.* — ***J. Lloyd-Williams,*** *Studies in the Dictyotaceae. Ann. of Bot., 1904.* — ***S. Yamanouchi,*** *The Life History of Polysiphonia violaceae. Bot. Gaz.,* **42**, *p. 401, 1906.* — ***Derselbe,*** *Spermatogenesis, Oogenesis and Fertilisation in Nephrodium. Bot. Gaz.,* **45**, *p. 145. Also p. 289 Apogamy in Nephrodium.* — ***H. Schenck,*** *Ueber die Phylogenie der Archegoniaten und der Characeen. Englers Bot. Jahrbuch, Bd.* **42**, *1908.* — ***K. Goebel,*** *Ueber Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora,* **90**, *S. 292, 1902.* — ***B. M. Davis,*** *Origin of the Archegonium. Ann. of Bot.,* **17**, *p. 477.* — ***D. M. Mottier,*** *Fecundation in Plants. Carnegie Institute, 1904.* — ***W. R. Shaw,*** *Fertilisation in Onoclea. Ann. of Bot.,* **12**, *p. 261.* — ***Scott,*** *Studies in Fossil Botany. Second Edition, 1908. On Miadesmia and Lepidocarpon see, Vol. I, p. 193 and Vol.* **2**, *p. 636.*

F. O. Bower.

3. Zwischenstufen zwischen Farnen und Samenpflanzen.

1. Einleitung. Das rein klassifizierende Studium der höheren Pflanzen während des vergangenen Jahrhunderts hatte die Entstehung einer Reihe von Systemen zur Folge, wie die von de Candolle, Brongniart, Braun u. a. Sie mußten jedoch einer beträchtlichen Aenderung unterworfen werden, als durch Robert Brown (1827) der Unterschied zwischen Gymnospermen und Angiospermen entdeckt wurde, und dann wieder als die glänzenden Arbeiten Hofmeisters über die Entwickelungsgeschichte der Moose, Farne und Phanerogamen (in den Jahren 1849 und 1851) erschienen. Nun wurden andere Schemata aufgestellt, sie alle zeigten schon eine natürlichere Gruppierung als die früheren. Diese Periode kann man als abgeschlossen betrachten mit dem System von Eichler (1883), dessen beide große Abteilungen, die Cryptogamen und die Phanerogamen, mit den Unterabteilungen der Thallophyten, Bryophyten und Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen, noch heute als Grundlage unserer Systeme allgemein angenommen werden. In den letzten Jahren haben neue Einflüsse die Aenderung der alten Systeme hinsichtlich der Verwandtschaft der größeren Gruppen veranlaßt; es sind dies die Phylogenie und die Paläobotanik. Die meisten derjenigen, die sich mit dem Studium der Floren der Vergangenheit beschäftigen, sind zu der Ansicht gekommen, daß alle die höheren Pflanzen, die in die Pteridophyten und Phanerogamen einbegriffen sind, ursprünglich von primitiven, Farn-ähnlichen Ahnen abstammen, und daß wir es mit mehreren, unabhängig voneinander aus solchen Ahnen sich entwickelnden Reihen, selbst in der Flora der Gegenwart zu tun haben. Ein System auf Grund solcher phylogenetischer Betrachtungen unterscheidet sich sehr wesentlich von jedem der bisher aufgestellten klassenbildenden Systeme. Die Gründe dafür sollen im folgenden auseinandergesetzt werden.

Betrachtungen dieser Art sind ziemlich

modern, und es soll nicht behauptet werden, daß die Beweise immer vollständig seien; sie werden es aber wohl in den nächsten Jahrzehnten sein können. Seit 1875 jedoch, als Williamson die Struktur von Lyginodendron und Heterangium beschrieb, waren genügend Beweismittel vorhanden, um die Hauptlinien der Beweisführung auf eine feste Basis zu stellen. Bis zu jenem Jahr hatte die fossile Botanik wenig oder nichts für die Erforschung der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der heutigen und auch der Pflanzen früherer Zeitalter der Erde geleistet. Seit der Zeit jedoch hat das Studium der anatomischen Paläobotanik — d. h. fossiler Pflanzen, deren anatomische Struktur uns oft in wunderbarer Vollkommenheit der Einzelheiten erhalten geblieben ist — in immer steigendem Maße zur Lösung der Probleme der natürlichen Verwandtschaften beigetragen. Die Hauptabteilungen der alten Systeme, die auf rein morphologischer Vergleichung begründet waren, sind dadurch ernstlich in ihrer Existenz bedroht oder gar vernichtet worden, und an ihrer Stelle wurden neue geschaffen, beruhend auf phylogenetischer und deshalb natürlicherer Gruppierung. Es wird unsere Aufgabe sein, die Fossilien zu besprechen, die sich als Bindeglieder zwischen Altem und Neuem erwiesen haben. Diejenigen Fossilien, die uns Aufschluß gaben über die Herkunft der Gymnospermen, sind entdeckt worden zu einer Zeit, wo wir noch kein Beweismaterial für die Abstammung der Angiospermen und Gnetales besaßen, und es wird daher das beste sein, sie zuerst zu betrachten. Ein weiterer Grund für die Einhaltung dieser Reihenfolge ist, daß die Gymnospermen geologisch viel älter sind als die Angiospermen.

Um eine klare, zusammenhängende Uebersicht über den zu betrachtenden Gegenstand zu geben, seien die Hauptetappen dieser Entdeckungen summarisch vorausgeschickt. Das waren:

1. Die Erkenntnis der Tatsache, daß ein großer Teil der sogenannten Farne der oberen paläozoischen Gesteine und besonders des Karbons nicht echte Farne sind, sondern synthetische Typen, die Farne und Cycadeen verbinden.

2. Die Entdeckung der samenähnlichen Fruktifikation dieser sogenannten Farne. jetzt Pteridospermen genannt.

3. Die Aufklärung über die volle Beweiskraft der Struktur des Zapfens des mesozoischen Genus Bennettites.

2. Die Cycadofilices. Es ist schon seit 200 Jahren bekannt, daß in den oberen paläozoischen Gesteinen Abdrücke von Farnwedel-ähnlichen Blättern häufig zu finden sind, besonders auch in den Gesteinen des Karbons. Viele derselben sind beschrieben in der älteren Literatur über botanische Fossilien, und die Fossilien selbst sind wiederholt mit den Wedeln von Pteris und anderen heute lebenden Farnen verglichen worden. In der Tat scheint bis 1850 niemand irgendwelche Vermutung geäußert zu haben, daß diese Wedel anderen Pflanzen als den Farnen angehören könnten. Diese Anschauung stimmte überein mit der damals vorherrschenden Meinung, daß die Flora der Karbonzeit im großen und ganzen nicht sehr verschieden gewesen sei von der heutigen, wenigstens so weit die wichtigeren Aehnlichkeiten der gemeinen Pflanzen in Frage kommen. Bei der weiteren Forschung nach solchen Fossilien aus dem Karbon wurden gelegentlich Abdrücke ans Tageslicht gebracht, die aussahen wie Stämme von Baumfarnen, wodurch die Richtigkeit der oben erwähnten Meinung noch bestätigt schien. Im Anfang des letzten Jahrhunderts gab man den Abdrücken der Wedel auch Namen wie Sphenopteris, Neuropteris und Alethopteris, und verschiedene Typen wurden als Species dieser Genera unterschieden von Schlotheim, Sternberg, Brongniart u. a.

Mit der Zeit häuften sich viele Tausende von solchen Abdrücken in den europäischen

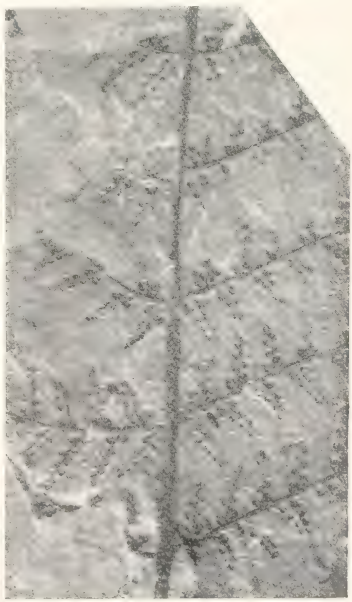


Fig. 1. Sphenopteris Höninghausi; der Wedel von Lyginodendron.

Museen an, und es stand genügend Material zur Verfügung für eine eingehende Bearbeitung der Fossilien. Da machte man eine seltsame Beobachtung. Selbst in großen Sammlungen fanden sich keine Exemplare von Blättern, die, dem Farntypus entsprechend, auf der Unterseite der Wedel fruktifizierten, wie man das wohl erwarten durfte und wie man das in der Tat bei anderen Genera aus dem Karbon findet. So bemerkt z. B. ein englischer Geologe (G. E. Roberts) im Jahre 1860 über solche Fossilien: „Da ist noch ein anderer Umstand, der ihre Deutung erschwert — der fast gänzliche Mangel irgendwelcher Anzeichen einer Fruktifikation. Ich glaube nicht, daß jemals Sporen oder Samen in ihrer natürlichen Lage auf den Blättern mit unzweideutiger Sicherheit nachgewiesen sind.“ Wie wir später sehen werden, waren diese Behauptungen sehr treffend und eilten ihrer Zeit weit voraus. Dem großen österreichischen Paläobotaniker Stur fiel diese gänzliche Abwesenheit der typischen Farn-ähnlichen Fruktifikation so sehr auf, daß er (1883) gewisse genau abgegrenzte Genera von Abdrücken zusammenfaßte unter dem Namen „Nichtfarne“. Er fand damit aber nicht die Anerkennung, die er verdiente, und erst einige Jahre später bekehrte man sich zu seiner Ansicht. Wenn nun diese Pflanzen keine Farne waren, was waren sie dann? Diese Frage blieb für mehrere Jahre unbeantwortet.

Bislang haben wir uns mit dem früheren Material, bestehend aus Abdrücken der Wedel von Sphenopteris, Neuropteris und Alethopteris beschäftigt. Die Gesteine des Karbons und des Perms jedoch lieferten noch weiteres Material, von ganz anderer Natur, und von 1869 an wurde dadurch die Diskussion wesentlich beeinflußt. In seltenen Fällen sind uns fossile Pflanzen in Form von Petrefakten erhalten geblieben. An diesen können wir, anders als bei den strukturlosen Abdrücken von Stämmen oder Blättern, den anatomischen Aufbau genau untersuchen, soweit dieser mehr oder weniger vollständig erhalten ist. Solche Petrefakte sind uns hauptsächlich bekannt aus dem unteren Karbon Schottlands („calciferous sandstone-series“), aus den Kohlenflözen des „Westphalian“ (lower coal measure) von Lancashire und Yorkshire in England, aus dem „Stephanian“ von Autun und Grand Croix in Frankreich, und aus dem Perm Sachsens.

Die Untersuchung und Bearbeitung der englischen und französischen Petrefakte, in England begonnen durch W. C. Williamson in Manchester (1869), in Frankreich durch den verstorbenen Bernard Renault in Paris etwa zur gleichen Zeit, ergab für unser Problem wie auch für andere Fragen wichtige Resultate. Es seien im folgenden die Hauptentdeckungen der beiden Forscher zusammengestellt.

Williamson wies nach, daß die Stämme und Blattstiele der Pflanzen, die nach dem Sphenopteris-Typus beblättert sind, in ihrem anatomischen Aufbau sich von den lebenden Farnen unterscheiden. Während der Habitus und der Bau mancher Gewebe dieser Pflanzen im wesentlichen Farn-ähnlich sind, nähern sich dieselben in anderen Punkten sehr den Cycadeen. Es ist klar, daß wir es hier mit Bindegliedern zu tun haben, die eine Mittelstellung zwischen Farnen und Cycadeen einnehmen.

In ähnlicher Weise zeigte in Frankreich Renault, daß die Struktur gewisser Stämme und Blattstiele, die der Beblätterung nach dem Alethopteris- und Neuropteris-Typus angehören, Farn-ähnliche und Cycadeen-ähnliche Charaktere in sich vereinigt. Diese Pflanzen sind also offensichtlich keine echten Farne. Sie zeigten niemals eine Fruktifikation wie unsere Farne, und ihre Anatomie war weder ganz die der Farne, noch ganz die der Cycadeen. Für diese Pflanzen schlug Potonié (1897) den damals zutreffenden Namen Cycadofilices vor, der dann auch angenommen wurde.

Wir wollen uns nun diese Pflanzen die halb Farne, halb Cycadeen sind, näher anschauen. Es sei vorher noch bemerkt, daß erst viele Jahre nach der Veröffentlichung der Entdeckungen von Williamson und Renault über die Fruktifikation dieser Pflanzen etwas bekannt wurde; darüber ist im nächsten Abschnitt berichtet.

Zu den drei best bekannten Genera gehören die Stämme von Lyginodendron, Heterangium und Medullosa. Die beiden ersteren tragen Blätter vom Sphenopteris-Typus; Sphenopteris Hoeninghausi ist eine Species von Lyginodendron, Sphenopteris elegans eine solche von Heterangium. Medullosa dagegen zeigt zwei Typen der Beblätterung; einige Species haben neuropteride, andere wieder alethopteride Wedel.

Lyginodendron besitzt Farn-ähnlichen Habitus. Die Stämme sind schlanker, aber von großer Länge und tragen eine große Zahl Blätter vom Sphenopteris-Typus, mit klein gelappten Fiederchen. Der Wuchs war aufrecht, vielleicht aber war die Pflanze eine Kletterpflanze. Stamm, Blattstiele und Blätter waren bedeckt mit Drüsenhaaren. Unten trägt der Stamm zahlreiche verzweigte Adventivwurzeln. In einigen Fällen ist der Stamm verzweigt.

Die Struktur des Stammes ist sehr interessant und vom phylogenetischen Standpunkte aus von großer Bedeutung. Die Sprosse sind durchschnittlich bis zu 4 cm

dick und gehören dem monostelären Typus an. Wir finden ein mächtiges Mark aus dünnwandigem Gewebe, in dem zahlreiche „Nester“ von sklerotischen Elementen eingelagert sind. Die Gefäßbündel sind kollateral, ihre Zahl schwankt zwischen 5 und 8, gewöhnlich sind es aber 5.

Das Holz zeigt sekundäres Dickenwachstum mittels eines Cambiums, und in den meisten Fällen findet man eine wohl entwickelte, mehr oder minder fortlaufende Zone sekundärer Holz- und Siebteilelemente. Das primäre Holz wurde zentripetal angelegt, die sekundären Gewebe dagegen zentrifugal. Nach außen hin schließt sich ein Pericykel an, ebenfalls mit Gruppen von sklerotischen Elementen wie im Mark. Dieser ist umschlossen von einer dünnwandigen inneren Rinde und von einer äußeren Rinde, die ein charakteristisches Netzwerk von anastomosierenden Fasern enthält.

Die sekundären Gewebe sind im großen und ganzen von der Art, wie wir sie bei den Dikotyledonen und den Coniferen finden; aber die primären Holzbündel, deren wir 5 bis 8 am Rande des Marks sehen, sind strukturell sehr verschieden von dem, was wir bei jenen Gruppen kennen. Nicht nur werden die Elemente zentripetal entwickelt, sondern wir sehen auch, daß das zuerst gebildete Protoxylem in der Mitte des Bündels liegt (mesarcher Typus). Die Tracheiden des primären und sekundären Holzes haben behöfte Tüpfel, mit Ausnahme der erstgebildeten Spiral- und Treppenelemente. Die primären Bündel treten durch die Rinde aus und bilden die Blattspuren, die regelmäßig in der $^2/_5$ Stellung angeordnet sind. Die Blattspuren werden beim Durchgang durch den Pericykel zweigeteilt; beim Eintritt in die Blattstiele sind die Bündel nicht mehr kollateral, sondern konzentrisch. Der Bau der Blätter und der Wurzeln ist auch genau bekannt; wir brauchen uns jedoch damit jetzt nicht zu beschäftigen.

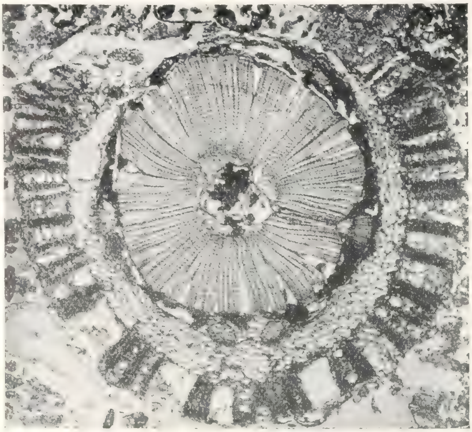


Fig. 2. Lyginodendron Querschnitt des Stammes Stark vergrößert.

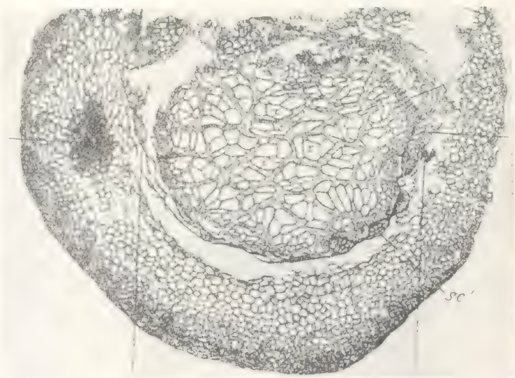


Fig. 3. Heterangium; Stammquerschnitt. Stark vergrößert. Nach Williamson und Scott.

Die theoretische Bedeutung von Lyginodendron liegt darin, daß es in seinem Habitus und in seiner Anatomie Charaktere vereinigt, die teils den Farnen, teils den Cycadeen angehören. Der äußere Anblick ist der eines Farnes; auch sind die Bündel der Blattstiele konzentrisch wie bei diesem, und die Struktur des primären Holzes ist die gewisser Farne. In seinen sekundären Geweben jedoch gleicht Lyginodendron einer Cycadee, und das doppelte Bündel der Blattspuren ist fast identisch mit dem, wie wir es bei dem Eintritt in die Blattstiele der Stangeria, einer lebenden Cycadee, vorfinden.

Heterangium ist ebenfalls einem Farn ähnlich, sowohl in der Beblätterung als durch den langen, eckigen, selten verzweigten Stamm, der spiralig angeordnete Wedel mit der Divergenz $^3/_8$ trägt. Die Struktur des Stammes ist noch Farn-ähnlicher als bei Lyginodendron. Wir finden hier kein Markgewebe, sondern die Mitte der Stelle wird von dem primären Holze eingenommen, das aus großen Tracheiden mit vielreihigen, behöften Tüpfeln besteht. An der Peripherie dieses Gewebes liegen kleine, mesarche Gruppen von Elementen, die den 5 bis 8 mesarchen, primären Bündeln bei Lyginodendron entsprechen. Auch hier treten diese durch Pericykel und Rinde aus als Blattspuren. Diese Zone primärer Gewebe ist umgeben von einem Ring sekundärer Holz- und Siebteilelemente vom gleichen Typus wie bei Lyginodendron, nur weniger gut entwickelt als dort. Die Rinde besteht aus einem inneren dünnwandigen Gewebe, in welches vertikale Reihen von zahlreichen, horizontalen Platten aus dickwandigen Elementen eingebettet sind, und aus einer äußeren Zone dünnwandiger Elemente, mit zahlreichen, vertikalen, selten anastomosierenden Sclerenchymfasern. Der Bau der Blattspuren ist der gleiche wie bei Lyginodendron.

Heterangium ist also noch mehr einem Farne ähnlich als Lyginodendron, obwohl es in denselben Punkten wie dieses den Cycadeen gleicht. Es ist nicht nur der Habitus typisch der eines Farnes, sondern auch die Masse des primären Holzes kommt dem eines protostelären, lebenden Farnes gleich.

Medullosa, das dritte Genus, ist sehr groß; einige Species tragen Blätter vom Neuropteris-, andere solche vom Alethopteris-Typus. Auch hier ist der Habitus im wesentlichen Farn-ähnlich. Die Anatomie des Stammes jedoch ist komplizierter als bei Lyginodendron und Heterangium; sie zeigt viel deutlicher die Farn-Charaktere. Vom anatomischen Standpunkt aus kann man Medullosa ein polysteläres Heterangium nennen, d. h. es besitzt 3 oder mehr Stelen, deren jede der einzigen Stele des letzteren Genus gleicht. Die Stämme sind von beträchtlicher Größe, bekleidet von den breiten Blattbasen oder Blattstielen, die ein langes Stück an den Stamm angeschmiegt verlaufen, ehe sie von diesem abbiegen. Sie sind anatomisch merkwürdig dadurch, daß sie Polystelie mit sekundärem Dickenwachstum verbinden. Die Blattspuren unterscheiden sich von denen bei Lyginodendron; sie teilen sich wiederholt bei ihrem Austritt, sind zuerst konzentrisch, nehmen aber weiterhin kollateralen Bau an.

Medullosa stimmt also mit den Farnen überein im Besitz der Polystelie, in seinem Habitus und seiner Beblätterung, während es in der Anatomie der Blattstiele und Wurzeln den Cycadeen näher steht.

3. Pteridospermen. Unsere nächste Aufgabe ist es nun, den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse von der Fruktifikation der im vorigen Abschnitt beschriebenen Pflanzen zu besprechen. Erst seit dem Jahre 1903 wissen wir überhaupt etwas darüber. In diesem Jahre konnten Oliver und Scott zeigen, daß die Wedel von Lyginodendron

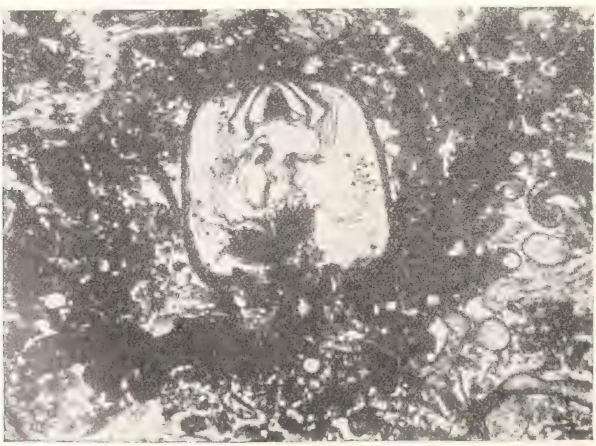


Fig. 4. Lagenostoma Lomaxi; der Samen von Lyginodendron umschlossen von seiner Cupula. Stark vergrößert. Radialschnitt. Nach Oliver und Scott.

(Fig. 2) (Sphenopteris Höninghausi, Fig. 1) Samen tragen, die bis dahin im losgelösten Zustande unter dem Namen Lagenostoma Lomaxi schon bekannt waren. Lyginodendron war also eine Samenpflanze und keine Sporenpflanze. Merkwürdigerweise erwies sich der Samen, statt von primitiver Struktur zu sein, von viel komplizierterem Bau als der irgendwelcher anderer Gymnospermen. Wie der Cycadeensamen besaß er eine gut ausgebildete Pollenkammer und Vorrichtungen zum Festhalten des Pollens. Der Samen war eingeschlossen in eine Hülle, Cupula genannt, und das Ganze glich einer Haselnuß ohne Schale. Die Cupula ist von belapptem Bau, bedeckt mit einzelnen Drüsenhaaren. Bis auf den heutigen Tag hat man die Samen und ihre Cupula nicht an den Wedeln ansitzend gefunden; aber die Identität der Drüsenhaare auf der Cupula mit denjenigen, die man schon lange am Stamme, den Blattstielen und den Fiederchen von Lyginodendron kannte, führte dazu, die beiden Organe in Zusammenhang zu bringen; um so mehr als Lyginodendron die einzige bekannte Pflanze des Karbons ist, die solche Haare trägt. Dieser Schluß ist zur Tatsache bestätigt worden durch die Entdeckung der Samen einer anderen Species von Lagenostoma (Fig. 5), die von einer in der Form etwas ver-



Fig. 5. Lagenostoma Sinclairi; 2 Samen in ihrer Cupula, an einem kleinen Stück des Wedels. 5-fach vergrößert.

schiedenen Cupula umschlossen sind, die nun aber wirklich noch ansitzen an Wedeln vom Sphenopteris-Typus mit reduzierten Lamina.

Der nächste Schritt in der Aufklärung der Fruktifikation von Lyginodendron war die Entdeckung der männlichen Organe durch Kidston im Jahre 1905. Auch diese hatte man im losgelösten Zustand schon gekannt und ihnen den Namen Crossotheca gegeben. Sie wurden nun an gewöhnlichen Wedeln von Sphenopteris Hoeninghausi anhängend gefunden. Die fertilen Fiedern jedoch sind beträchtlich reduziert und tragen eine Anzahl bilokulärer, spindelförmiger, hängender Sporangien, das Ganze sieht aus wie eine Epaulette mit ihren Fransen. Im ganzen genommen scheint die Fruktifikation wie die der Marattiaceen zu sein.



Fig. 6. Crossotheca, das männliche Organ von Lyginodendron. Vergrößert. Nach Kidston.

So sind nun also die männlichen und weiblichen Fortpflanzungsorgane von Lyginodendron bekannt. Dasselbe hat sich als eine Samenpflanze erwiesen, obwohl es in mancher Hinsicht einem Farne gleicht. Für diese Pflanzen aus der Gruppe der Cycadofilices und auch noch für andere paläozoische Farn-ähnliche Pflanzen, die Samen tragen, hat man den Namen Pteridospermen vorgeschlagen und auch angenommen.

Bei Heterangium ist weder von männlichen noch von weiblichen Fortpflanzungsorganen bis heute etwas bekannt. Dagegen wissen wir etwas mehr von Medullosa. Wir kennen die Samen einer Species von

Medullosa, die ihrer Beblätterung nach als Neuropteris heterophylla bezeichnet wird. Dieser Same, Rhabdocarpus genannt, wurde Fiedern der Wedel anhängend und sie abschließend, kurz nach der Entdeckung von Oliver und Scott mit Bezug auf Lyginodendron aufgefunden. Weiterhin ist es sehr wahrscheinlich, daß der unter dem Namen Trigonocarpus wohlbekannte Samen zu einem Wedel vom Alethopteris-Typus gehört, obwohl bis jetzt diese Vermutung nicht bestätigt wurde durch Exemplare, die beides im Zusammenhang zeigen. Die männlichen Organe von Medullosa sind noch sehr wenig bekannt.



Fig. 7. Rhabdocarpus, der Same einer Medullosa, mit dem Neuropteris-Typus der Beblätterung. Vergrößert. Nach Kidston.

Zwei der großen Genera der Cycadofilices sind also zweifellos Samenpflanzen. Es sind nun aber auch noch andere Farn-ähnliche fossile Pflanzen entdeckt worden, deren Anatomie unbekannt geblieben ist, und die zu den Cycadofilices gehören mögen oder nicht; sie zeigen zwar Charaktere ähnlich wie Lyginodendron und Medullosa.

Alle bisher besprochenen Genera stammen aus dem oberen Karbon. Im Jahre 1904 zeigte White, daß im unteren Karbon der Vereinigten Staaten von Nordamerika ebenfalls Pteridospermen vorkommen. Er beschrieb Wedel vom Adiantites-Typus, die kleine, geflügelte Samen auf reduzierten Teilen des Blattes tragen. In den folgenden Jahren fand dann noch Grand'Eury Samen an einer Species von Pecopteris (P. Pluckenetii) aus dem oberen Karbon. Bei dieser sind die fertilen Fiedern kaum verschieden von den sterilen.

Durch diese Pflanzen wird die Reihe der Pteridospermen, deren Fruktifikation bekannt ist, vervollständigt. Es sind seither noch viele interessante und wertvolle Entdeckungen gemacht worden, aber in den meisten dieser Fälle fehlt noch der positive Beweis für die gezogenen Schlüsse. Jedoch, es ist durch all das in diesen kurzen 8 Jahren Gefundene genügend sichergestellt, daß diese Pflanzen den vorherrschenden Typus der Farn-ähnlichen Vegetation der Periode darstellen. Es existierten auch echte Farne (wie wir im nächsten Abschnitt sehen werden), die aber zu den Pteridospermen als Untergruppe gestellt werden. Der Habitus der Pteridospermen muß sehr merkwürdig gewesen sein. Die Samen wurden von Wedeln getragen und waren in manchen Fällen, vielleicht ausnahmsweise, von einer schützenden Cupula umgeben. Wir finden keinerlei Vereinigung der weiblichen oder männlichen Organe zu einem Strobilus oder Zapfen, und die lockere Art und Weise, in welcher die Früchte getragen wurden, muß in auffallendem Gegensatz gestanden sein zu fast allen anderen großen paläozoischen Pflanzengruppen, bei denen allen die Sporangien zu Zapfen vereinigt waren, ausgenommen bei den echten Farnen. Dennoch hatten diese Pflanzen, obwohl sie, wie wir im letzten Abschnitt sahen, vom anatomischen Standpunkt aus eine Mittelstellung zwischen Farnen und Cycadeen einnehmen, in ihrer Entwickelung tatsächlich die Grenzlinie überschritten und waren wirklich Gymnospermen. Sie sind von großer Bedeutung, einmal, weil sie gewissermaßen die primitivsten der bekannten Gymnospermen darstellen, und dann, weil sie uns einen Weg der Entwickelung zeigen, der begann mit einem einfachen, Farn-ähnlichen Ahnen, von dem, letzten Endes, alle die geologisch älteren Gruppen der höheren Pflanzen abzuleiten sind.

4. Die Verwandtschaft der Primofilices, der Pteridospermen und der Cycadales. In den vorhergehenden Abschnitten haben wir gesehen, daß einige der Blattwedel der Genera Sphenopteris, Neuropteris, Alethopteris und Adiantites, dazu mindestens eine Species von Pecopteris, zu samentragenden Pflanzen gehören, die keine Farne waren. Es gibt noch eine Anzahl anderer, wichtiger Genera von solchen Blättern, wie z. B. Eremopteris, Linopteris, Mariopteris und Odontopteris, von denen man vermutet, daß sie gleicher

Natur sind, aber für die bis jetzt die Beweisführung noch nicht vollständig ist. Man darf nun aber nicht glauben, daß alle die Farnähnlichen Pflanzen der oberen paläozoischen Gesteine Pteridospermen waren. Dies wäre ein großer Irrtum. Es gab auch echte Farne, die Sporen in Sporangien erzeugten, welche auf gewöhnlichen oder auch auf umgebildeten Blättern saßen; doch bildeten sie einen an Zahl und an Mannigfaltigkeit der Formen viel geringeren Bestandteil der Flora als die Pteridospermen. Diese Farne unterschieden sich in mehreren wesentlichen Punkten von den heutigen Farnen, und sie werden deshalb am besten als eine gesonderte Klasse betrachtet, für die man seit einigen Jahren den Namen Primofilices eingeführt hat. Von manchen wurde dieser Terminus beanstandet, weil er leicht die Meinung erwecken könne, es handle sich dabei um primitive Farne, obwohl doch diese Pflanzen sicher nicht primitiv seien. Tatsächlich sind aber damit doch nur frühe Farne (Erstlingsfarne) gemeint, d. h. Farne aus früheren geologischen Perioden, und weder in der Ableitung des Wortes noch in dessen ursprünglichem Gebrauch findet sich implicite der Begriff des Primitiven.

Wir kennen zwei Familien der Primo-



Fig. 8. Zygopteris; Querschnitt des Blattstiels. Nach Paul Bertrand.

filices, deren typische Vertreter die beiden Genera Botryopteris und Zygopteris sind. Petrefakte der Stämme, Blattstiele und der Fruktifikationsorgane dieser Pflanzen sind untersucht worden, es ist jedoch noch nicht gelungen festzustellen, welche sterilen Wedel dazu gehören. Wir haben es hier mit Farnen zu tun, nicht nur dem Habitus nach, sondern auch in der Anatomie und der Art der Fruktifikation. Die Stämme waren alle monostel, jedoch war der Aufbau des Gefäßbündelsystems bei Zygopteris und anderen Genera, besonders in den Blattstielen, alles andere als primitiv. Dafür sprechen besonders die merkwürdigen Formen, welche die Bündel annahmen, die in manchen Fällen einem „H", in anderen wieder einem „Ω" (griechisches Omega) ähnelten. Die Sporangien standen in Gruppen auf einem gemeinsamen Stiel; sie waren bei manchen Formen mit einem Annulus versehen, der aber aus 2 Zelllagen bestand. Bei Zygopteris war der Annulus vertikal und vollständig, bei Botryopteris finden wir ein schräges, breites Band, aber nur an einer Seite des Sporangiums. Im ganzen genommen unterscheiden sich also diese Pflanzen bemerkenswert von den leptosporangiaten Farnen, zeigen jedoch in so vielen Punkten Uebereinstimmung mit Formen der Osmundaceen, Gleicheniaceen und anderen Familien moderner Farne, daß man sie als den Urstamm betrachtet, von dem die mesozoischen, tertiären und rezenten Leptosporangiaten sich ableiten. Es ist kaum zu bezweifeln, daß diese Pflanzen mit den gleichzeitig lebenden Pteridospermen verwandt sind durch einen gemeinsamen, Farn-ähnlichen Ahn. Wir haben schon die Farn-ähnlichen Charaktere der Pteridospermen betont, auf welche diese Ansicht sich gründet. Dieser gemeinsame Ahn existierte lange vor der Karbonperiode, zur Zeit des unteren Paläozoikums, aber leider haben wir heute keine Nachricht oder Urkunde über die Art der Landvegetation jener fernen Epoche.

Wir gehen jetzt zu den Cycadales über. Es ist guter Grund vorhanden anzunehmen, daß die jetzt lebenden Cycadeen die spärlichen Nachkommen einer großen Gruppe aus der Zeit des Mesozoikums sind. Leider wissen wir darüber sehr wenig infolge des fragmentarischen Zustandes der Fossilien, die Pflanzen dieser Gruppe aus dem Mesozoikum darstellen. Es sind Stämme, Blätter und Zapfen bekannt, die ohne Zweifel den Cycadales zugeordnet werden sollten; aber bis heute besitzen wir wenige oder keine Kriterien, um die Stämme und Wedel, die zu dieser Gruppe gehören, zu trennen von jenen, die zu den Bennettitales zu rechnen sind, die in mancher Richtung von ähnlichem Habitus, im übrigen aber doch von den Cycadales recht verschiedene Pflanzen sind.

Wie unvollkommen aber auch unsere Kenntnisse in dieser Hinsicht sein mögen, so besteht doch kein Zweifel darüber, daß die Entdeckung erst der Cycadofilices und dann der Pteridospermen, auf die Abstammung dieser Gruppe helles Licht wirft.

Lyginodendron und Medullosa zeigen, wie wir sahen, in ihrer Anatomie den Cycadeen verwandte Züge, und ihre Samen sind im wesentlichen nach dem Cycadeen-Typus gebildet. Es muß in diesem Zusammenhang auch wieder darauf hingewiesen werden, daß eine lebende Cycadee, Stangeria, nach dem Farntypus beblättert ist. In der Tat scheint es von den Pteridospermen zu den Cycadeen nur ein kurzer Schritt zu sein, der charakterisiert ist durch die allgemeine Annahme des monosporangiaten Strobilus, an Stelle der locker und zerstreut angeordneten Reproduktionsorgane der Vorfahren. Diese Umwandlung ist jedoch nicht ganz allgemein vor sich gegangen. Bei Cycas ist sie nur insoweit eingetreten, als es die männlichen Organe betrifft, und es ist sehr gut möglich und wahrscheinlich, daß es unter den mesozoischen Cycadales Formen gab, die uns bis jetzt unbekannt sind, bei denen weder die Micro- noch die Megasporophylle zu Zapfen vereinigt waren. Sollte sich letztere Vermutung als richtig erweisen, so erschiene der Anschluß an die Pteridospermen noch begründeter und enger.



Fig. 9. Zygopteris; Sporangien. Nach Renault.

5. **Die Bennettitales.** Die bisher besprochenen Fossilien stammen aus dem Paläozoikum, mit Ausnahme der mesozoischen Glieder der Cycadales, die im letzten Abschnitt erwähnt wurden. Wir müssen nun noch andere mesozoische Fossilien besprechen, die sich in neuerer Zeit als besonders wichtig für phylogenetische Betrachtungen erwiesen haben. Bis jetzt war unsere Kenntnis von mesozoischen Pflanzen weniger genau als die von den Gliedern der paläozoischen Flora. Der Hauptgrund dafür war das außerordentlich spärliche Vorkommen von Material, dessen Struktur erhalten war, d. h. also von Petrefakten in den Gesteinen dieser Periode. In den letzten Jahren jedoch hat man weiteres Material dieser Art erlangt, und die Ergebnisse der Prüfung desselben haben sich als von besonderem Interesse erwiesen. Seit dem Jahre 1828 ist es bekannt, daß in gewissen Schichten des Juras und der Kreide, an vielen Stellen der Erde, verkieselte Stämme sich finden, die den kurzen, dicken Stämmen einiger lebender Cycadeen sehr ähnlich sehen. Diese wurden zuerst eingehend untersucht von Carruthers und Williamson im Jahre 1870. Bei einem bestimmten Stammtypus, in Europa bekannt unter dem Namen Bennettites, in Amerika als Cycadeoidea bezeichnet, dessen Natur zuerst Carruthers erklärte, wurde gezeigt, daß die Zapfen als kurze, seitliche Sprosse an dem Stamme saßen, eingekeilt zwischen den Blattbasen. Es war klar, daß sowohl darin als auch in anderer Hinsicht diese Pflanzen weit abwichen von irgendeiner lebenden Cycadee, aber die Meinungen waren geteilt darüber, wie groß der Abstand zwischen Bennettites und den lebenden Cycadeen sei. Der Bau des Zapfens jedoch war damals nicht vollständig erkannt worden, und erst im Jahre 1901 wurde derselbe ganz und richtig erklärt. Im Jahre 1906, in seinem schönen Werk „The American Fossil Cycads“, stellte Wieland fest, daß diese Zapfen hermaphrodit und amphisporangiat sind. So ist es denn wahrscheinlich, daß die Bennettitales, zu welcher Gruppe Bennettites, Williamsonia und andere mehr oder weniger nah ver-

wandte Genera zu rechnen sind, ganz abseits von den Cycadales standen, daß sie jedoch in einigen Punkten mit diesen phylogenetisch verwandt erscheinen.

Wir wollen zuerst die Zapfen von Bennettites betrachten, da sie das beste Material sind, das wir heute besitzen, um den Typus der Fruktifikation der Gruppe zu erklären. Der Zapfen war ungefähr 5 cm lang und bestand aus einer keulenförmigen Achse, die übereinander 3 Reihen ungleicher Organe trug. Die Basis ist umhüllt von einem Kreis blattähnlicher Organe, die als Bracteen oder Perianth betrachtet werden. Darüber steht ein Wirtel von Organen, die genau so aussehen wie gewisse fertile Farnwedel. Gegen den Scheitel der Achse hin findet sich dann ein Kreis steriler keulenförmiger Schuppen und dazwischen Samen, die langen Stielen aufsitzen, wobei die Schuppen und die Samenstiele unabhängig voneinander der Achse entspringen. Es ist wichtig, die Anordnung der verschiedenen Kreise von Organen zu beachten: die schützenden Organe an der Basis, dann die Microsporophylle, und gegen den oder am Scheitel die Megasporophylle mit dazwischen stehenden (interseminal) Schuppen.



Fig. 10. Bennettites (Cycadeoidea): Radialschnitt durch den Zapfen. Nach Wieland.

Die Bracteen-ähnlichen Organe sind spiralig angeordnet. Sie stellen behaarte, blattähnliche Gebilde dar, die den ganzen Zapfen einhüllen; zwischen ihnen stehen zahlreiche Spreuschuppen (Ramenta). Die männlichen Organe stehen in einem einzigen Wirtel und sind an der Basis ein Stück weit vereinigt. Sie bestehen aus 15 bis 20 doppelt gefiederten Wedeln, die in der Jugend gegen die Achse hin einwärts gerollt sind, wobei die seitlichen Fiederchen paarweise parallel und dicht zusammenstehen. Die Samenstiele und die dazwischen stehenden Schuppen des weiblichen Teiles der Blume sind wieder spiralig angeordnet. Am distalen Ende hängen die Schuppen eng zusammen und bilden so eine Art „Frucht“ (Fig. 11), welche die Samen vollständig umhüllt, so daß nur noch die Micropylen durch Höhlungen in derselben etwas hervorragen. Die Samen stehen einzeln auf langen Stielen. Die Samenanlage ist orthotrop, der Embryo dikotyledon.



Fig. 11. Bennettites (Cycadeoidea). Radialschnitt durch einen Zapfen mit dem weiblichen Teil, die männlichen Organe fehlen. Nach Wieland.

Der Pollen wurde erzeugt in einer Reihe von Synangien, die auf den reduzierten Fiedern der männlichen, wedelartigen Organe stehen. Diese Synangien sind kurz gestielt und bestehen aus zwei Reihen von Fächern, die von einer dickwandigen äußeren Zell schicht umschlossen sind.

Das ist in kurzen Zügen der Bau des Zapfens von Bennettites, wie man ihn an Exemplaren aus der Kreide Amerikas erkannt hat. Wie ist nun dieses Organ, das wir einfach Zapfen genannt haben, zu deuten? Ist es tatsächlich, wie viele mit Wieland annehmen, einfach ein Zapfen, oder haben wir es hier mit einer richtigen Infloreszenz zu tun, wie Lignier u. a. glauben? Die Hauptschwierigkeit liegt darin, die weib-

lichen Organe der Blüte, die Samenstiele und die dazwischenstehenden Schuppen zu homologisieren. Nach der ersteren Theorie sind diese Schuppen möglicherweise sterile Sporophylle, und die Samenstiele stellen die fertilen Sporophylle dar. Eine andere Erklärung, die von denjenigen gegeben wird, welche die seitlichen fertilen Sprosse für Infloreszenzen halten, ist die, daß die interseminalen Schuppen Blätter der Hauptachse dieses Sprosses darstellen, und daß die Samenstiele fertile Blätter sind, die zu einblätterigen Knospen höherer Ordnung gehören. Die Sache ist jedoch die, daß, wenn wir diesen Teil der Fruktifikation für sich allein betrachten, wir bis heute nicht genügend Daten zur Vergleichung haben, um die Morphologie der weiblichen Organe zu erklären. Sie sind dem, was wir bei lebenden Pflanzen finden, absolut unähnlich, und unsere Kenntnis von ähnlichen Strukturen bei anderen Fossilien ist zurzeit so gering, daß wir nicht zu einer endgültigen Entscheidung über den morphologischen Wert dieser Organe gelangen können. Betrachten wir jedoch den Zapfen als Ganzes, so scheint es in hohem Grade wahrscheinlich, daß seine Bauart einfach und in den Grundzügen ähnlich derjenigen einer hermaphroditen Blüte der Dikotyledonen ist. Ganz sicher jedoch war Bennettites eine Gymnosperme. Selbst wenn die interseminalen Schuppen Carpellen äquivalent sind, so schließen sie doch nicht die Eier in derselben Weise ein, wie das die Carpelle der Angiospermen tun. Weiterhin ging die Befruchtung der Eier ganz offensichtlich nach dem Gymnospermen-Typus vor sich, wie schon zu sehen ist an der rinnenförmigen Micropyle, die aus der von den dicht zusammenschließenden interseminalen Schuppen gebildeten „Frucht" hervorragen.

Die Bennettiteae zeigen viele in die Augen springende Züge der Verwandtschaft sowohl mit den Cycadeen als mit den Pteridospermen. Sie stellen ein weiteres Bindeglied aus der Vergangenheit dar. Der Habitus und die Anatomie des Stammes sind im wesentlichen die der Cycadeen, die Beblätterung ist gleich der der Cycadeen; Die Samen sind nach dem Muster derjenigen der Pteridospermen und Cycadeen gebildet, weichen aber von beiden in wichtigen Punkten ab. Andererseits ist die ganze Fruktifikation völlig unähnlich derjenigen, die wir bei lebenden oder fossilen bekannten Cycadeen finden. In mehreren bemerkenswerten Punkten stimmen sie mit den Farnen überein, so in den schuppenförmigen Ramenta zwischen den Blattbasen und den Bracteen. Die größte Uebereinstimmung jedoch herrscht in bezug auf den Bau der männlichen Organe. Diese stellen im Grunde einfach 15 bis 20 fertile Farnwedel dar, die in den Zapfen eingeschlossen sind.

Es erscheint äußerst wahrscheinlich, daß die Bennettiteae einen mesozoischen Abkömmling der paläozoischen Pteridospermen darstellen; die Fortentwickelung bestand in der Ausbildung eines amphisporangiaten Zapfens, mit den weiblichen Organen über (scheitelwärts) den männlichen, und einem schützenden Perianth darunter. Ein solcher Blütenstand ist uns nur noch bei 2 Gruppen von Pflanzen, lebenden oder fossilen bekannt, bei den Angiospermen und bei den Gnetales. In gewisser Hinsicht scheint die Entwickelung der Bennettitales parallel verlaufen zu sein derjenigen der Cycadales mit ihrem monosporangiaten Strobilus. Es ist jedoch ganz unmöglich zu glauben, daß sie von dieser Gruppe abstammten. Nicht nur sind die Bennettitales ebenso alt wie die Cycadeen, man könnte auch schwer sich vorstellen, wie ein solch komplizierter Zapfen aus dem verhältnismäßig einfachen Strobilus der Cycadeen, soweit wir dieselben kennen, entstanden wäre.

Es gibt noch mehrere Genera der Bennettitales, wie Williamsonia und Wielandiella (Anomozamites), aber bei keinem derselben sind die Einzelheiten des Baues der Zapfen so vollständig bekannt wie bei Bennettites. Bei einigen von ihnen sind jedoch die Microsporophylle bedeutend reduzierter als bei letzteren. Die Zapfen von Williamsonia sollen sogar monosporangiat sein; da dies aber noch nicht sichergestellt ist, brauchen wir uns hier nicht über die Tragweite einer derartigen Komplikation der Dinge aufzuhalten.

6. Die Bennettitales und die Angiospermen. Von allen den höheren Gruppen jetzt lebender Pflanzen hat sich, unter phylogenetischen Gesichtspunkten betrachtet, diejenige der Angiospermen oder Blütenpflanzen als die rätselhafteste erwiesen. Diese Pflanzen, die in der heutigen Flora vorherrschen, sind bekanntlich verhältnismäßig junger Herkunft. Sie waren noch nicht vorhanden im Paläozoikum, und sie sind jünger als die Bennettitales, Coniferales und Gingkoales und als die leptosporangiaten Farne, Pflanzen, die im frühen Mesozoikum häufig waren. Dementsprechend tauchen Angiospermen erst in der unteren Kreide auf. Sie traten dann in kurzer Zeit in großen Mengen auf und es entstand rasch eine große Zahl von Familien, sowohl der Mono- als der Dicotyledonen. Wir haben kein geologisches Beweismaterial, um behaupten zu können, daß die Monocotyledonen älter seien als die Dicotyledonen und umgekehrt.

Dies sind die Hauptergebnisse der paläobotanischen Forschung in betreff der Angiospermen. Das Studium der lebenden Glieder der Gruppe, die vegetativ und floristisch eine außerordentliche Mannigfaltigkeit der Formen aufweist, jedoch solch einen stereotypen anatomischen Bau, hat ergeben, daß es äußerst schwierig ist, auch nur eine Vermutung über ihre wahrscheinliche Abstammung auszusprechen. Tatsächlich gab es bis vor wenig Jahren keinerlei Theorie über die Phylogenie der Angiospermen.

Unzweifelhaft sind uns die direkten Vorfahren der Angiospermen im fossilen Zustand noch nicht bekannt. Daran ist vor allem schuld die Spärlichkeit versteinerten Materials in den mesozoischen Gesteinen. Bis jetzt ist nur ein etwas zweifelhaftes Exemplar einer versteinerten Blüte aus dieser Periode gefunden worden.

Wir haben nun zu untersuchen, ob wir irgendwelche mesozoischen Pflanzen kennen, die auf die geheimnisvolle Abstammung der Angiospermen ein Licht werfen könnten, wenn wir sie in Verbindung mit dem betrachten, was wir von den lebenden Gliedern der Gruppe wissen. Die Antwort hängt ganz davon ab, welchen Begriff wir uns vom primitivsten Blütentypus unter den lebenden Angiospermen machen. Wenn wir mit Engler und Wettstein als primitiven Typus die einfachste Blüte, eingeschlechtlich und ohne Perianth, ansehen (so wie die der Piperales, Amentiferae und von Casuarina), von der die hermaphroditen Blüten, mit zweireihigem Perianth und zahlreichen Staub- und Fruchtblättern (wie z. B. die Blüte der Butterblume), abzuleiten seien, dann ist die Antwort negativ und die Herkunft der Angiospermen bleibt ebenso dunkel wie bisher. Neuerdings ist nun aber die Ansicht geäußert worden, daß der Typus der Angiospermenblüte in Wirklichkeit ein Zapfen sei, dessen Teile folgendermaßen angeordnet sind: an der Basis befindet sich ein wohl ausgebildeter Perianth, späterhin oft in einen äußeren Kelch und eine innere Corolla differenziert, dann folgen zahlreiche Staubblätter und am Scheitel des Ganzen viele Fruchtblätter. Es wird postuliert, daß im Urzustand alle Teile des Zapfens hypogyn waren, in großer Zahl vorhanden und spiralig angeordnet, daß aber von diesem Urtypus eine fast unendliche Zahl von Modifikationen eintraten, u. a. auch Reduktion zu nackten, eingeschlechtlichen Blüten wie die der Piperales usw., so daß wir heute die vielen Familien der Angiospermen unterscheiden können, deren Glieder alle mehr oder weniger weite Abweichungen vom Urtypus zeigen.

Ist diese Hypothese richtig, dann kann die oben gestellte Frage positiv beantwortet werden; denn, obgleich uns die direkten Vorfahren der Angiospermen unbekannt sind, setzen uns die Bennettiteae in Verbindung mit den modernen Angiospermen



Fig. 12. Diagramm des Baus eines primitiven angiospermen Blütentypus. Nach Arber und Parkin.



Fig. 13. Hypothetisches Diagramm der Blüte der bis jetzt unbekannten Ahnen der Angiospermen (Hemiangiospermen). Nach Arber und Parkin.

in den Stand, uns ein anschauliches Bild von der Organisation des Zapfens der Gymnospermen-Vorfahren der Angiospermen zu machen. Auf Grund derselben können wir uns den Strobilus der Hemiangiospermen, wie dieser unbekannte, theoretische Typus bezeichnet wurde, rekonstruieren durch die Synthese von Charakteren einerseits des Zapfens von Bennettites und andererseits des primitiven Blütentypus der Angiospermen.

Bei der Besprechung von Bennettites

hatten wir besonders auf die eigentümliche Anordnung der Organe des Zapfens an der Achse aufmerksam gemacht. An der Basis hatten wir einen Perianth, darüber die Microsporophylle, dann die Megasporophylle mit dazwischen stehenden Schuppen gefunden. Ein solcher Aufbau ist nirgends mehr zu finden unter fossilen Pflanzen und unter den lebenden Pflanzen kommt er nur bei den Angiospermen und den Gnetales vor. Diese Tatsache allein ist schon sehr bezeichnend. Es ist nun durchaus nicht anzunehmen, daß die Angiospermen in direkter Linie von den Bennettiteae abstammen. Im Gegenteil, sie sind wahrscheinlich beträchtlich auseinander gegangen, jedes seine besondere Entwickelung von dem Urstamm an durchlaufend, besonders soweit das die Megasporophylle angeht. Es bietet jedoch keine Schwierigkeit, den Perianth und die Microsporophylle der Angiospermen von den entsprechenden Organen bei Bennettites abzuleiten. Die Stamina mögen reduziert worden sein zu der stereotypen Form von Sporangiophoren, die zwei Synangien eines primitiven Microsporophylls, wie jenes von Bennettites, tragen. In der Tat wissen wir jetzt, daß einige Glieder der Bennettitales Microsporophylle besaßen, die außerordentlich reduziert sind im Vergleich zu den Farn-ähnlichen Blättern der amerikanischen Spezies von Bennettites. Was die Megasporophylle betrifft, so gibt uns Bennettites keinen Aufschluß über die Gestalt dieser Organe bei den Hemiangiospermen; die Betrachtung der Angiospermen selbst aber macht es augenscheinlich, daß deren Carpelle denen des lebenden Genus Cycas sehr ähnlich sind. Es wird auch wahrscheinlich, daß die Angiospermen ins Leben gerufen wurden durch die Annahme der Entomophilie infolge der dicht zusammenschließenden Carpelle, und daß sie dadurch von Anfang an eine unzweifelhafte Ueberlegenheit über alle die anderen höheren Pflanzen besaßen, sowohl an Zahl als an Mannigfaltigkeit der Formen.

Dies ist der Stand unserer Kenntnisse von dem Zapfen der Bennettitales mit Hinsicht auf das Problem der Abstammung der Angiospermen. Unsere Synthese oder Rekonstruktion des Bildes der direkten Vorfahren dieser Gruppe mag fehlerhaft und unvollkommen sein, und ehe nicht weiteres fossiles Beweismaterial zur Verfügung steht, bleibt das Ganze hypothetisch; aber wir haben doch wenigstens einmal eine Theorie, welche die Herkunft der Angiospermen erklärt, wenn auch noch nicht alles erreicht ist, was wünschenswert erscheint.

7. Die Bennettitales und die Gnetales. Weiterhin haben wir die kleine und bis vor kurzem wenig verstandene Gruppe der Gnetales zu betrachten, die nur 3 Genera umfaßt, nämlich Ephedra, Gnetum und Welwitschia, letzteres mit nur einem Vertreter und außerordentlich beschränktem Verbreitungsgebiet. Obgleich diese Genera einander ziemlich unähnlich sind, sowohl vegetativ als in Hinsicht auf die Reproduktionsorgane, so bilden sie doch zweifellos eine natürliche Gruppe. Sehr wahrscheinlich sind sie die überlebenden Reste einer Gruppe, die in der Vergangenheit an Zahl und Mannigfaltigkeit der Formen weitaus bedeutender war. Leider aber kennen wir keine Glieder dieser Gruppe im fossilen Zustand, und bei irgendwelchen Vermutungen über ihre wahrscheinlichen Vorfahren können wir also unsere Schlüsse nur auf die vergleichende Morphologie der lebenden Formen stützen. Ueber diesen Gegenstand ist viel gestritten worden unter den Botanikern, früher und bis auf den heutigen Tag. Die Mehrheit stimmt darin überein, daß diese Pflanzen Gymnospermen seien, und daß keine Spur eines Carpells in den Zapfen oder Blüten irgendeiner Spezies zu finden sei. Einige dagegen halten sie für offensichtliche Angiospermen und behaupten, daß ein einem Carpell homologes Organ vorhanden sei.

Wiederum ist auch die vergleichende Morphologie der Blüten dieser drei Genera noch umstritten. Es ist die Ansicht geäußert worden, daß die männliche Fruktifikation von Welwitschia, die, wenn auch nicht funktionell, so doch in Wirklichkeit amphisporangiat ist, der primitivste der vorhandenen Typen sei, und daß die männlichen und weiblichen Zapfen der anderen Genera von ihr durch Reduktion abzuleiten seien. Es ist gezeigt worden, daß dieser Zapfen im wesentlichen nach einem ähnlichen Prinzip aufgebaut ist wie die primitive Angiospermenblüte, und ebenso wie der Zapfen von Bennettites. Diese Anschauungen stimmen überein mit der modernen Tendenz, die Gnetales aus der Nachbarschaft der Coniferales abzurücken zu den Angiospermen hin, obgleich durchaus verneint wird, daß eine dieser Gruppen von der anderen abzuleiten sei. Wenn unter den Fossilien Bennettites irgendeinen Aufschluß gibt über die Phylogenie der Angiospermen, so ist es zu diesem Zweck auch wertvoll in bezug auf die gymnospermen Gnetales. Die beiden Gruppen sind nahe verwandt, und zeigen deutlich, daß sie von einem gemeinsamen Ahn abstammen, von dem aus sie sich, in vieler Hinsicht, parallel entwickelt haben. Die Ahnen der Gnetales sowohl als der Angiospermen waren ohne Zweifel die hypothetischen Hemiangiospermen, von denen wir im vorhergehenden Kapitel sprachen.

8. Die Cordaitales, Coniferales und Gingkoales. Die Coniferae sind eine sehr

alte Gruppe, die bis zum Ende der Carbonzeit zurückreichen. Sie sind also viel älter als die Angiospermen, mit denen sie früher zusammengestellt wurden; denn die letzteren erscheinen erst in der unteren Kreide. Wie wir sehen werden, haben neuere Arbeiten die unerwartete Tendenz gefördert, die Coniferae und die Angiospermen phylogenetisch auseinander zu rücken. Offenbar sind nicht alle Familien der Coniferae gleich alt. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Araucariaceae, die gewöhnlich als die älteste Familie angesehen werden, im Paläozoikum lebten, während das erste Auftreten der Abietineae in den späten Jura fällt. Allerdings behaupten einige amerikanische Paläobotaniker auf Grund der Untersuchung der Anatomie einiger Coniferen aus der Kreide, daß die Abietineae anatomisch primitiver und also älter seien als die Araucariaceae. Das widerspricht jedoch dem geologischen Beweismaterial und ist einfach eine Sache morphologischer Interpretation. Bis jetzt ist indessen noch keine fossile Conifere gefunden worden. die irgendwie auf die Vorfahren der Gruppe einen Schluß zuließe.

Die Gingkoales haben eine große Vergangenheit, sind jetzt aber beinahe ganz ausgestorben. Ein einziger Vertreter, Gingko biloba, lebt heute noch im kultivierten Zustand, ist aber wahrscheinlich nirgends wild vorkommend zu finden. Die Gingkoales sind sicher ebenso alt wie die Coniferae. Die Gesteine des Mesozoikums besonders liefern uns die großen Mengen Abdrücke von Blättern und auch hier und da von Fruktifikationen; erstere sind zum Teil fast identisch mit denen der heute noch lebenden Pflanze; es finden sich aber auch Genera, die längst ausgestorben sind. Auch hier geben uns die Fossilien in keiner Weise Aufschluß über die Vorfahren.

Es fragt sich nun, ob nicht die Untersuchung der fossilen Pflanzen irgendwelche Relikte der Vergangenheit ans Tageslicht gebracht hat, die weder echte Coniferen noch Gingkos sind, aber doch offenbar im Zusammenhang stehen mit diesen beiden Gruppen und sie verbinden, und so vielleicht das Dunkel der Herkunft derselben erleuchten helfen? Es kann mit großer Sicherheit gesagt werden, daß die paläozoischen Cordaitales, so wie wir diese jetzt kennen, diese Lücke ausfüllen. Es sind ja zu der einen und anderen Zeit Versuche gemacht worden zu zeigen, daß die Coniferales von den Lycopoden abstammen. Das ist erst neuerdings wieder behauptet worden, besonders in bezug auf die Araucariaceae, aber es haben sich nur wenige Anhänger dieser Ansicht gefunden. Es besteht ohne Zweifel in manchen Punkten eine gewisse Aehnlichkeit zwischen den beiden Gruppen, aber es ist mehr als wahrscheinlich, daß diese richtiger interpretiert werden als Fälle paralleler Entwickelung, und die monophyletische Natur der Coniferae im ganzen genommen erscheint fast unangreifbar.

Cordaites ist die best bekannte Form der Cordaitales, ein großer Baum, der eine Höhe bis zu 50 Fuß erreichte und frei verzweigt war, nach oben hin monopodial (nicht dichotom). Die Blätter standen spiralig angeordnet an den jüngeren Sprossen. Sie waren große, einfache, ungeteilte Gebilde, oft riemenförmig oder lanzettlich, manchmal linear zugespitzt. Man kennt solche, die über 3 Fuß lang sind. Jedes Blatt war von einer großen Zahl paralleler Nerven durchsetzt. Der allgemeine Habitus des Baumes war nicht unähnlich dem einiger



Fig. 14. Rekonstruktion von Cordaites. Stark verkleinert. Nach Scott.

Spezies von Agathis oder Podocarpus, obgleich die Blätter viel größer waren. Die Anatomie des Stammes, besonders des Holzes, ist im wesentlichen vom Typus der Coniferen, nur war immer ein großes Mark vorhanden, das in kurzen Abständen von Diaphragmen aus parenchymatischen Elementen überbrückt wird. Das erste Holz unterscheidet sich von dem später gebildeten

dadurch, daß es nicht Treppen-Tracheiden, sondern Spiral-Tracheiden hat. Das sekundäre Holz mit seinen behöften Tüpfeln ist nicht zu unterscheiden von dem einer



Fig. 15. Cordaites. Radialschnitt durch den männlichen Zapfen. Nach Renault.

Araucaria. Die männlichen und weiblichen Organe wurden auf besonderen kätzchenartigen Sprossen getragen. Die männlichen Sprosse bestehen aus einer dicken Achse, an der spiralig schuppenförmige Blätter sitzen; in der Achsel jedes derselben stehen ein oder mehrere Staubblätter. Jedes Staubblatt besteht aus 3 bis 4 Pollensäcken, die auf einem gemeinsamen Stiel sitzen. In den Achseln der Brakteen der weiblichen Sprosse findet sich vielleicht ein einziges Ei auf einem kurzen Stiel. Das Ei hat möglicherweise zwei Integumente, der obere Teil des Nucellus ist zu einer Pollenkammer umgebildet, wie das gewöhnlich der Fall ist bei paläozoischen Samen. Sehr wahrscheinlich wurde die Befruchtung ausgeführt durch freischwimmende Antherozoiden, doch ist das noch nicht sicher nachgewiesen. Das Ergebnis war ein herzförmiger Same.

Cordaites ist eine sehr bemerkenswerte fossile Form; denn mit Charakteren, die nur ihm eigen sind, vereinigt es solche, die es gemein hat mit Coniferen, Cycadeen und mit Gingko. Der Habitus ist der gleiche wie der einiger Coniferen, auch ähnelt es diesen in dem Bau des Stammes und der Wurzeln. Das große Mark wieder erinnert an Cycadeen, ebenso wie die Anatomie der

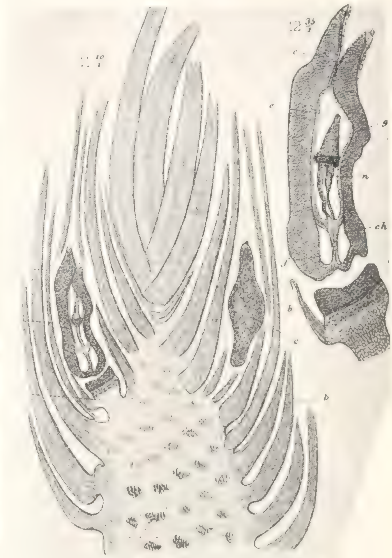


Fig. 16. Cordaites. Radialschnitte, links durch den weiblichen Zapfen, rechts durch den Samen. Vergrößert. Nach Renault.

Blätter. Mit Gingko endlich hat es gemein die doppelten Blattspuren und eine gewisse Aehnlichkeit im Bau der männlichen Sprosse. Ohne Zweifel kann uns also Cordaites dazu dienen, eine Verbindung zwischen den Coniferales und den Gingkoales herzustellen. Erstere sind wahrscheinlich von den paläozoischen Cordaitales abzuleiten, letztere stellen offenbar einen Seitenzweig dar, der von denselben Ahnen ausging wie die Cordaitales.

Ueber die direkten oder früheren Vorfahren der Cordaitales wissen wir zurzeit wenig. Zwei wichtige Umstände jedoch deuten darauf hin, daß die Cordaitales mit den Pteridospermen zusammenzubringen sind, oder daß beide Gruppen wenigstens gemeinsame Ahnen hatten. Das ist einmal die Aehnlichkeit der Samen beider Gruppen. Zum anderen die Tatsache, daß bei einigen der älteren Genera der Cordaitales, z. B. Pitys, am Rande des Markes mesarche Stränge

von primärem Holze sich finden, so wie wir denselben bei Lyginodendron begegnet waren.

9. Die phylogenetischen Beziehungen dieser Gruppen. Wir haben gesehen, daß unter den fossilen Pflanzen gewisse Gruppen von hervorragender Bedeutung sind, da sie eine Mittelstellung einnehmen zwischen anderen, die uns entweder heute noch in lebendem Zustande bekannt oder die nur noch fossil zu finden sind. Von diesen synthetischen Typen oder Bindegliedern sind die folgenden die wichtigsten, soweit die phylogenetischen Beziehungen zwischen den Farnen einerseits und den Gymnospermen und Angiospermen andererseits in Frage kommen: die Pteridospermen (besonders Lyginodendron und Medullosa), die Bennettitales und die Cordaitales. Diese sind alle gymnosperm. Sie alle stützen die fundamentale Annahme, daß die Gesamtheit der höheren Pflanzen von primitiven, Farn-ähnlichen, bis jetzt unbekannten Vorfahren abstammt.

Aus diesen Farn-ähnlichen Ahnen entstanden zunächst die Primofilices, die Stammpflanzen der mesozoischen, tertiären und rezenten leptosporangiaten Farne.

Aus ihnen entstanden weiterhin die Pteridospermen, die einerseits zu den Cycadales, lebenden und fossilen, führen, andererseits zu den Bennettitales. Weiterhin sind von ihnen herzuleiten die hypothetischen Hemiangiospermen und deren Nachkommen, die Angiospermen auf der einen, die Gnetales auf der anderen Seite.

Und endlich können wir auf diese Farn-ähnlichen Ahnen zurückführen die Cordaitales und vielleicht die Gingkoales. Die Cordaitales ihrerseits sind wahrscheinlich die Stammpflanzen der mesozoischen und rezenten Coniferales.

Die erste dieser drei Gruppen von Nachkommen der primitiven, Farn-ähnlichen Formen ist charakteristisch durch die Beibehaltung der zerstreuten, nicht zapfenartigen Anordnung der Fruktifikationen.

Bei der zweiten Gruppe wäre als Hauptschritt der Entwickelung die Annahme des zapfenförmigen Habitus zu verzeichnen. Beide Typen sind von verschiedenen Gliedern erworben worden: der monosporangiate Strobilus trat zuerst auf bei den Cycadales, den amphisporangiaten (hermaphroditen) Strobilus finden wir bei den Bennettitales, den hypothetischen Hemiangiospermen und endlich bei Angiospermen und Gnetales. Die früheren Formen bleiben alle gymnosperm, jedoch gab die Umhüllung des Eies durch die Carpelle in Verbindung mit der Annahme der extraseminalen Methode der Pollination den Angiospermen ihre Entstehung.

Die dritte Gruppe entwickelte ebenfalls einen Strobilus, der aber monosporangiat ist und anders gestaltet als der der Cycadeen. Dieser Typus ist im primitiveren Zustand zu finden bei den Cordaitales und Gingkoales, und von ihm ist ohne Zweifel der Strobilus der Coniferales herzuleiten.

Literatur. ***Scott***, *Studies in Fossil Botany, 2. Edit., London 1909.* — ***Williamson***, *Organisation of Fossil Plants, Pt. IV. Phil. Trans. Roy. Soc., London, Vol.* **163**, *p. 377, 1873.* — ***Williamson und Scott***, *Pt. III Lyginodendron and Heterangium. Ibid., Vol.* **186**, *B, p. 703, 1896.* — ***Oliver und Scott***, *The structure of the Palaeozoic Seed, Lagenostoma Lomaxi etc. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol.* **197**, *p. 193, 1904.* — ***Kidston***, *The fructification of Neuropteris heterophylla. Ibid., Vol.* **197**, *p. 1, 1904.* — ***Derselbe***, *On the Microsporangia of the Pteridosperms. Ibid., Vol.* **198**, *p. 413, 1906.* — ***Arber***, *On some new species of Lagenostoma. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol.* **76**, *p. 245, 1905.* — ***White***, *The seeds of Aneimites. Smithsonian Miscell. Coll., Vol.* **47**, *Pt. II, p. 322, 1904.* — ***Grand'Eury***, *Sur les graines trouvées attachées au Pecopteris pluckenetii. Compt. Rend. Acad. Sc., Vol.* **140**, *p. 920, 1905.* — ***Arber***, *The origin of Gymnosperms. Sc. Progress, N. S., Vol.* **1**, *p. 222, 1906 (contains a full bibliography on the literature of the Cycadofilices and Pteridosperms).* — ***Derselbe***, *On the past History of the Ferns. Ann. of Bot., Vol.* **20**, *p. 215, 1906.* — ***Wieland***, *American Fossil Cycads. Washington 1906.* — ***Arber und Parkin***, *On the origin of Angiosperms. Journ. Linn. Soc. Bot. London, Vol.* **38**, *p. 29, 1907 und deutsche Uebersetzung in d. Oesterr. Botan. Zeitschr., Wien, Vol.* **58**, *pp. 89, 133, 184, 1908.* — ***Dieselben***, *The relationship of the Angiosperms to the Gnetales. Ann. of Bot., Vol.* **22**, *p. 488, 1908.* — ***Sargant***, *The reconstruction of a race of primitive Angiosperms. Ibid., Vol.* **22**, *p. 121, 1908.* — ***Seward und Gowan***, *The Maidenhair Tree. Ann. of Bot., Vol.* **20**, *p. 109, 1906.* — ***Seward und Ford***, *The Araucarieae. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol.* **198**, *p. 305, 1906.* — ***Sprecher***, *Le Ginkgo biloba. Genève 1907.* — ***Hollick und Jeffrey***, *Studies of Cretaceous Coniferous remains. Mem. Bot. Garden New York, Vol.* **3**, *1909.*

Arber.

4. Samenpflanzen.

Allgemeines.

Im Fortpflanzungsprozeß der Phanerogamen (Blütenpflanzen, Anthophyta; Embryophyta siphonogama, Samenpflanzen) wechseln, wie bei den Moosen und Pteridophyten, ungeschlechtliche und geschlechtliche

Generationen in regelmäßiger Folge miteinander ab. Ihre geschlechtliche Generation ist aber noch viel stärker reduziert als bei den heterosporen Pteridophyten. Sie ist ganz unselbständig geworden, wird von der ungeschlechtlichen Generation ernährt und erscheint gleichsam als ein Teil derselben. Schon bei den heterosporen Pteridophyten ist die Geschlechtsdifferenzierung dem Prothallium entzogen und auf die ungeschlechtliche Generation übertragen worden. Bei den Phanerogamen werden nun die Fortpflanzungsorgane des Sporophyten als eigentliche Sexualorgane ausgebildet und die sexuelle Fortpflanzung wird von der Gegenwart flüssigen Wassers unabhängig gemacht. Dies bedingt nun eine ganze Reihe spezieller Einrichtungen an den zu Sexualorganen gewordenen Teilen des Sporophyten und den von ihnen erzeugten Mikro- und Makrosporen. In der Fortpflanzungslehre der Phanerogamen sind für dieselben besondere Namen gebräuchlich, mit welchen wir uns zunächst bekannt machen müssen.

Die Makrosporen der Blütenpflanzen heißen Embryosäcke. Sie bleiben stets im Makrosporangium, der Samenanlage (Samenknospe, Ovulum), eingeschlossen. Diese besteht aus dem Knospenkern (Nucellus) und einer oder zwei von seinem Grunde, der Chalaza, ausgehenden Hüllen, den Integumenten, die über seinem Scheitel einen schmalen Zugang, die Mikropyle, freilassen. Ein kurzer Stiel, der Funiculus, verbindet die Samenanlage mit dem Fruchtblatt (Makrosporophyll). Im jungen Nucellus bilden sich, vergleichbar mit den Vorgängen im jungen Makrosporangium der Pteridophyten, mehrere oder auch nur eine einzige Makrosporenmutterzelle. Unter ihren durch Teilung entstehenden Abkömmlingen befindet sich wieder nur eine einzige, entwickelungsfähige Makrospore, der Embryosack. Das in ihm entstehende Endosperm (Prothalliumgewebe) erzeugt an seinem Scheitel eine größere oder kleinere Anzahl von Archegonien oder auch nur eine einzige befruchtungsfähige Zelle, eine Eizelle.

Bei solchermaßen veränderten Verhältnissen in der Makrosporenentwickelung wäre es zwecklos, wenn die Mikrosporen, wie bei den Pteridophyten, auf der Erde ein Prothallium mit Antheridien und Spermatozoiden erzeugen würden, da die letzteren ja unmöglich zu den weiblichen Zellen gelangen könnten. Die Befruchtung muß also bei den Blütenpflanzen in anderer Weise ermöglicht werden.

Die Mikrosporen oder Pollenkörner der Blütenpflanzen werden in den Pollensäcken (Mikrosporangien) gebildet, die einzeln oder in Mehrzahl an den Staubblättern (Mikrosporophyllen) sitzen. Sie werden bei den Gymnospermen durch den Wind auf die Samenknospen, bei den Angiospermen durch Wind, Wasser, Insekten, Vögel, Schnecken oder andere Tiere auf ein besonders differenziertes Organ der Fruchtblätter, die Narbe, getragen. Hier erst geht ihre weitere Entwickelung, die Prothalliumbildung, vor sich. Dabei kommt es bei der Mehrzahl der Gymnospermen und allen Angiospermen zur Bildung einer langen, schlauchförmigen Zelle, des Pollenschlauches, durch welchen die befruchtenden Elemente in die Nähe der Archegonien oder der Eizelle geführt werden. Die Befruchtung selbst besteht, wie in den übrigen Abteilungen des Pflanzenreiches, in der Verschmelzung zweier Kerne, von denen der eine einer männlichen, der andere einer weiblichen Geschlechtszelle angehört.

Wie bei den Moosen und Pteridophyten ist auch bei den Blütenpflanzen der Vorgang der Sporenbildung (Pollenkörner und Embryosäcke) bei der Teilung der Sporenmutterzellen mit einer Reduktion der Chromosomenzahl ihrer Kerne auf die Hälfte verbunden. Infolgedessen weisen die Zellen des Sporophyten doppelt so viele Chromosomen auf, als diejenigen des Gametophyten. Die Bezeichnungen 2x-Generation für die ungeschlechtliche und x-Generation für die Geschlechtsgeneration (vergl. den Artikel „Fortpflanzung der Farne", 3. das Verhalten der Kerne), sind also auch für die Blütenpflanzen gültig.

Die sporenbildenden Blätter der Phanerogamen, Staubblätter und Fruchtblätter, sind in der Regel in größerer Zahl zu Blüten vereinigt. An deren Zusammensetzung haben meistens auch andere Blattorgane Anteil, welche dem Schutze der Geschlechtsorgane dienen oder in irgendeiner Weise die Uebertragung der männlichen Organe auf die weiblichen fördern.

In der Einteilung der Blütenpflanzen in die beiden Unterabteilungen Gymnospermen (nacktsamige Pflanzen) und Angiospermen (bedecktsamige Pflanzen) kommt der auffallendste Unterschied in der Anordnung der Fortpflanzungsorgane zum Ausdruck. Die Fruchtblätter der Angiospermen treten zur Bildung geschlossener Gehäuse, der Fruchtknoten, zusammen, in denen die gesamte Entwickelung der Samenanlagen und der darin enthaltenen Makrospore sich abspielt. Bei den Gymnospermen dagegen sitzen die Samenanlagen frei an der Oberfläche der sie erzeugenden Fruchtblätter. In Bau und Entwickelung der Fortpflanzungsorgane selbst sind zwischen Gymnospermen und Angiospermen so viele und große Unterschiede vorhanden, daß eine getrennte Be

handlung einer zusammenfassenden Darstellung vorzuziehen ist.

A. Ernst.

a. Gymnospermen.

1. Uebersicht über den Blütenbau der Gymnospermen. 2. Pollenbildung und Pollenausstreuung. 3. Entwickelung der Samenanlage und Ausbildung des Archespors. 4. Endosperm- und Archegoniumbildung. 5. Keimung der Pollenkörner und Befruchtung. 6. Embryobildung. 7. Same und Frucht der Gymnospermen.

1. Uebersicht über den Blütenbau der Gymnospermen. Die Blüten der Gymnospermen sind mit ganz wenigen Ausnahmen (Welwitschia und einzelne Gnetum- und Ephedraarten) eingeschlechtig, d. h. Mikro- und Makrosporophylle bilden getrennt voneinander männliche und weibliche Blüten und Blütenstände. Dabei finden sich entweder männliche und weibliche Blüten auf demselben Individuum (einhäusige, monöcische Arten), oder sie sind auf verschiedene Individuen verteilt (zweihäusige, diöcische Arten). Außer den sporenerzeugenden Blättern (Mikrosporophylle, Staubblätter in den männlichen, Makrosporophylle, Fruchtblätter in den weiblichen Blüten) sind häufig keine anderen Blattorgane an der Bildung der Gymnospermenblüte beteiligt. Nur die Gnetaceen machen davon eine nennenswerte Ausnahme und nähern sich in ihrem Blütenbau demjenigen der Angiospermen (vgl. die Artikel „Blüte" und „Gymnospermen").

Die männlichen Blüten der Gymnospermen sind Sprosse mit begrenztem Längenwachstum und von kätzchen- oder zapfenförmiger Gestalt (Fig. 1; vgl. auch die Artikel „Blüte" und „Gymnospermen"). Ihre Achse ist meistens mit zahlreichen, spiralig oder quirlig gestellten Staubblättern besetzt. An der Basis sitzt etwa eine aus schuppenförmigen Niederblättern bestehende und der Blütenknospe als Schutzorgan dienende Hülle (Perianth). Die Pollensäcke (Mikrosporangien) sitzen bei Abies, Picea, Pinus (Fig. 1) usw. zu zweien, bei Agathis und Araucaria zu 5 bis 15, bei Taxus zu 5 bis 9 auf der Unterseite von laubblattähnlichen oder schuppenförmigen Sporophyllen. Bei den Cycadeen sind die Mikrosporophylle auf ihrer Unterseite mit einer, bei den einzelnen Gattungen und Arten zwischen 100 bis 800 betragenden Zahl von Pollensäcken bedeckt (Fig. 2, $_1$). Diese sind nicht etwa unregelmäßig über die ganze Fläche zerstreut, sondern in Gruppen von 3 bis 6 Stück, also gleichsam wie bei den Farnen zu Sori angeordnet. Die Pollensäcke liefern aus ihren innersten Zellschichten die Pollenmutterzellen (Mikrosporenmutterzellen), von denen jede durch Vierteilung eine Pollentetrade erzeugt.

Auch die weiblichen Blüten bestehen bei zahlreichen Gymnospermen aus einer Achse, an welcher die Sporophylle quirlig oder spiralig angeordnet sind. Indessen ist der Bau der weiblichen Blüten doch von weit größerer Mannigfaltigkeit als derjenige der männlichen. Das beruht zum Teil auf der Tatsache, daß die Zahl der in einer weiblichen Blüte vereinigten Fruchtblätter stärker variiert als diejenige der Pollenblätter in männlichen Blüten und sogar bis auf eins reduziert werden kann. Im letzteren Falle sind häufig zahlreiche Blüten zu auffälligen Blütenständen vereinigt. Die Gestalt der Gymnospermen-Fruchtblätter ist sehr verschieden. Diejenigen von Cycas (Fig. 2, $_2$) zeigen an ihrem sterilen Endteil noch deutlich den fiederigen Bau der Laubblätter: sie tragen die Samenanlagen an den Seiten

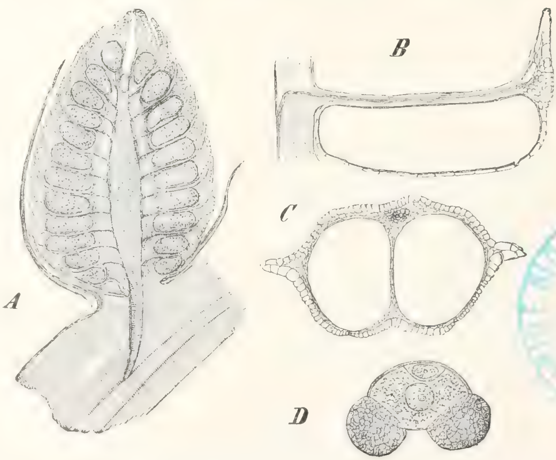


Fig. 1. Männliche Blüte und Staubblätter von Pinus montana. A Längsschnitt durch eine fast reife Blüte, B Längsschnitt durch ein Staubblatt, C Querschnitt durch ein Staubblatt, D reifes Pollenkorn von Pinus silvestris. Nach Strasburger.

ihrer basalen fertilen Hälfte. Bei anderen Cycadeen sind sie schild- oder schuppenförmig (vgl. die Artikel „Blüte“ und

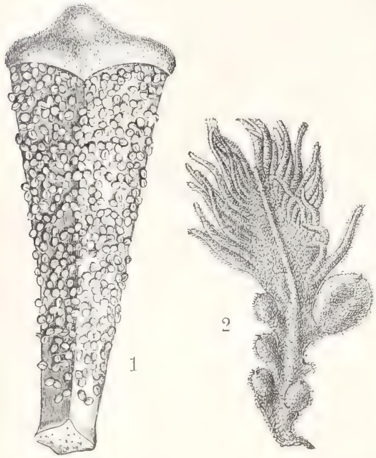


Fig. 2. Fertile Blätter von Cycas. 1 Staubblatt von C. circinalis, von unten, 2 Fruchtblatt von Cycas revoluta. Nach Richard und Sachs.

„Gymnospermen“) mit je einer Samenanlage rechts und links. Bei Gnetum besteht die Blüte aus einem einzigen Fruchtblatte, das auch nur eine einzige Samenanlage ausbildet, die vom sterilen Teil des Fruchtblattes bis weit hinauf integumentähnlich umhüllt wird. Bei Ginkgo und ebenso bei den Coniferen werden die Fruchtblätter ganz oder nahezu ganz zur Bildung der Samenanlage verbraucht, so daß sterile Fruchtblatteile fehlen oder nur noch in Form kleiner wulst- oder schuppenförmiger Bildungen an der Basis der Samenanlagen vorhanden sind.

2. Pollenbildung und Pollenausstreuung. Am jungen Staubblatt der Gymnospermen tritt der einzelne Pollensack zunächst in Form eines kleinen Zellhöckers auf, an dessen Bildung die Epidermis und die erste subepidermale Zellschicht beteiligt sind. Eine oder mehrere Zellen der letzteren bilden das junge Archespor (Fig. 3, $_{1,\ a}$). Durch Teilung seiner Zellen in tangentialer Richtung entstehen die Mutterzellen der subepidermalen Wandschichten, sowie Zellen, durch deren weitere Teilungen der Komplex sporogener Zellen (Fig. 3, $_{2\ \mathrm{bis}\ 5}$) geliefert wird. Auf einem weiter vorgeschrittenen Stadium der Entwickelung ist die Wandung des Pollensackes aus der Epidermis und 2 bis 4 weiteren Zellschichten zusammengesetzt. Die Epidermis besteht schon frühzeitig aus hohen, radial gestreckten Zellen (Fig. 3, $_{5,\ e}$)

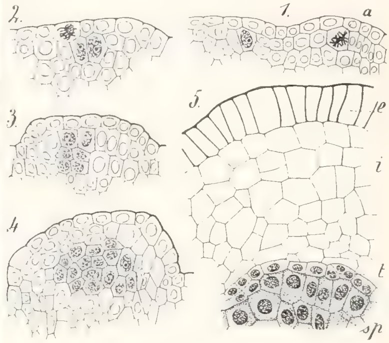


Fig. 3. Entwickelung und Bau des Pollensackes (Mikrosporangium). 1 bis 4 erste Entwickelungsstadien eines Pollensackes bei Zamia floridana, 5 Partie eines Pollensackes von Dioon edule, a Archespor, e Epidermis (Exothecium) mit verdickten Wänden, i innere Zellschichten der Pollensackwand, t Tapetenzellen, sp sporogenes Gewebe. Nach F. G. Smith und Chamberlain.

und wandelt sich später zum Oeffnungsmechanismus der Pollensackwand um. Die Zellen der inneren Schichten dagegen sind mehr tangential gestreckt, verlieren bald ihren Inhalt und werden zum Teil noch vor dem Oeffnen der Pollensäcke vollständig resorbiert. An der Oberfläche des sporogenen Komplexes entsteht das Tapetum (t). Zur Zeit der Tetradenteilung im Archespor werden seine plasmareichen Zellen meistens zweikernig. Nach der Tetradenteilung beginnen sie zu degenerieren und sind zur Zeit der Pollenreife kaum noch in Spuren wahrnehmbar. Zwischen der Ausbildung des sporogenen Zellkomplexes und der Pollenbildung liegt häufig eine größere Ruheperiode. Bei vielen Coniferen z. B. ist das sporogene Gewebe gewöhnlich schon im Herbst ausgebildet, während die Entwickelung und Teilung der Pollenmutterzellen erst im nächsten Frühjahr erfolgt.

Der Teilung der Pollenmutterzellen geht das Synapsisstadium des Kerns voraus (vgl. den Artikel „Zellteilung“). Die erste Kernteilung ist eine Reduktionsteilung. Die Zahl der dabei auftretenden Doppelchromosomen ist innerhalb der Gymnospermen verschieden, doch herrscht die Zahl 12 vor. So sind z. B. bei Ceratozamia und Zamia, auch bei anderen Cycadeen, bei Ephedra,

12 Chromosomen gefunden worden, bei Welwitschia dagegen 24. Ebenso weisen die meisten Pinaceen bei der Reduktionsteilung 12 Chromosomenpaare auf. Unter den Taxaceen wurde die Zahl 12 bei Podocarpus festgestellt, während Taxus und Torreya nur 8 Doppelchromosomen aufweisen. Die beiden Tochterkerne erhalten also die reduzierte Chromosomenzahl, welche auch bei allen nachfolgenden Teilungen der entstehenden Geschlechtsgeneration beibehalten wird. Der ersten Kernteilung in den Pollenmutterzellen kann sofort eine Zellteilung nachfolgen, die durch Bildung eines peripherischen, nach innen wachsenden Ringwalles eingeleitet wird. Der Kernteilung in den beiden Tochterzellen folgt durch einen zweiten Zellteilungsvorgang die Bildung der Pollentetrade nach. In anderen Fällen finden beide Kernteilungen rasch nacheinander statt und die Tetradenbildung beruht — das gleiche ist auch bei der Sporenbildung der Moose vielfach der Fall (vgl. S. 194) — auf einer simultanen Vierteilung der Mutterzelle (Fig. 4 tb).

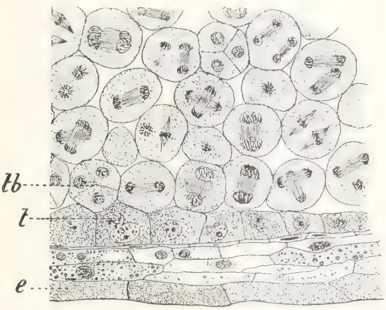


Fig. 4. Partie eines Pollensackes von Pinus Laricio mit Kernteilungen und Tetradenbildung in den Pollenmutterzellen. e Epidermis, t Tapetenzellen, tb Tetradenbildung. Nach Coulter und Chamberlain.

Die vier Zellen einer Tetrade lösen sich aus dem Verbande los und runden sich ab. Ihre Membran differenziert sich in zwei Schichten, von denen die innere, die Intine, aus Zellulose besteht und dünn bleibt, während die äußere, die Exine, stärker ausgebildet und kutinisiert wird. Bei den meisten Abietineen ist die äußere Membranschicht mit zwei blasigen Auftreibungen, den Luftsäcken (Fig. 1, 4), versehen, welche als Flugapparate gedeutet werden.

Beim Oeffnen der Pollensäcke ist, wie bei den Sporangien der Pteridophyten, die durch eigenartige Ausbildung ihrer Zellwände ausgezeichnete Epidermiszellschicht, das Exothecium, beteiligt. Das Oeffnen selbst geschieht je nach Form und Stellung der Staubblätter verschieden, bei den einen Formen durch Querrisse, bei anderen durch Längsrisse.

Zur Zeit der Pollenreife scheiden die Samenanlagen einen Flüssigkeitstropfen aus, der aus der Mikropyle hervorquillt. In diesen Tropfen gelangen die vom Wind zwischen die Sporophylle der weiblichen Blüten oder Blütenstände hineingewehten Pollenkörner und sinken, auf der allmählich eintrocknenden Flüssigkeit schwimmend, auf die Kernwarze des Nucellus (Fig. 5, 3) hinunter. Bei

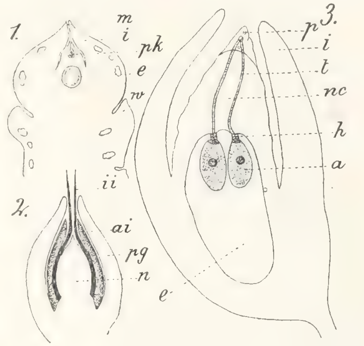


Fig. 5. Verschiedene Formen von Samenanlagen. 1 Längsschnitt durch eine junge Samenanlage von Ginkgo biloba, 2 Längsschnitt durch eine weibliche Blüte von Gnetum Gnemon, 3 medianer Längsschnitt durch eine empfängnisreife Samenanlage von Picea excelsa, p Pollenkörner auf und in der Nucelluswarze, i Integument, ii inneres Integument, ai äußeres Integument, pg perigonartige Hülle der Samenanlage, w Wucherung des Sporophylls, m Mikropyle, n und nc Nucellus, e Embryosack mit Prothalliumgewebe, pk Pollenkammer, t Pollenschläuche, h Halsteil eines Archegoniums, a Bauchteil eines Archegoniums. Nach Coulter, Chamberlain, Lotsy und Strasburger.

den Cycadeen und Ginkgo gelangen die Pollenkörner beim Verdunsten des Pollinationstropfens in eine im oberen Teil des Nucellus entstandene tiefe und nicht selten verzweigte Höhlung, die Pollenkammer (Fig. 5, 1, pk).

Bei Welwitschia mirabilis findet die Uebertragung der Pollenkörner auf die Samenanlage durch Insekten statt, die durch den an der Mikropyle ausgeschiedenen, zuckerhaltigen Flüssigkeitstropfen angelockt werden. Das gleiche ist auch bei Gnetum und bei Ephedra campylopoda der Fall.

3. Entwickelung der Samenanlage und Ausbildung des Archespors. Die Samen-

anlagen der Gymnospermen (Fig. 5, $_{1 \text{ bis } 3}$) bestehen aus dem eiförmigen Nucellus und einem oder zwei Integumenten (Fig. 5, $_{i, ai, ii}$) Diese gehen von der Basis des Nucellus aus. In ihrem oberen Teile stehen sie von demselben ab und umschließen einen trichterförmigen Gang (Mikropylengang), der auf den Scheitel des Nucellus, die Kernwarze, hinunterführt. Bei Gnetum (Fig. 5, $_2$) ist das innere der beiden Integumente schlauchartig verlängert und funktioniert als pollenauffangendes Organ. Wo dieses fehlt, wird schon durch die besonderen Stellungsverhältnisse der Fruchtblätter und Samenanlagen dafür gesorgt, daß die auf den Zapfen fallenden Pollenkörner den Weg zum Mikropylengang finden.

Die ersten Entwickelungsstadien der Samenanlage stimmen bei den Gymnospermen vollkommen mit denjenigen der Angiospermen (vgl. S. 246) überein, bei welchen sie infolge der günstigeren Orientierung in den Fruchtknoten leichter festgestellt werden können und eingehender studiert worden sind. Zunächst differenziert sich im Nucellus ein größerer oder kleinerer Komplex sporogener Zellen, welche dem sporenbildenden Gewebe im Innern eines Pteridophyten-Sporangiums entsprechen. Sie entstehen bei den einen Formen in Gestalt einer hypodermalen Zellplatte, bei anderen als hypodermaler Zellkörper bedeutenden Umfanges. Nach der Anlage dieses Archespors findet eine starke Teilungstätigkeit in den oberflächlichen Zellschichten des Nucellus statt, so daß allmählich über dem ursprünglich subepidermalen Archespor eine stark entwickelte sterile Spitze des Nucellus, die Kernwarze, geschaffen wird. Von den Archesporzellen wird in der Regel nur eine einzige zu einer Makrosporenmutterzelle, die anderen bleiben steril. Durch zwei rasch aufeinander folgende Teilungsschritte, vergleichbar der Tetradenteilung der Pollenmutterzellen, entsteht ebenfalls eine Tetrade von vier Enkelzellen, die hier aber in einer Reihe angeordnet sind. Von diesen vier Zellen, den Makrosporen, entwickelt sich nur eine einzige weiter, sie wird zum Embryosack (Fig. 6, $_1$). Bei einzelnen Gymnospermen ist der Verlauf der Tetradenteilung abgekürzt. So unterbleibt z. B. in der oberen der beiden durch die erste Teilung aus der Mutterzelle hervorgegangenen Tochterzellen häufig der zweite Teilungsschritt. Als Produkt der Tetradenteilung entsteht also eine Reihe von nur drei Zellen, von denen wiederum die unterste zum Embryosack wird (Fig. 6, $_{2 \text{ bis } 3}$). Vollständige Unterdrückung der Tetradenteilung, wie sie bei den Angiospermen nicht selten ist, ist bis jetzt unter den Gymnospermen noch nicht beobachtet worden.

4. Endosperm- und Archegoniumbildung im Embryosack. Die in der Entwickelung begünstigte Makrospore wächst zunächst unter Verdrängung der Schwester-

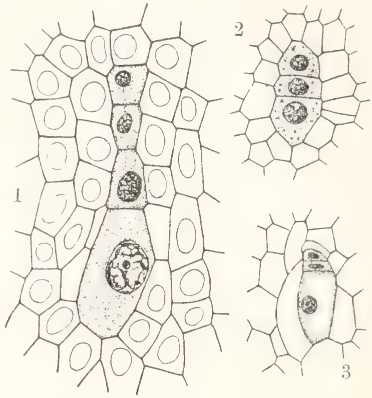


Fig. 6. Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle bei Cycadeen. 1 vollständige Tetrade von 4 Enkelzellen im Nucellus einer Samenanlage von Zamia floridana, 2 abgekürzte Tetradenteilung, Bildung von drei Zellen, in einer Samenanlage von Ceratozamia longifolia, 3 Verdrängung der zwei oberen Zellen einer dreizelligen Reihe von Makrosporen in einer Samenanlage von Stangeria paradoxa. Nach Smith, Treub und Lang.

zellen und meistens auch der übrigen sporogenen Zellen des Nucellus heran. Loslösung aus dem Zellverbande des Nucellus findet weder auf diesem ersten noch auf späteren Entwickelungsstadien statt. Das Wachstum der jungen Embryosackzelle ist von Kernteilungen begleitet. Durch zahlreiche, rasch nacheinander stattfindende Teilungen (Fig. 7, $_1$) entstehen oft mehrere Hunderte freier Zellkerne. Da während dieser Vorgänge die Zunahme des Cytoplasmas nicht mit der Größenzunahme der Zelle Schritt hält, bilden sich darin kleinere, durch Verschmelzung sich vergrößernde Safträume aus, die sich schließlich zu einem zentralen Saftraum vereinigen und das gesamte Plasma mit den Kernen an die Wand drängen. Durch Vielzellbildung wandelt sich später der kernreiche Wandbelag in eine Schicht einkerniger Zellen um. Durch tangentiale Teilungen der Zellen dieser Schicht wird eine zweite innere Zellschicht erzeugt und während die Teilungen weiter in zentripetaler Richtung fortschreiten, wächst auch der Embryosack als Ganzes. Die Zellen der innersten Schicht, welche unmittelbar an die zentrale Vakuole grenzen und vor jeder Teilung gleichsam in dieselbe hinein-

wachsen, sind an ihrer Innenseite nackt. Schließlich ist der Embryosackraum mit einem kompakten Zellgewebe, dem primären Endosperm erfüllt, in dessen Zellen reichlich Reservestoffe angehäuft werden. An der Oberfläche des Endospermkörpers finden sich indessen mehrere, häufig auch nur eine einzige Schicht kleinerer und an Reservestoffen ärmerer Zellen, von denen sich einzelne zu Archegonien entwickeln (Fig. 8, 1 bis 2). Daraus geht klar hervor, daß der Embryosack der Gymnospermen der Makrospore der heterosporen Pteridophyten, das in demselben entstehende primäre Endosperm dem weiblichen Prothallium der letzteren homolog zu setzen ist. Die Embryosäcke der Cycadeen und einzelner Coniferen besitzen auch noch eine kutikularisierte Wandschicht (Fig. 8, 6, c), die dem Exosporium freiwerdender Makrosporen verglichen werden kann. Bei einigen Formen ist ferner, bei Cycas gelegentlich, bei Ginkgo dagegen als Regel, ein Ergrünen des Endospermgewebes zu beobachten. Bald nach dem Auftreten von Teilungswänden im jungen Embryosacke kommt es in seinen Zellen zur Chlorophyllbildung und es ist sehr wahrscheinlich, daß ein Teil der im Prothallium gespeicherten Stärke ein Produkt der eigenen Assimilationstätigkeit darstellt. Kommt bei Ginkgo dem Prothallium noch eine gewisse Selbständigkeit zu, so ist allerdings in anderen Fällen die Ausbildung des Prothalliums schon bedeutend reduziert, doch niemals so weit, wie bei den Angiospermen. Am weitesten ist innerhalb der Gymnospermen die Reduktion in der Prothalliumbildung bei den Gnetinae vorgeschritten, bei denen Ephedra und Welwitschia noch ein zusammenhängendes Endospermgewebe aufweisen, während im Embryosacke von Gnetum nur noch zahlreiche freie, im Plasma verteilte Kerne gebildet werden.

Die Zahl der innerhalb eines Embryosackes erzeugten Archegonien ist verschieden. Am Scheitel des Embryosackes von Zamia finden sich z. B. zwei bis vier von einander durch einige Schichten vegetativer Prothalliumzellen getrennter Archegonien vor; bei Torreya taxifolia ist die Archegoniumzahl auf ein einziges reduziert. In ungewöhnlich großer Zahl dagegen finden sich Archegonien bei der auch sonst in der Differenzierung der beiden Geschlechtsgenerationen zahlreiche primitive Merkmale aufweisenden Gattung Microcycas. Ihre Zahl beträgt hier gegen 200, sie kommen nicht nur über die Mikropylarregion des mächtig entwickelten Prothalliums (Länge 2,5 bis 3,5 cm bei 1,75 bis 2 cm Breite!) verteilt vor, sondern auch an den zahlreichen randständigen Lappen und beliebigen anderen Stellen desselben. Abgesehen von diesem und einigen anderen Ausnahmefällen geht die Bildung der Archegonien von Zellen der oberflächlichen Zellschicht aus. Die Archegoniummutterzellen (Fig, 8, 2, i) vergrößern

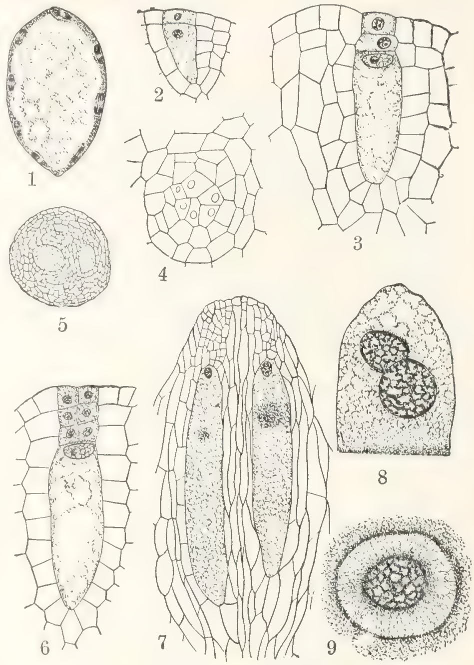


Fig. 7. Prothallium- und Archegoniumbildung bei Ephedra trifurca. 1 freie Kernteilungen im jungen Embryosack, 2 und 3 junge Archegonien mit Zentralzelle und den ersten Halszellen, 4 Querschnitt durch einen Archegoniumhals, 5 Querschnitt durch den Embryosack in der Höhe der Zentralzellen der Archegonien, 6 und 7 weitere Entwickelungsstadien der Archegonien, 8 Eikern und Bauchkanalkern am oberen Ende der Zentralzelle, 9 Eikern, umgeben von einer Zone verdichteten Cytoplasmas, vor der Befruchtung. Nach Land.

sich rasch; sie zeichnen sich vor den anderen Endospermzellen durch größeren Plasmagehalt und größere Kerne aus. Beim weiteren

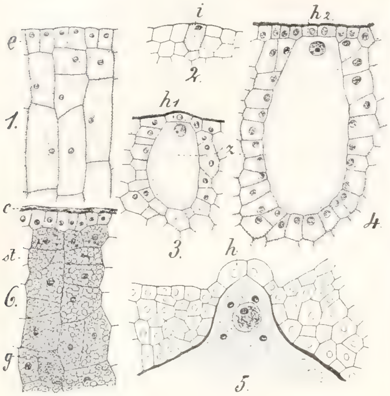


Fig. 8. Entwickelung des Endosperms und der Archegonien von Dioon edule. 1 peripherische Partie eines Embryosackes, kurze Zeit nach erfolgter Zellbildung, 2 Bildungszelle eines Archegoniums, 3 junges Archegonium aus Zentralzelle und Halszelle, 4 junges Archegonium mit stark gewachsener Zentralzelle und geteilter Halszelle, 5 obere Partie eines ausgewachsenen Archegoniums mit stark vergrößerten und vorgewölbten Halszellen, Bauchkanal-Zellkern, 6 oberflächliche Partie eines ausgewachsenen und als Reservestoffbehälter funktionierenden Endosperms, e Epidermiszellen des Prothalliums, i Initiale des Archegoniums, h_1 primäre Halszelle, h_2 sekundäre Halszellen, h Halszelle, c verdickte und kutinisierte Wand des Embryosackes, st Stärkekörner, g gerbstoffhaltige Zelle. Nach Chamberlain.

Wachstum erfahren sie bestimmte, an die Archegoniumentwickelung der Pteridophyten erinnernde Teilungen. Die Archegonien der Gymnospermen sind dem Endospermgewebe ganz eingesenkt. Sie bestehen aus einer großen, meistens gestreckten Zentralzelle (Fig. 7. u. 8) und einem kurzen Halsteil. Mit den Archegonien der Pteridophyten stimmen sie darin überein, daß die Zentralzelle sich meistens erst kurz vor der Befruchtung in eine große Eizelle und eine kleine Bauchkanalzelle teilt. Im Gegensatz zu den Farngewächsen ist dagegen bei den Gymnospermen die Bauchkanalzelle von der Eizelle gewöhnlich nicht durch eine Membran abgetrennt, sondern nur durch einen frei im gemeinschaftlichen Plasma liegenden Kern repräsentiert. Eine eigene Wandschicht wird nicht gebildet; doch ist vielfach an der Oberfläche der Eizelle eine Deckschicht vorhanden, die aus besonders geformten, gewöhnlichen Endospermzellen, oder, wie für eine Anzahl von Formen angenommen wird, aus steril gewordenen Archegoniumanlagen hervorgegangen ist. Ihre Zellen sind, wie z. B. bei den Cycadeen, an der Ernährung der Eizelle beteiligt und ermöglichen durch intensive Nahrungszufuhr deren auffallende Größenzunahme. In befruchtungsreifen Embryosäcken von Dioon edule sind Eizellen mit einer Länge von 4 bis 6 mm und einer Breite von 5 mm festgestellt worden.

Der Halsteil des Archegoniums besteht in der Regel nur aus Wandzellen. Nur bei Microcycas und gelegentlich bei Cephalotaxus, ist auch ein Halskanalzellkern vorhanden. Bei sämtlichen untersuchten Cycadeen, bei Ginkgo und bei Cephalotaxus ist der Archegoniumhals zweizellig; aus zwei oder mehr Zellen setzt er sich bei den übrigen Taxaceen und den anderen Coniferen zusammen. Am zahlreichsten sind die Halszellen bei Ephedra, wo sie bis 8 Etagen zu je 4 bis 8 Zellen bilden (Fig. 7, $_{3\text{ bis }7}$). Bei Gnetum und Welwitschia dagegen ist die Archegoniumbildung reduziert. Bei Gnetum finden sich die den Archegonien entsprechenden Elemente entweder als freie Eizellen vor, oder eine größere Zahl freier Kerne am oberen Ende des Embryosackes können gleichmäßig bei der Befruchtung als Eikerne in Frage kommen. Bei Welwitschia wird nach durchgeführter Vielkernbildung das untere Ende des Embryosackes mit einem aus vielkernigen Zellen bestehenden, sterilen Gewebe ausgefüllt, während im oberen Teile des Sackes zwei- bis fünfkernige Zellen enthalten sind. Einzelne derselben treiben schlauchartige Fortsätze ins Nucellusgewebe, welche den Pollenschläuchen entgegenwachsen. Man hat diese Zellen als den Archegonien der übrigen Gymnospermen homologe Bildungen aufgefaßt.

5. Keimung der Pollenkörner und Befruchtung. Nach der Uebertragung der Pollenkörner auf die Kernwarze der Samenanlagen, bei einzelnen Gymnospermen auch schon vor der Ausstreuung aus den Pollensäcken, gehen in denselben Kern- und Zellteilungen vor sich, welche eine Homologisierung mit dem Vorgang der Prothalliumbildung in der keimenden Mikrospore der heterosporen Pteridophyten möglich machen. Das Pollenkorn wird zunächst mehrzellig. Bei allen Gymnospermen differenziert es sich ausnahmslos in eine vegetative Pollenkornzelle (Schlauchzelle) und eine Antheridiumzelle (auch antheridiale, spermatogene Zelle genannt). Ihrer Entstehung (Fig. 9 und 10) geht gewöhnlich diejenige von 1 bis

2 weiteren Zellen voran, welche vegetative Prothalliumzellen repräsentieren. Sie nehmen nach ihrer Entstehung nicht mehr an Größe zu und verschwinden häufig vollständig. Die vegetative Pollenkornzelle erzeugt später den Pollenschlauch. Die Antheridiumzelle (Fig. 10, $_{3,\ az}$) wächst zu dieser

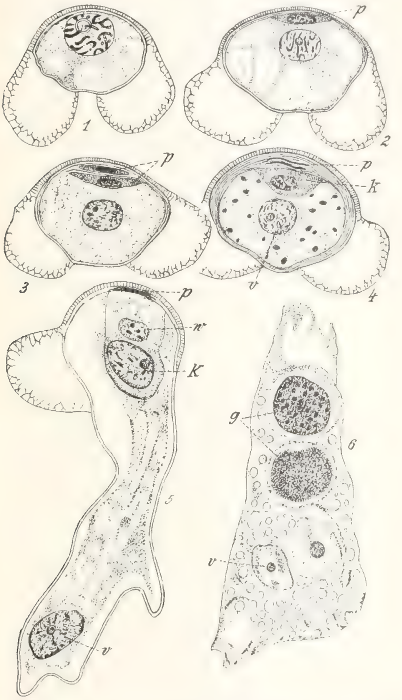


Fig. 9. Prothallium- und Pollenschlauchbildung von Pinus Laricio. p sterile Prothalliumzellen, k Körperzelle, v Pollenschlauchkern, w Wand- oder Stielzelle, g Spermakerne. Nach Coulter und Chamberlain.

Zeit unter starker Vorwölbung in den Raum der Schlauchzelle mächtig heran. Sie teilt sich später meistens in eine kleinere, vegetative Zelle, Stiel- oder Wandzelle (w) genannt, welche an die vegetativen Prothalliumzellen anschließt, und eine scheitelständige größere Zelle, die Körperzelle (k). Diese verhält sich später wie eine Spermatozoidmutterzelle und liefert durch eine letzte Teilung zwei Tochterzellen, die spermatogenen Zellen, die in den verschiedenen Klassen der Gymnospermen in Gestalt und weiterem Verhalten sehr verschieden sind.

Während der zuletzt beschriebenen Teilungen können die membranösen Abgrenzungen der einzelnen Zellen verschwinden oder überhaupt nicht zur Ausbildung gelangen. Besonders häufig ist das Fehlen einer deutlichen Abgrenzung zwischen den beiden spermatogenen Zellen, deren

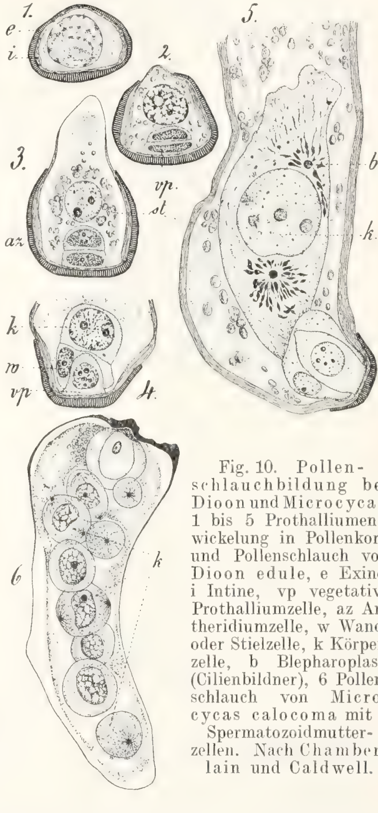


Fig. 10. Pollenschlauchbildung bei Dioon und Microcycas. 1 bis 5 Prothalliumentwickelung in Pollenkorn und Pollenschlauch von Dioon edule, e Exine, i Intine, vp vegetative Prothalliumzelle, az Antheridiumzelle, w Wand- oder Stielzelle, k Körperzelle, b Blepharoplast, (Cilienbildner), 6 Pollenschlauch von Microcycas calocoma mit 9 Spermatozoidmutterzellen. Nach Chamberlain und Caldwell.

Kerne, die Spermakerne, in gemeinschaftlichem Plasma liegen oder doch zu liegen scheinen. Bei den Cupressineen sind sie von gleicher Größe, bei Abietineen und ebenso bei verschiedenen Taxaceen dagegen verschieden groß und nur der größere ist zur Befruchtung befähigt. Bei verschiedenen Podocarpeen und Araucarieen ist die Anzahl der im Pollenkorn entstehenden Kerne und Zellen bedeutend vermehrt. So werden z. B. bei Dammara robusta insgesamt 6 bis 10, bei Agathis bis 13, bei Araucaria sogar 30 bis 40 Kerne und Zellen gebildet,

deren Bedeutung allerdings noch nicht vollkommen genau festgestellt worden ist. Im Pollenkorn der Gnetaceen dagegen erfolgt in der Regel nur die Bildung einer einzigen, bald degenerierenden Prothalliumzelle und einer Antheridialzelle. Nur bei Ephedra liefert diese durch eine erste Teilung noch eine Wandzelle. Bei den anderen Vertretern (Gnetum und Welwitschia) dagegen, werden schon bei ihrer ersten Teilung zwei Spermakerne erzeugt. Von allen Gymnospermen weisen also die Gnetaceen die am weitesten reduzierten männlichen Prothallien auf. Sie kommen den Angiospermen am nächsten und unterscheiden sich von denselben nur noch durch einen einzigen Teilungsschritt.

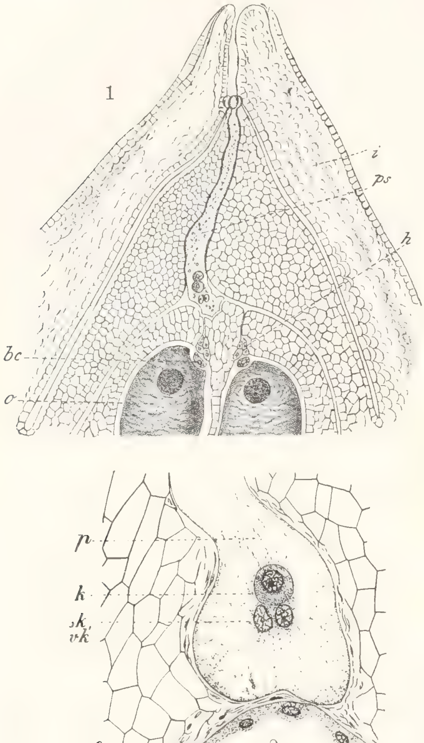


Fig. 11. Pollenschlauchwachstum und Befruchtung bei Coniferen. 1 oberster Teil der Samenanlage von Pinus silvestris im Längsschnitt, i Integument, ps Pollenschlauch, h Halsteil des Archegoniums, bc Bauchkanalzelle, o Eizelle, 2 Pollenschlauchende am Scheitel des Embryosackes von Torreya taxifolia, p Pollenschlauch, k Körperzelle, sk und vk Kerne der Schlauch- und Stielzelle, e Embryosack im Stadium der freien Kernteilung. Nach Strasburger, Coulter und Land.

Der bei der Bildung der vegetativen Zellen und der Antheridiumzelle nicht verbrauchte und einen eigenen großen Kern enthaltende Rest des Pollenkorns, die sogenannte Schlauchzelle, bildet nach Sprengung der dicken Außenwand einen sackförmigen Fortsatz, welcher in das Gewebe des Knospenkerns eindringt (Fig. 11). Da die Bestäubung und die eben beschriebenen Entwickelungsvorgänge im Pollenkorn sich schon zu einer Zeit abspielen, da im jungen Nucellus erst die Differenzierung des Archespors oder die Teilung der Embryosackmutterzelle stattfindet, wird die Pollenschlauchentwickelung gewöhnlich bald unterbrochen und erst wieder fortgesetzt, wenn befruchtungsfähige Archegonien vorhanden sind. Bis dahin vergehen bei den einzelnen Formenreihen innerhalb der Gymnospermen sehr verschiedene Zeiträume, wenige Wochen bis ein Jahr und mehr. Auch sonst sind in den bis zur Befruchtung noch notwendigen Entwickelungs- und Wachstumsvorgängen große Unterschiede innerhalb der Gymnospermen vorhanden.

Bei den Coniferen wachsen die Pollenschläuche (p) in Gestalt langer, unverzweigter und ziemlich gleich dick bleibender Schläuche von der Kernwarze gegen den Scheitel des Embryosackes vor, wobei eine Auflockerung und teilweise Auflösung der hindernden Nucelluszellen erfolgt (Fig. 11, 1 u. 2). Der befruchtende Pollenschlauch erreicht schließlich den Halsteil eines Archegoniums, drängt sich zwischen den Zellen desselben hindurch in die Bauchkanalzelle und zuletzt bis in die Eizelle hinein vor. Schon auf einem frühen Stadium der Schlauchbildung sind im Pollenkorn die beiden spermatogenen Zellen oder die zwei Spermakerne aufweisende Spermatozoidmutterzelle frei geworden und zusammen mit dem Kern der Schlauchzelle und demjenigen der aufgelösten Stielzelle in den Pollenschlauch eingewandert, in dessen scheitelständigem Plas-

ma sie beim weiteren Wachstum mitgeführt werden. Wenn schließlich an der in die Eizelle vorgedrungenen Pollenschlauchspitze die Membran aufgelöst wird oder platzt, so wird ein Teil des Schlauchplasmas mit den darin enthaltenen vier Kernen in die Eizelle hinein entleert. Der eine der beiden Spermakerne (bei den Formen mit verschieden großen Spermakernen der größere) wandert zum Eikern, mit dem er zur Bildung des Keimkerns verschmilzt. Bei den Gnetumarten (Fig. 12) entleert der bis zum Embryosack vorgedrungene Pollen-

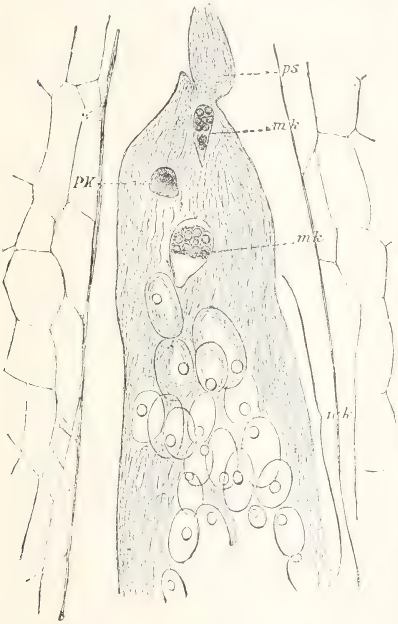


Fig. 12. Embryosackscheitel von Gnetum Rumphianum nach der Entleerung eines Pollenschlauches. ps Pollenschlauch, PK Pollenschlauchkern, mk männliche Kerne (Spermakerne), wk weibliche Kerne (Eikerne). Nach Karsten.

schlauch (ps) seinen Inhalt in den mit zahlreichen Eikernen (wk) versehenen Embryosackscheitel. Die beiden Spermazellen des Pollenschlauches, oder vielmehr deren Kerne (mk), verschmelzen mit je einem der weiblichen Kerne.

Während bei vielen Algen, bei allen Moosen und Pteridophyten die männliche Zelle in Gestalt eines selbständig beweglichen Spermatozoides auftritt, sind bei den Coniferen und Gnetaceen, das gleiche gilt auch für alle Angiospermen, die männlichen Zellen oder die häufig allein noch wahrnehmbaren männlichen Kerne ohne Eigenbewegung. Sie werden durch das Wachstum des Pollenschlauches, also völlig passiv, der Eizelle zugeführt. Von höchstem Interesse ist es nun, daß auch einer Anzahl Gymnospermen typische Spermatozoidenbefruchtung verblieben ist. Für die Homologien- und Abstammungslehre der höheren Pflanzen ist besonders wertvoll, daß die Spermatozoidenbildung gerade bei denjenigen Gymnospermen beibehalten worden ist, von denen man schon lange, auf Grund anderer primitiver Merkmale, annahm, daß sie den heterosporen Pteridophyten am nächsten stehen, nämlich bei den Cycadeen und bei Ginkgo. Zuerst haben zwei japanische Forscher, Jkeno und Hirasé, die Spermatozoiden bei Cycas und Ginkgo nachgewiesen. Durch sie angeregt, suchte und fand Webber ähnliche bewegliche Zellen bei Zamia integrifolia und später auch bei Zamia pumila und floridana (Fig. 14, 1). Seither haben sich nicht nur zahlreiche Forscher von der Richtigkeit der gemachten Angaben überzeugt, sondern Spermatozoiden auch bei allen anderen daraufhin untersuchten Cycadeen (Arten von Cycas, Microcycas, Zamia, Ceratozamia, Dioon (Fig. 13) und Stangeria) nachgewiesen. Bei all diesen Formen erfolgt die Keimung der zunächst einzelligen Pollenkörner in der Pollenkammer (pc) des Nucellus. Sie führt zur Bildung einer vegetativen Prothalliumzelle, der Antheridiumzelle, die sich in Stielzelle und Spermatozoidmutterzelle teilt und schließlich der beiden spermatogenen Zellen, deren Inhalt sich zu einem Spermatozoid (sp) umformt. Bei der Gattung Microcycas werden bei der Teilung der Antheridiumzelle 8 bis 10 Spermatozoidmutterzellen (Fig. 10, 6) gebildet, von denen jede zwei Spermatozoiden liefert, so daß also im Pollenschlauch dieser Pflanze 16 bis 20 Spermatozoiden gebildet werden. Der aus der vegetativen Restzelle des Pollenkorns entstehende Pollenschlauch dringt in das Gewebe des Knospenkerns ein und verankert das Pollenkorn. Er bleibt bei den Cycadeen kurz und gedrungen. bei Ginkgo ist er reich verzweigt. Durch Platzen seiner Spitze gelangen die Spermatozoiden in die mit Flüssigkeit erfüllte Pollenkammer, in welcher sie schwimmend den Weg zu den Archegonienhälsen zurücklegen. Bei Zamia findet sich oberhalb der Archegonien eine kleine Einsenkung im Prothalliumgewebe von ca. 2 mm Durchmesser und 1 mm Tiefe. Die Pollenschläuche wachsen bis in diese kleine Grube, die Archegonienkammer, vor, und platzen hier erst infolge des Widerstandes, den die etwas vorragenden

Halszellen der Archegonien ihrem Wachstum entgegensetzen. Sie entlassen dabei die beweglichen Spermatozoiden zusammen mit einem Tropfen wässeriger Flüssigkeit, der ihnen die Bewegung gestattet.

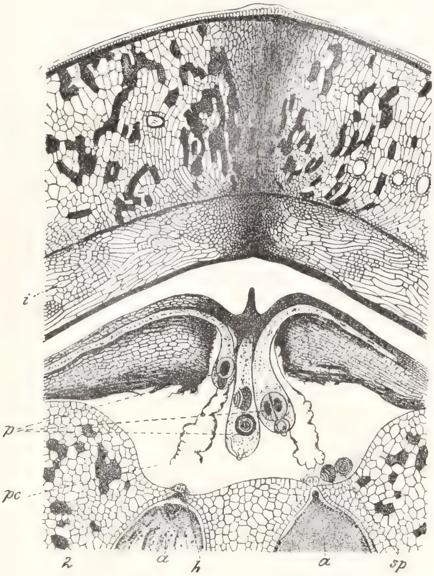


Fig. 13. Längsschnitt durch die oberste Partie einer Samenanlage von Dioon edule zur Zeit der Befruchtung. i Integument, p Pollenschläuche, pc Pollenkammer, h Halsteil des Archegoniums, a Archegonien, sp Spermatozoid. Nach Chamberlain.

Die freien Spermatozoiden der Cycadeen sind schon mit bloßem Auge sichtbare, rundliche Körper. Diejenigen von Zamia (Fig. 14, 1) sind nach Webber 220 bis 330 μ lang und 220 bis 300 μ breit, die etwas kleineren Spermatozoiden von Cycas haben nach Miyake einen Durchmesser von 210 bis 250 μ. Sie besitzen mehr oder weniger die Form einer an einem Pole eiförmig gestalteten Kugel. Von diesem Pole aus wird die Oberfläche des Spermatozoidenkörpers von einer spiraligen, 5 bis 6 Windungen bildenden Furche umzogen, aus der dicht beieinanderstehende Cilien hervorragen. Der von den Spermatozoiden zurückzulegende Weg ist bei allen Cycadeen und auch bei Ginkgo kurz. Stoßen sie in ihrer Bewegung auf einen Archegoniumhals, so pressen sie sich unter starker Gestaltsveränderung durch den engen Kanal zwischen den von ihnen auseinandergedrängten Halszellen hindurch. Im Cytoplasma des Eies werden Cilienkörper und Plasmahülle abgeworfen und der nackte Spermakern wandert zu dem bedeutend größeren Eikern,

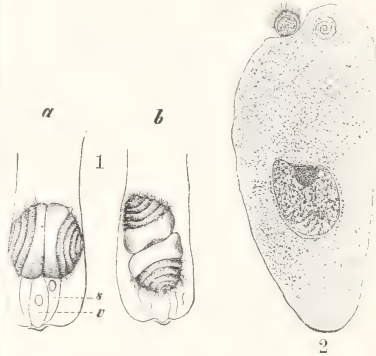


Fig. 14. Spermatozoidenbildung und Befruchtung bei Zamia floridana. 1 Pollenschläuche mit vegetativer Prothalliumzelle v, Stielzelle s, und den beiden Spermatozoiden. a vor Beginn, b nach Beginn der Zilienbewegung, 2 befruchtete Eizelle. Der Spermakern wird in einer grubigen Vertiefung des größeren Eikerns aufgenommen. Das abgeworfene Spiralband liegt im Plasma der Spitze des Eies. Ein zweites Spermatozoid an der Oberfläche der Eizelle. Nach Webber.

von welchem er in einer trichterförmigen Einsenkung der Oberfläche aufgenommen wird (Fig. 14, 2). Auch bei den Cycadeen erfolgt die Befruchtung erst mehrere Monate nachdem die Pollenkörner in die Mikropyle gelangt sind. Für Ceratozamia wird sogar angegeben, daß Pollenentleerung und Befruchtung ein volles Jahr auseinanderliegen.

Die bei den Cycadeen und Ginkgo festgestellten Verhältnisse sind für die phylogenetische Deutung des Pollenschlauches von höchstem Werte. Der in das Nucellargewebe eindringende Schlauch dient in erster Linie der Befestigung des Pollenkorns am Nucellus und besorgt wohl auch die Nahrungszufuhr für die weitere Entwickelung des Pollenkorns. Ferner werden durch die Schlauchbildung die werdenden Spermatozoiden schon in die Nähe des Prothalliumscheitels gebracht und bei Zamia findet ja deren Entlassung aus dem Pollenschlauch erst in unmittelbarer Nähe der Archegonien selbst statt. Bei allen übrigen Formen der Gymnospermen ist nun die Eigenbewegung der Spermatozoiden offenbar aus dem Grunde aufgegeben worden, weil der Pollenschlauch weiter wächst und seine Entleerung erst in der

Eizelle selbst stattfindet. Eine Umwandlung der spermatogenen Zellen in Spermatozoiden ist dadurch zwecklos geworden, da im Plasma der Eizelle auch die nackten Kerne den Weg zum Eikern finden. Der Pollenschlauch aber hat durch diese Umgestaltung der Befruchtungsverhältnisse eine neue Funktion erhalten, welcher auch seine bei Coniferen, Gnetaceen und Angiospermen übereinstimmende, langgestreckt schlauchförmige Gestalt angepaßt ist.

6. Embryobildung. Die Entwickelung des Embryos aus der Keimzelle ist nicht nur innerhalb der verschiedenen Klassen der Gymnospermen, sondern auch innerhalb der kleineren Kreise, der Familien, ja selbst der Gattungen, außerordentlich verschieden. Bei Ginkgo (Fig. 15, 1 und 2) füllt sich nach einigen freien Kernteilungen die Keimzelle vollständig mit festem Zellgewebe an. Sie erzeugt so direkt einen Embryo, während bei allen übrigen Formen zunächst ein wenig- bis vielzelliges Gewebe, der Proembryo, gebildet wird, der sich nachher wieder auf verschiedene Weise in Embryoträger (Suspensor) und eigentlichen Embryo differenziert. Bei den Pinusarten z. B. (Fig. 16) wandern nach einer doppelten Teilung des Keimkerns alle vier Kerne an den der Mikropyle abgewendeten Scheitel der Keimzelle. Sie ordnen sich hier ungefähr in eine Ebene ein, teilen sich wieder, worauf sich zwischen den acht, nunmehr in zwei Stockwerken angeordneten Kernen zunächst Quer- und nachher auch Längswände ausbilden. So entsteht ein achtzelliger Proembryo, dessen vier obere (der Mikropyle zugekehrten) Zellen gegen die Ansatzstelle der Keimzelle offen bleiben, d. h. hier in das ungeteilte Plasma der Keimzelle übergehen. Bei den weiteren Teilungen gehen die vier basalen Zellen zunächst voran, die scheitelständige Vierergruppe folgt nach. Das oberste der entstehenden vier Stockwerke bildet den definitiven Abschluß des Embryos, die drei übrigen beteiligen sich weiter an der Embryoentwickelung und zwar in der Art, daß die Zellen der beiden mittleren Etagen unter schlauchartiger Verlängerung zum Embryoträger auswachsen. Dieser schiebt sodann die vorderste, den eigentlichen Embryo liefernde Etage in das mit Reservestoffen erfüllte Nährgewebe des Prothalliums hinunter. In anderen Gattungen der Coniferen findet während der Entwickelung des Proembryos eine Trennung der vier Zellreihen statt, von denen jede gleichsam für sich zu einem Proembryo wird. Da nicht selten in einem Embryosacke infolge des Eindringens mehrerer Pollenschläuche auch zwei oder mehr Archegonien befruchtet werden und sich zu entwickeln beginnen, können am Scheitel des Endosperms junge Keime in beträchtlicher Anzahl auftreten. Schließlich erlangt aber im Verlaufe der Entwickelung stets ein Keim das Uebergewicht und entwickelt sich unter Verdrängung aller anderen zum einen Embryo des Samens.

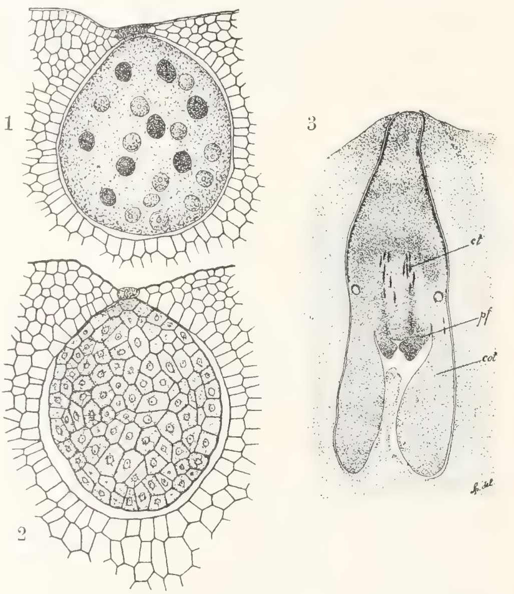


Fig. 15. Embryobildung bei Ginkgo biloba. 1 Stadium der freien Kernteilung im Proembryo, 2 Entstehung des proembryonalen Gewebes durch Segmentation der ganzen Keimzelle, 3 Schema eines Längsschnittes durch einen weit entwickelten Embryo, ct gerbstoffhaltige Zellen, pf erste Laubblattanlagen, cot Keimblätter. Nach Strasburger und Sprecher.

Eine weitere interessante Modifikation im Verlaufe der Embryobildung ist bei Zamia (Fig. 17) und anderen Cycadeen beschrieben worden. Hier tritt der Keimkern der befruchteten Eizelle ebenfalls bald in

Teilung und liefert durch freie Kernteilung in acht aufeinander folgenden Teilungsschritten, an welchen sich meistens alle in der Keimzelle vorhandenen Kerne be-

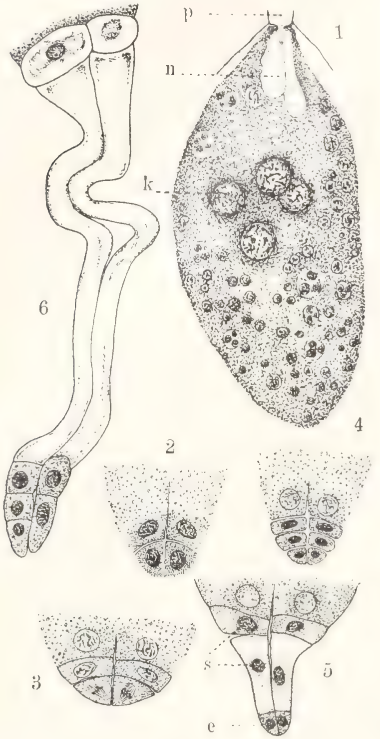


Fig. 16. Entwickelungsstadien des Proembryos und des Embryos von Pinus Laricio. 1 bis 5 Entwickelungsstadien des Proembryos, p Pollenschlauch, n Pollenschlauchspuren im Plasma der Keimzelle, k Kerne der Keimzelle nach den beiden ersten Kernteilungen, s Suspensorzellen, e embryobildende Zellen, 6 junger Embryo aus drei Zellstockwerken am Scheitel des langgestreckten Suspensors. Nach Coulter und Chamberlain.

teiligen, ca. 256 freie Kerne, die im Plasma des Scheitels der großen Keimzelle verteilt sind. Auf diesen Teil der Keimzelle ist zunächst auch der nachfolgende Vorgang der Zellteilung lokalisiert (2). Der entstehende Proembryo liefert später aus seinen scheitelständigen Zellen den eigentlichen Embryo, während aus seiner Basis der rasch in die Länge wachsende Suspensor (3) entsteht, der den Embryo ebenfalls in das Nährgewebe hineinschiebt (4). Der ausgewachsene Embryo der Gymnospermen besitzt (Fig. 15, $_3$) eine nach der Mikropyle gerichtete Hauptwurzel (Radicula), eine Hauptachse (Hypokotyl), eine Stammknospe (Plumula) und eine wechselnde Zahl von Keimblättern

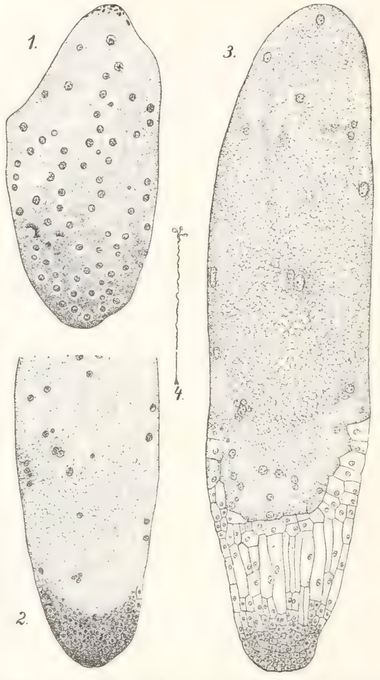


Fig. 17. Proembryo- und Embryoentwickelung bei Zamia floridana. 1 Proembryo im Stadium der freien Kernteilungen, 2 Gewebebildung am Scheitel des Proembryo, 3 Differenzierung des scheitelständigen Gewebes in Suspensor und Embryo, 4 junger Embryo mit langem Suspensor. Nach Coulter und Chamberlain.

(Kotyledonen). Die Cycadinae, Ginkgoinae (Fig. 15, $_3$) und Gnetinae, ebenso die Taxaceae und die meisten Cypressineen weisen 2 Keimblätter auf, während bei den Abietineen deren Zahl 2 bis 15 beträgt.

Auch im reifen Samen liegt der Embryo noch im Endosperm (Prothalliumgewebe) eingebettet. Trotzdem dieses die zur Embryobildung notwendigen Baustoffe zu liefern hat, ist es selbst noch bedeutend gewachsen und erfüllt infolge Verdrängung der Nucellusreste den gesamten Raum inner-

halb der Samenschale. Seine Zellen sind mit Stärke, Fett und Eiweiß gefüllt.

7. Samen und Frucht der Gymnospermen. Eine Unterscheidung von Frucht und Samen ist bei den Gymnospermen nur in jenen Fällen möglich, in welchen, wie z. B. bei den Cycadeen, Ginkgo usw., sterile Teile der Fruchtblätter bis zur Samenreife erhalten bleiben. In den zahlreichen anderen Fällen, in welchen das Fruchtblatt ganz oder fast ganz zur Bildung der Samenanlagen aufgebraucht wird, decken sich die beiden Bezeichnungen. Die reifen Samen sind von verschiedener Beschaffenheit. Bei den Cycadinae, Ginkgoinae und einzelnen Taxaceen sind sie steinfruchtartig. Der äußere Teil des Integumentes wird bei der Reife fleischig und meistens lebhaft, bei Cycas z. B. intensiv rot, gefärbt; die inneren Gewebeschichten werden hart. Bei den Abietineen und Cupressineen sind die Samen hartwandig. In verschiedener Weise können sich bei diesen Formen nach der Befruchtung die Fruchtschuppen und Deckblätter der Blüten und Blütenstände verhalten. Werden dieselben holzig, so entstehen Holzzapfen: bleiben sie weich und fleischig, so gehen aus dem Blütenstand Beerenzapfen hervor. Bei Gnetum kommen beerenartige Früchte dadurch zur Ausbildung, daß das Fruchtblatt fleischig, das Integument dagegen holzig wird. Bei Ephedra nehmen an der Entstehung ebenfalls beerenartiger „Früchte“ die den Samen zunächst stehenden und fleischig werdenden Hochblätter teil.

In der Art ihrer Fortpflanzung nehmen die Gymnospermen eine überaus bemerkenswerte Zwischenstellung zwischen den Pteridophyten und den Angiospermen ein. Besonders auffällig sind die zwischen den primitivsten Gymnospermen und den Pteridophyten bestehenden Homologien in der Entwickelung der Makrosporangien und Makrosporen, der archegonientragenden Prothallien, sowie in der Keimung der Pollenkörner und der Spermatozoidenbildung. Andererseits weisen die höchst entwickelten Gymnospermen auffällige Beziehungen zum Typus der Angiospermen auf, wie den Beginn einer Fruchtknotenbildung, Andeutung von Zwitterigkeit bei Welwitschia und Ephedra, Uebergang von der Windblütigkeit zur Pollenübertragung durch Insekten. Uebereinstimmung herrscht ferner in der Reduktion der Prothalliumbildung (Gnetumarten und alle Angiospermen), in der Ausbildung der Pollenschläuche zum Transport der männlichen, bewegungslos gewordenen Sexualzellen zur Eizelle usw. Inwieweit es sich dabei um bloße Konvergenzerscheinungen zwischen Gruppen verschiedenen Ursprungs handelt oder inwieweit bestimmte Gruppen der Angiospermen mit solchen der Gymnospermen in phylogenetische Beziehungen gesetzt werden können, ist auf Grund der Betrachtung der Fortpflanzungsverhältnisse allein nicht zu entscheiden (vgl. den Artikel „Gymnospermen“).

Literatur. *a) Zusammenfassungen über die Fortpflanzung der Gymnospermen:* ***E. Strasburger,*** *Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena 1872.* — ***Derselbe,*** *Die Angiospermen und Gymnospermen. Jena 1879.* — ***K. Goebel,*** *Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. Handbuch der Botanik v. Schenk, III. Bd., 1. Breslau 1884.* — ***Derselbe,*** *Organographie der Pflanzen. Jena 1898 bis 1901.* — ***J. M. Coulter und C. J. Chamberlain,*** *Morphology of Gymnosperms. Chicago 1910.* — ***J. P. Lotsy,*** *Vorträge über botanische Stammesgeschichte, II. Bd., Cormophyta zoidiogama, Jena 1909, III. Bd., 1. Teil, Cormophyta siphonogama. Jena 1911.* — ***R. v. Wettstein,*** *Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl., Leipzig und Wien 1911.* — ***G. Karsten,*** *Bearbeitung der Phanerogamen im „Bonner“ Lehrbuch der Botanik, 11. Aufl. Jena 1911.*

b) Zeitschriftenliteratur: ***O. W. Caldwell,*** *Microcycas calocoma. Botanical Gazette, 1907, Bd.* 44. — ***J. E. Carothers,*** *Development of the ovule and female gametophyte in Ginkgo. Bot. Gazette, 1907, Bd.* 43. — ***J. Ch. Chamberlain,*** *Oogenesis in Pinus Laricio. Bot. Gazette, 1899, Bd.* 27. — ***Derselbe,*** *The ovule and female gametophyte of Dioon. Bot. Gazette, 1906, Bd.* 42. — ***Derselbe,*** *Spermatogenesis in Dioon edule. Bot. Gazette, 1909, Bd.* 47. — ***J. M. Coulter,*** *The embryo sac and embryo of Gnetum Gnemon. Bot. Gazette, 1908, Bd.* 46. — ***J. M. Coulter und C. J. Chamberlain,*** *The embryogeny of Zamia. Bot. Gazette, 1903, Bd.* 35. — ***J. M. Coulter and J. G. Land,*** *Gametophytes and embryo of Torreya taxifolia. Bot. Gazette, 1905, Bd.* 39. — ***S. Hirasé,*** *Études sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba. Journ. Imp. Coll. Sc. Tokyo, 1895, Bd. 8 und 1899, Bd.* 12. — ***S. Ikeno,*** *Entwickelung der Geschlechtsorgane und Vorgang der Befruchtung bei Cycas revoluta. Jahrb. f. wiss. Botanik, 1898, Bd.* 32. — ***G. Karsten,*** *Untersuchungen über die Gattung Gnetum. Ann. Jardin bot. Buitenzorg, 1893, Bd.* 11. — ***Derselbe,*** *Zur Entwickelungsgeschichte der Gattung Gnetum. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 1893, Bd. 6.* — ***W. J. G. Land,*** *Spermatogenesis and oogenesis in Ephedra trifurca. Bot. Gazette, 1904, Bd.* 38. — ***Derselbe,*** *Fertilization and embryogeny in Ephedra trifurca. Bot. Gazette, 1907, Bd.* 44. — ***W. H. Lang,*** *Studies in the development and morphology of cycadean sporangia, II. The ovule of Stangeria paradoxa. Ann. of Botany, 1900, Bd.* 14. — ***A. Lawson,*** *The gametophytes and embryo of the Cupressineae. Ann. of Botany, 1907, Bd.* 21. — ***G. Lopriore,*** *Ueber die Vielkernigkeit der Pollenkörner von Araucaria Bidwillii Hook. Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, 1905, Bd.* 23. — ***K. Miyake,*** *Ueber die Spermatozoiden von Cycas revoluta. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1906, Bd.* 24. — ***H. H. W. Pearson,*** *Some observations on*

Welwitschia mirabilis Hook. Phil. Transact. R. Soc. London, 1906, Bd. 198. — **Derselbe,** *Further observations on Welwitschia. Phil. Transact. R. Soc. London, Ser. B, Vol.* **200,** *1908.* — **O. Porsch,** *Ueber einige neuere phylogenetisch bemerkenswerte Ergebnisse der Gametophytenforschung der Gymnospermen. Festschrift d. naturwiss. Vereins an der Universität Wien, 1907.* — **Derselbe,** *Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Jena 1907.* — **Derselbe,** *Ephedra campylopoda C. A. Mey, eine entomophile Gymnosperme. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1910, Bd.* 28. — **F. G. Smith,** *Morphology of the trunk and development of the microsporangium of Cycas. Bot. Gazette, 1907, Bd.* 43. — **Derselbe,** *Development of the ovulate strobilus and young ovule of Zamia floridana. Bot. Gazette, 1910, Bd.* 50. — **A. Sprecher,** *Le Ginkgo biloba L. Genève, 1907.* — **M. Treub,** *Recherches sur les Cycadées. Ann. Jardin bot. Buitenzorg, 1881, Bd.* 2 *und 1884, Bd.* 4. — **H. J. Webber,** *Spermatogenesis and fecundation of Zamia. Washington 1901, Bull. No. 2 of the Dep. of Agriculture. U. S. A.*

A. Ernst.

b. Angiospermen.

1. Uebersicht über den Blütenbau der Angiospermen. 2. Pollenbildung und Pollenausstreuung. 3. Samenanlagen- und Embryosackentwickelung: a) Bildung des Archespors und Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle. b) Entwickelung und Differenzierung des achtkernigen Embryosackes. c) Entwickelung und Differenzierung vierkerniger und sechszehnkerniger Embryosäcke. 4. Bestäubung. Keimung der Pollenkörner und Pollenschlauchwachstum in Griffel und Fruchtknoten. 5. Befruchtung. 6. Embryobildung. 7. Endospermbildung. 8. Samen und Frucht.

1. Uebersicht über den Blütenbau der Angiospermen. Die meisten Angiospermen besitzen diejenigen Organe, die auch der Nichtbotaniker unter der Bezeichnung „Blüte“ kennt. Während bei den Gymnospermen die männlichen und weiblichen sporenbildenden Blätter (Sporophylle) durchweg auf gesonderten Achsen stehen und männliche und weibliche Blüten bilden, ist bei den Angiospermen die Vereinigung beiderlei sporenbildender Blätter zu Zwitterblüten vorherrschend. Diese erhalten in Form steriler Blätter, die sich von den Laubblättern oft wesentlich unterscheiden, noch eine besondere Umhüllung, das Perianth. Es besteht in der Regel aus zwei Blattkreisen, deren Blätter entweder gleichmäßig geformt und gefärbt sein können, oder einen äußeren Kreis grüner Kelchblätter und einen inneren Kreis buntgefärbter oder weißer Kronblätter bilden. Innerhalb der Blütenhülle sind die fertilen Blätter (Sporophylle) angeordnet, und zwar folgen in einer regelmäßig und vollständig ausgebildeten Blüte zunächst zwei gleichzählige Kreise von Staubblättern (Mikrosporophyllen) und zu innerst ein Wirtel von Fruchtblättern (Makrosporophyllen).

Ein Staubblatt besteht bei typischer Differenzierung (vgl. den Artikel „Blüte“) aus dem Staubfaden (Filament) und der Anthere, die sich aus zwei symmetrischen Hälften, den Thecae, mit je 2 Pollensäcken (Mikrosporangien) zusammensetzt. In ihrem Entwickelungsgang erinnern diese an die Sporangien der Pteridophyten und die Pollensäcke der Gymnospermen. Von den letzteren unterscheiden sie sich u. a. dadurch, daß die beim Oeffnen in erster Linie beteiligte Zellschicht subepidermal auftritt. Die innersten Zellen des Pollensackes werden zu Pollenmutterzellen, von denen jede vier Pollenkörner liefert.

Umgeben vom Androeceum, der Gesamtheit der Staubblätter, bildet das Gynoeceum, die Vereinigung der Fruchtblätter, den inneren Abschluß der Blüte. An den Fruchtblättern entstehen in verschiedener Zahl und Anordnung, aber stets im Innern eines von ihnen gebildeten geschlossenen Gehäuses, des Fruchtknotens, an mehr oder weniger großen, rand- oder zentralständigen Wucherungen, den Placenten, die Samenanlagen. Direkte Uebertragung der Pollenkörner auf die einzelnen Samenanlagen, wie bei den Gymnospermen, ist daher bei den Angiospermen ausgeschlossen. Ueber dem die Samenanlagen bergenden Teil der Fruchtblätter setzen sich diese fort in den stielartigen Griffel und einen endständigen Empfängnisapparat für die Aufnahme der Pollenkörner, die Narbe. In Blüten mit verwachsenen Fruchtblättern ist sehr häufig auch nur ein Griffel und eine Narbe vorhanden.

Die Samenanlagen der Angiospermen bestehen aus den gleichen Teilen wie diejenigen der Gymnospermen. Im jungen Nucellus derselben bilden sich, wiederum in Uebereinstimmung mit den Gymnospermen und heterosporen Pteridophyten, entweder mehrere oder eine einzige Makrosporenmutterzelle aus, die in der Regel nur eine entwickelungsfähige Makrospore, den Embryosack, liefert. In diesem entwickelt sich ein außerordentlich reduziertes Prothallium. Aus der befruchtungsfähigen Eizelle desselben geht nach der Befruchtung der Embryo hervor.

2. Pollenbildung und Pollenausstreuung. Die Pollensäcke (Mikrosporangien)

werden in den Kanten der jungen, fast prismatisch geformten Antheren in Form von Zellsträngen angelegt (Fig. 1, 1). Durch

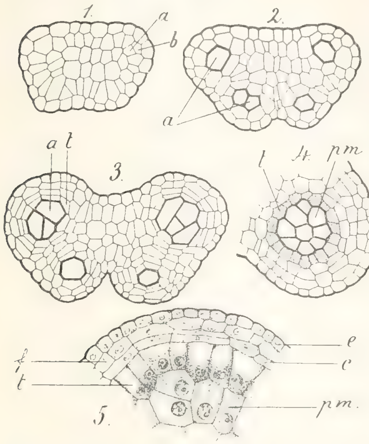


Fig. 1. Entwickelung der Angiospermen-Mikrosporangien (Pollensäcke). 1 bis 4 Querschnitte durch junge Antheren, 5 Teil des Querschnittes durch einen Pollensack. a Archespor, b Schichtzelle, e Epidermis, f die spätere Faserschicht, c später verdrängte Schicht, t Tapetenschicht, pm Pollenmutterzellen. Nach Warming und Strasburger.

wiederholte Teilungen von Zellen der ersten subepidermalen Schicht entstehen zunächst mehrere Zellschichten, von denen die inneren zum Archesporium (a), dem Komplex der Urmutterzellen der Pollenkörner werden, die äußeren (b) die Pollensackwandung liefern. Von den wandbildenden Schichten (Fig. 1, 5) setzt sich die direkt unter der Epidermis liegende (f) meistens aus Zellen zusammen, die im ausgewachsenen Zustande durch ring-, spiral- oder netzförmige Membranverdickungen ausgezeichnet sind. Sie bildet das Endothecium, die fibröse Schicht, auf deren Mitwirkung hauptsächlich das Aufspringen der Pollensackwand beruht (vgl. den Artikel „Bewegungen der Pflanzen", Bd. I, S. 1119, Fig. 21 u. 22). Zwischen der fibrösen Schicht und dem Archespor befinden sich eine oder mehrere weitere Zellschichten (c), deren Zellen später resorbiert werden, sowie das Tapetum (t) (Fig. 1, 3 bis 5). Dieses letztere besteht aus einer Schicht von gestreckten, plasma- und nährstoffreichen Zellen. Ihr Kern erfährt meistens eine oder zwei Teilungen. Im späteren Verlauf der Pollensackentwickelung tragen die Tapetenzellen wesentlich zur Ernährung der Archesporzellen bei. Ihre Membranen werden dabei in der Regel aufgelöst, das Plasma verteilt sich gleichmäßig zwischen den inzwischen gelockerten Zellen des Archespors und beteiligt sich als Periplasmodium an den nutritiven und vielleicht auch an den formativen Prozessen der Pollenentwickelung.

Das Archespor liefert das sporenbildende Gewebe, die Pollenmutterzellen (Fig. 1, 4 bis 5, pm). Ihre Zahl ist je nach der Anzahl der Teilungen, die im Archespor vorausgegangen sind, außerordentlich verschieden. Sie können zu vielen Hunderten einen Pollensack erfüllen oder auch nur eine einzige, wenigzellige Reihe bilden. Der Bildung der Pollenkörner geht eine Auflösung des Zellverbandes im sporenbildenden Gewebe voraus. Die isolierten Pollenmutterzellen runden sich ab und nehmen häufig vollkommene Kugelgestalt an.

Jede Pollenmutterzelle liefert in der Regel vier Enkelzellen, die zu Pollenkörnern werden. Zur Bildung der Enkelzellen sind zwei Kern- und Zellteilungen notwendig. In Verbindung mit diesen geht eine quantitative und qualitative Reduktion der Kernsubstanz der Mutterzelle einher. Während der einleitenden Stadien der ersten, heterotypischen Teilung (vgl. den Artikel „Zellteilung") findet die Bildung von Chromosomenpaaren (Gemini) (Fig. 2, 3) statt; darauf folgt mit der Trennung der in den Gemini enthaltenen, gleichartigen Chromosomen die numerische und qualitative Reduktion. In der zweiten, homöotypischen Teilung trennen sich Tochterchromosomen voneinander (Fig. 2, 5), deren Entstehung durch Längsspaltung bereits im Verlaufe der vorhergegangenen Teilung eingeleitet wurde. Da in wenigzelligen Pollensäcken alle Pollenmutterzellen diese Teilungen ungefähr gleichzeitig erfahren, in stark entwickelten Antheren mit vielzelligem Archespor die Teilungen im sporenbildenden Gewebe von oben nach unten oder in umgekehrter Richtung fortschreiten, bieten die Antheren der Angiospermen eines der günstigsten Objekte zum Studium der Kernteilungen, speziell der eigenartigen und für die Vererbung so wichtigen Reduktionsteilungen. Die dabei zur Beobachtung kommenden, reduzierten Chromosomenzahlen sind innerhalb der Angiospermen außerordentlich variabel. Selten sind sie für größere Verwandtschaftskreise als Gattungen konstant.

Innerhalb der Liliaceen weisen z. B. die Arten der Gattungen Fritillaria, Lilium, Tulipa, Paris, gleichmäßig 12 Gemini (Fig. 2, 3) im ersten Teilungsschritt der Pollenmutterzellen und die gleiche Anzahl einfacher Chro-

mosomen in den nachfolgenden Teilungen auf. In der mit Paris nahe verwandten Gattung Trillium dagegen zeigen mehrere untersuchte Arten nur 6 Chromosomen. In anderen Verwandtschaftskreisen wechselt die Chromosomenzahl bei den Arten derselben Gattung; so haben

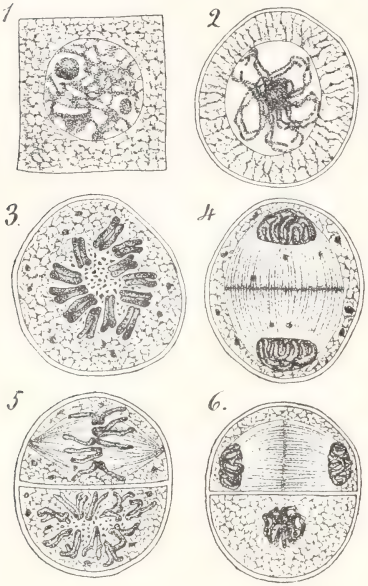


Fig. 2. Pollenmutterzellen einer Lilie in Teilung. 1 Sonderung der Chromosomen bei den Vorbereitungen zur ersten Kernteilung, 2 Doppelfadenknäuel in Segmentierung begriffen, 3 Kernplatte mit 12 Doppelchromosomen (Gemini), 4 Anlage der Tochterkerne und Vorbereitungen zur ersten Zellteilung, 5 Kernspindeln in den beiden Tochterzellen, 6 Ausbildung der Enkelzellen nach Verlauf der zweiten Kernteilung. Etwas schematisiert. Zum Teil nach Strasburger.

Rumex acetosella und R. acetosa die reduzierte Chromosomenzahl 16 bezw. 8. Drosera rotundifolia hat 20, Drosera longifolia dagegen nur 10 Chromosomen nach der Reduktionsteilung. Bei den Bananen sind sogar bei verschiedenen Rassen derselben Art verschiedene Chromosomenzahlen (8, 16, 24) gefunden worden. Die kleinsten Chromosomenzahlen unter den bis jetzt untersuchten Angiospermen sind bei den Arten der Compositengattung Crepis gefunden worden. Crepis tectorum zählt bei der Reduktionsteilung 4, Cr. virens sogar nur 3 Gemini, während deren Zahl bei Crepis japonica wiederum auf 8 ansteigt.

Die mit den beiden Kernteilungen der Pollenmutterzelle kombinierten Zellteilungen verlaufen verschieden. Bei der Mehrzahl der Dikotyledonen folgt der ersten Kernteilung zunächst keine Zellteilung nach. Im Verlauf der zweiten Kernteilung stehen die Achsen der beiden Teilungsfiguren nahezu senkrecht aufeinander, die vier Enkelkerne sind tetraedrisch geordnet und durch Plasmastrahlungen untereinander verbunden. Die Teilungswände, welche die Mutterzelle in die 4 Enkelzellen zerlegen, werden gleichzeitig gebildet und zur selben Zeit grenzen sich die Teilprotoplasten gegen die Wand der Mutterzelle hin durch eine neue Wandlamelle ab. Der Prozeß der Zellteilung ist zugleich mit einer Verjüngung der Teilungsprodukte verknüpft. Bei den meisten Monokotyledonen dagegen spielt sich die Tetradenteilung in zwei getrennten Teilungsschritten ab, wobei jeder Kernteilung unmittelbar eine Zellteilung nachfolgt (Fig. 2, 4 u 6). Die Richtung der Kernspindeln, der Teilungswände und damit die Lagerungsverhältnisse der 4 Enkelzellen stimmen bei den beiden Teilungsarten überein. Vorbedingung für das Zustandekommen der üblichen Tetradenanordnung ist aber die Kugelgestalt der Sporenmutterzellen. Wenn diese in Folge besonderer Raumverhältnisse im Pollensacke nicht zustande kommt, zeigen die Tetraden eine den abweichenden Formen der Mutterzelle ebenfalls entsprechende Zellgruppierung (Fig. 3).

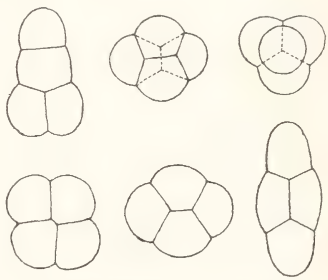


Fig. 3. Verschiedene Formen der Pollentetraden aus einer Anthere von Neottia nidus avis (Nestwurz). Nach Goebel.

Jede Tetradenzelle wird zu einem Pollenkorn. In der Regel erfolgt zunächst ein Zerfallen der Tetraden in 4 Einzelzellen infolge Verquellung und Auflösung der Mutterzellwand. In anderen Fällen (bekannte Beispiele liefern viele Orchideen, Ericaceen und Typhaceen) bleiben die 4 aus einer Mutterzelle hervorgegangenen Enkelzellen dauernd innerhalb der mit ihnen weiterwachsenden Membran der Mutterzelle vereinigt. Manchmal sind solche Pollentetraden

in größerer Menge zu kleinen Paketchen verklebt, oder es bildet, wie bei den Orchideen und Asclepiadaceen, der gesamte Pollen eines Pollensackes eine kompakte und in besonderer Weise an die Verbreitung durch Insekten angepaßte Masse (vgl. die Artikel „Blüte" und „Bestäubung").

Es mag noch erwähnt werden, daß in einigen Ausnahmefällen die Tetradenteilung nicht 4, sondern eine größere oder kleinere Zahl von Zellen liefert. Fünf- bis sechszellige Tetraden sind im besonderen bei einem Fliederbastard, bei der Liliacee Hemerocallis fulva und bei verschiedenen Rassen der Eßbanane (Musa sapientum) gefunden worden. In den Pollenmutterzellen von Heleocharis- und Carexarten dagegen liefern die beiden rasch aufeinander folgenden Kernteilungsschritte 4 völlig identische Kerne. Von diesen wächst in der Folge einer stark heran, während die 3 anderen verkümmern. Die Pollenmutterzelle wird also hier, unter Degeneration dreier Kerne und geringer Mengen von Plasma, zu einem Pollenkorn. Dieses Verhalten bildet eine hübsche Analogie zu der im Verlauf der Teilung der Embryosackmutterzellen so außerordentlich häufigen Reduktion der Sporenzahl auf 3, 2 oder 1 Zelle.

Die reifen Pollenkörner (Mikrosporen) haben sehr verschiedene Form (vgl. den Artikel „Blüte", Bd. II, S. 96, Abb. 21). Sie sind kugelig, tetraedrisch mit gerundeten Ecken und Kanten, ellipsoidisch oder walzenförmig, seltener stabförmig, ausnahmsweise kommen auch fadenförmige Pollenkörner vor. Die Membran der Pollenkörner besteht aus zwei Schichten, einer äußeren, Exine (Fig. 4, 3, e), die zuerst erzeugt wird und einer nachgebildeten inneren Schicht, der Intine (i). Die letztere besteht aus pektinreicher Zellulose, während die Exine in späteren Stadien kutinisiert ist. Nicht selten sind in der Exine auch bestimmte Austrittstellen (Fig. 4, 3) für den Pollenschlauch vorhanden.

Die Dimensionen der Pollenkörner sind verschieden. Bei den anemophilen Angiospermen, bei welchen die Verbreitung der Pollenkörner, wie bei den Gymnospermen, durch den Wind erfolgt, sind sie in der Regel kleiner als bei den Insektenblütlern. So haben die Pollenkörner der Gräser z. B. einen Durchmesser von 20—60 Tausendstel Millimeter (20—60 μ), während unter den Insektenblütlern solche mit 150 μ Durchmesser keine Seltenheit sind. Wie die Größe werden auch Gestalt und Oberflächenbeschaffenheit der Pollenkörner in weitgehendem Maße durch die Verbreitungsart beeinflußt. Die Pollenkörner der windblütigen Pflanzen sind in der Regel leicht und mit glatter Haut versehen (Fig. 4, 3). In den von Insekten oder anderen Tieren besuchten Blüten ist der Pollen entweder klebrig, zu größeren, leicht transportierbaren Massen zusammengeballt oder die einzelnen Körner sind mit stachel-, warzen- oder leistenförmigen Verdickungen der Exine ausgerüstet, so daß sie leicht im Haarkleid der die Bestäubung vermittelnden Tiere haften bleiben (vgl. den Artikel „Bestäubung", Bd. I, S. 999).

Als interessante Anpassung an die Verbreitung durch das Wasser ist wohl die eigentümliche, fadenförmige Gestalt des Pollens beim Seegras, Zostera marina, aufzufassen. Eine eben gebildete Pollenmutterzelle dieser Pflanze hat eine Länge von 70 Tausendstel Millimeter (70 μ), schon während der ersten Teilung verlängert sie sich auf 450 μ, eine junge Pollenzelle ist 600 μ lang und das reife „Pollenkorn" mißt 2 mm in der Länge bei einer maximalen Breite von ca. 8 μ.

Das ausgewachsene Pollenkorn der Angiospermen ist zweizellig. Die Teilung der Pollenkornzelle findet entweder unmittelbar im Anschluß an die Tetradenteilung oder während ihres späteren Wachstums, wohl ohne Ausnahme aber vor der Ausstreuung des Pollens statt. Die den Teilungsvorgang einleitende Kernteilung erfolgt mit reduzierter Chromosomenzahl und findet in geringem Abstand unter der Membran statt.

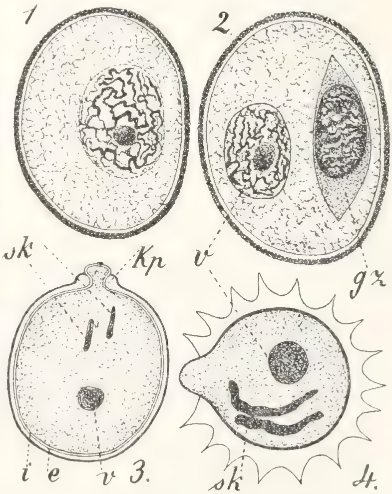


Fig. 4. Bildung der generativen Zelle und der Spermakerne im Pollenkorn. 1 u. 2 Pollenkörner von Lilium Martagon vor und nach der Bildung der generativen Zelle, 3 Pollenkorn von Avena sativa (Hafer), 4 Pollenkorn von Silphium terebinthinaceum. v Kern der vegetativen Zelle, gz generative Zelle, sk Spermakerne, e Exine, i Intine, kp Keimporus, von ringwallförmiger Verdickung der Exine umgeben. Nach Guignard, Ernst und Merell.

Die Teilungswand ist konvex nach innen gebogen und trennt vom größeren Teil des Pollenkorns, der vegetativen oder Schlauchzelle die kleinere, linsenförmige, generative Zelle ab (Fig. 4, 2).

Die generative Zelle löst sich später als membranlose, nackte Zelle von der Pollenkornmembran los und wandert allmählich, meistens unter Gestaltsveränderung in das Plasma der vegetativen Zelle ein (Fig. 4, 2). Nicht selten verschwindet dabei die sie begrenzende Plasmahaut und ihr Kern erscheint dann frei neben dem vegetativen Kern im Plasma der Schlauchzelle eingebettet. Doch lassen sich die beiden Kerne auf diesem wie auf späteren Stadien leicht voneinander unterscheiden. Der generative Kern ist meistens ellipsoidisch, spindelförmig oder selbst wurmförmig gestreckt, während der vegetative Kern seine ursprüngliche kugelige oder scheibenförmige Gestalt beibehält. Dazu kommen noch Verschiedenheiten im feineren Bau und offenbar auch in der chemischen Reaktion, welche zur Folge haben, daß die beiden Kerne bei Herstellung mikroskopischer Präparate aus bestimmten Farbstoffgemischen verschiedene Farbstoffe aufnehmen oder sich mit demselben Farbstoffe verschieden intensiv färben.

Der Reifung der Pollenkörner folgt das Oeffnen der Pollensäcke und die Entleerung des Pollens. Sehr häufig geht diesem Prozesse noch die Resorption der Scheidewände zwischen den beiden Pollensäcken einer Antherenhälfte voraus. Das Oeffnen selbst geschieht durch Quer- oder Längsrisse, durch Porenbildung oder Abwerfen eines Deckelchens.

3. Samenanlagen- und Embryosackentwickelung. An den Placenten der Fruchtblätter (vgl. den Artikel „Blüte", Bd. I, S. 99) entstehen die Samenanlagen, zunächst in Form halbkugeliger oder papillenförmiger Höcker. Durch rasche Teilungstätigkeit ihrer Zellen vergrößern sie sich und bilden bald die schon von den Samenanlagen der Gymnospermen her bekannten Teile (Fig. 5, 1 bis 4). Der Knospenkern (Nucellus) wird von einem stielartigen Teil, dem Nabelstrang (Funiculus), getragen und mit dem ernährenden Placentagewebe p in Verbindung gesetzt. Er wird von ein oder zwei Hüllen i (Integumenten) umgeben, die in späteren Entwickelungsstadien über seinen Scheitel vorragen und nur einen engen Kanal, die Mikropyle m, freilassen. Die Integumente werden schon frühzeitig in der Entwickelung der Samenanlage an der Basis des zukünftigen Keimgewebes in Form von Ringwülsten angelegt.

Die Zahl der Integumente ist allgemein innerhalb größerer Verwandtschaftskreise konstant. Bei den meisten Monokotyledonen und den choripetalen Dikotyledonen werden zwei Integumente angelegt. Bei den Sympetalae dagegen ist meistens nur ein, gewöhnlich aber sehr stark entwickeltes, Integument vorhanden. Vollkommenes Fehlen der Integumente oder Verkümmerung im Laufe der Entwickelung ist namentlich bei parasitisch lebenden Santalaceen, Loranthaceen, Balanophoraceen und Gentianaceen, doch auch bei einzelnen grünen Monokotyledonen (Crinumarten) und Dikotyledonen (Olacineen) festgestellt worden.



Fig. 5. Entwickelung der anatropen Samenanlage von Rafflesia. 1 bis 2 Erste Entwickelungsstadien. 3 Differenzierung in Funiculus und zukünftigen Knospenkern, 4 Samenanlage nach vollzogener Krümmung. p Plazentagewebe, m Mikropyle, i Integument, n Zellen der epidermalen Nucellusschicht mit den Zellen des Eiapparates, den Polkernen und einer Antipode. Nach Ernst und Schmid.

Größe und Lagerungsverhältnisse der einzelnen Teile der Samenanlagen sind außerordentlich verschieden. Die Hauptformen, aufrechte (geradläufige, orthotrope, atrope), rückläufige (anatrope) und die kampylotrope Samenanlage mit gekrümmtem Nucellus sind im Artikel „Blüte" besprochen und (Bd. II, S. 97, Abb. 22) dargestellt. Ergänzend sei nur noch die Entwickelung der anatropen Samenanlage behandelt (Fig. 5). Der heranwachsende Körper derselben erfährt infolge einseitigen stärkeren Wachstums in der basalen Zone eine allmähliche Drehung des Scheitels bis um 180°, so daß er schließlich neben die Ansatzstelle des Funiculus zu liegen kommt. Bei einer großen Zahl von Angiospermen mit anatropen Samenanlagen sind Stiel und Körper der Samenanlage über eine längere Strecke hin miteinander verwachsen; doch sind auch Fälle bekannt (Fig. 5, 4), in denen es trotz starker anatroper Krümmung nicht zu einer solchen Verwachsung von Integument und Funiculus kommt.

3a) Bildung des Archespors und Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle. Der für die Fortpflanzung wichtigste Teil der Samenanlage ist der Nucellus. Er repräsentiert, wie bei den Gymnospermen, ein Makrosporangium, das in Entwickelung und Ausgestaltung

im Vergleich zum Mikrosporangium (Pollensack) sehr stark vereinfacht ist. Nur in wenigen Ausnahmefällen stimmt seine Differenzierung noch mit derjenigen der Pollensäcke überein. Bei Alchemilla (Fig. 6) z. B. differenziert sich der Nucellus frühzeitig in Wand und Archespor a, das seinerseits ein inneres, sporenbildendes Gewebe und nach außen hin eine Zellschicht liefert, die dem Tapetum der Pollensäcke vergleichbar ist (Fig. 6, 2 u. 3, t). Das sporen-

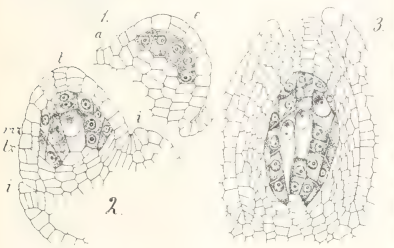


Fig. 6. Erste Entwickelungsstadien der Samenanlage von Alchemilla. 1 u. 2 Jugendliche Anlagen vor und nach Beginn der Integumentbildung. a Archespor, e Teilung der epidermalen Zellen, i Integumentbildung, t Tapetenzellen, mz noch ungeteilte sporogene Zelle (Mutterzelle), tz durch Teilung aus einer Mutterzelle hervorgegangene Tochterzelle. 3 Samenanlage mit größerem Komplex aus Tapetenzellen, ungeteilten Mutterzellen, primären und sekundären Tochterzellen. Nach Murbeck.

bildende Gewebe setzt sich aus einer größeren Zahl von sporogenen Zellen zusammen, von denen mehrere eine vollständige oder abgekürzte Tetradenteilung erfahren, also Makrosporenmutterzellen (Fig. 6, 2, mz) darstellen. Von deren Abkömmlingen, den Makrosporen, entwickelt sich in der Regel nur eine weiter. Sie wird zum Keimsack oder Embryosack des Nucellus. Außer bei Alchemilla ist ein mehrzelliges Archespor auch bei anderen Rosaceen, bei einzelnen Ranunculaceen, bei Fagaceen, Betulaceen gefunden worden. Ein Komplex von hundert und mehr sporogenen Zellen entsteht in den Samenanlagen der Gattung Casuarina.

Bei der großen Mehrzahl der Angiospermen ist eine weitgehende Vereinfachung in der Nucellusentwickelung eingetreten, die sich durch das Ausfallen der Wandschichten- und Tapetenzellbildung, sowie in einer Abnahme der Zahl der Sporenmutterzellen äußert. Bei den meisten der bis jetzt auf diese Vorgänge hin untersuchten Angiospermen wird in der Samenanlage nur eine subepidermal gelegene Archesporzelle gebildet, die ohne jede weitere Teilung zu der einzigen Makrosporenmutterzelle des Nucellus wird.

Die Makrosporen- oder Embryosackmutterzelle unterscheidet sich von den übrigen Nucelluszellen durch bedeutende Größe, die Dichtigkeit ihres Zytoplasmas und vor allem durch den großen Kern (Fig. 7, 1). Ein für die weiteren Entwickelungsvorgänge wichtiges Merkmal besteht darin, daß sie sich, im Gegensatz zu den Pollenmutterzellen, weder vor noch nach der Tetradenteilung aus dem Verbande mit den umgebenden Nucelluszellen loslöst. Daher kann sie auch nicht die für Sporenmutterzellen übliche Kugelform annehmen, welche, wie bei der Besprechung der Pollenbildung bemerkt wurde, für das Zustandekommen der typischen Tetradenanordnung bestimmend ist. Der in der Achse des Makrosporangiums gestreckten Gestalt der Embryosackmutterzelle entspricht vielmehr Tetradenbildung durch Querteilung.

Die Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle findet succedan statt. Nach der ersten, heterotypischen Kernteilung teilt sich die Mutterzelle durch eine Querwand in zwei Tochterzellen (Fig. 7, 3), aus welchen durch eine zweite Teilung Enkelzellen hervorgehen. Diese

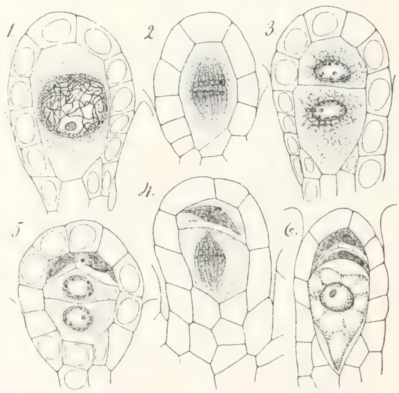


Fig. 7. Junge Samenanlagen von Burmannia mit Stadien aus der Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle. 1 Nucellus mit großer Embryosackmutterzelle und epidermaler Zellschicht, 2 bis 5 Verlauf der beiden Kern- und Zellteilungen, 6 Verdrängung der 3 oberen Tetradenzellen durch die zum Embryosack auswachsende unterste Zelle. Nach Ernst und Bernard.

sind in der Mehrzahl der Fälle in einer Reihe übereinander gelagert. Bei einzelnen Angiospermen indessen findet der zweite Teilungsschritt durch mehr oder weniger senkrecht

aufeinanderstehende Wände statt. Es kommen dann zwei Enkelzellen nebeneinander, die beiden anderen untereinander zu liegen (Fig. 7, 5), eine Anordnung der Tetrade, die auch bei den Pollentetraden recht häufig ist. Von den 4 Zellen einer Makrosporentetrade werden 3, gewöhnlich die 3 oberen, durch das Wachstum der vierten verdrängt und gehen zugrunde (Fig. 7, 6). Die unterste wächst als Embryosack der Samenanlage weiter. Gehen in einem Nucellus mehrere Mutterzellen zur Tetradenteilung über, so kann die Weiterentwickelung je einer Zelle jeder Tetrade einsetzen. Gewöhnlich aber beschränkt sich die Entwickelung schon von Anfang an auf eine einzige der durch die Teilung der Mutterzellen entstandenen Enkelzellen.

In zahlreichen Familien der Angiospermen geht die Reduktion im Makrosporangium so weit, daß auch die Tetradenteilung der einen Mutterzelle unvollständig verläuft. Statt vier Enkelzellen werden nur deren drei oder zwei gebildet oder die Tetradenteilung unterbleibt sogar ganz. Die Embryosackmutterzelle verhält sich im letzteren Falle wie sonst nach der Teilung die begünstigte Enkelzelle. Sie wird, wie man sich ausdrückt, ohne Teilung direkt zum Embryosack. Die sonst mit der Sporenbildung verbundene Reduktionsteilung findet in solchen Fällen während der Entwickelung des Embryosackes statt oder bleibt in Fällen apogamer Fortpflanzung ganz aus.

3b) Entwickelung und Differenzierung des achtkernigen Embryosackes. Wie bei den Gymnospermen bleibt auch bei den Angiospermen der Embryosack im Nucellusgewebe, also in einem Gewebe der ungeschlechtlichen Generation, eingeschlossen. Die weitere Entwickelung verläuft außerordentlich einfach. Sie beginnt wie bei den Gymnospermen mit dem Vorgang der freien Kernteilung. Während aber bei jenen zunächst durch eine größere Anzahl von Teilungsschritten hundert und mehr Kerne erzeugt werden, ist die Anzahl der Teilungen und damit der entstehenden Kerne im Embryosacke der Angiospermen sehr beschränkt. Bei der großen Mehrzahl derselben werden durch drei aufeinanderfolgende Teilungsschritte aus dem primären Embryosackkerne 2, 4 und dann 8 Kerne gebildet (Fig. 8, 1 bis 3). Mit diesen Kernteilungen geht die Vergrößerung des Zellraumes einher. Das Zytoplasma des Sackes wird vakuolig. Die Vakuolenbildung beginnt auf sehr frühen Stadien, und nach der ersten Kernteilung findet bald die Vereinigung der zuerst in großer Zahl vorhandenen kleinen Safträume zu einem großen zentralen Saftraum statt, welcher mit dem Zytoplasma auch die beiden Kerne gegen die Schmalseiten des elliptischen Sackes hindrängt (Fig. 8, 1).

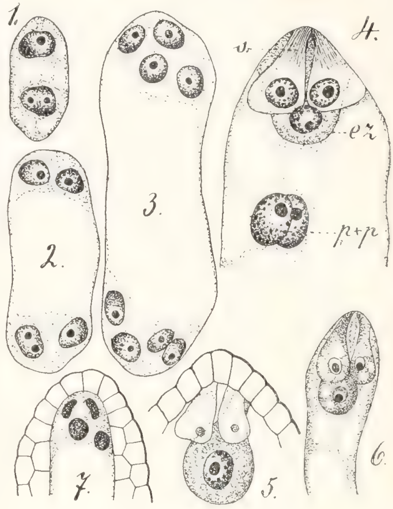


Fig. 8. Entwickelung des achtkernigen Embryosackes und verschiedene Formen des Eiapparates. 1 bis 4 Embryosäcke von Paris quadrifolia, ez Eizelle, s Synergiden, p + p Polkerne in Vereinigung begriffen, 5 Flaschenförmige Eizelle und kleinkernige Synergiden aus dem Embryosacke von Avena sativa, 6 Eiapparat von Pedicularis foliosa, 7 Mikropylenende des Embryosackes von Tulipa Gesneriana mit freien Kernen. Nach Ernst, Tannert und Schmid.

Jedem der beiden Pole wird in der Regel ein Kern zugeteilt. Während der beiden weiteren Teilungsschritte teilen sich die Kerne an den beiden Enden der langgestreckten Zelle gleichzeitig. Wenn im ganzen 8 Kerne, 4 an jedem Ende des Embryosackes, gebildet sind (Fig. 8, 3), folgt dem Vorgange der freien Kernteilung derjenige der simultanen Zellbildung nach. Es entstehen dabei 2 Gruppen von je 3 Zellen. Neben jeder Zellgruppe liegt noch ein freier Kern. Die der Befruchtung vorangehende Entwickelung des Embryosackes erreicht mit dieser Differenzierung ihren Abschluß.

Aus zahlreichen übereinstimmenden Merkmalen (Entwickelung und Differenzierung der Samenanlage, Lage und Verhalten der tetradenbildenden Zellen, Ueber-

einstimmung im Verlauf der Reduktionsteilung) geht sicher hervor, daß wir den Inhalt des Embryosackes der Angiospermen homolog zu setzen haben dem Inhalt der gekeimten Makrospore bei den heterosporen Pteridophyten und dem Embryosacke der Gymnospermen, also einem weiblichen Prothallium mit Archegonien. Die Reduktion in der Geschlechtsgeneration der Angiospermen ist aber so weit vorgeschritten, daß die Ansichten über den phylogenetischen Wert der im Embryosacke enthaltenen Zellen und Kerne verschieden sind. Von den Versuchen, die Bestandteile des Embryosackes der Angiospermen mit denjenigen des Prothalliums der Pteridophyten und des Embryosackes der Gymnospermen zu homologisieren, sei folgendes erwähnt.

An dem der Mikropyle der Samenanlage zugekehrten Teil des Embryosackes ist eine Zelle vorhanden, welche durch ihre besondere Gestalt und ihr späteres Verhalten vor allen anderen Inhaltsbestandteilen auffällt. Bei einer großen Zahl der bis jetzt embryologisch untersuchten Angiospermen sind Größe, Lagerung und Differenzierung dieser Zelle ziemlich konstant. Sie ist meistens halbkugelig oder elliptisch (Fig. 8, 4 bis 6) und vor der Befruchtung nur durch eine zarte Plasmahaut umgrenzt. Die Ausbildung einer Zellulosehaut erfolgt erst nach der Befruchtung. Das Protoplasma ist an ihrem gewölbten Scheitel angehäuft und enthält hier auch den großen Zellkern. Durch Aufnahme eines männlichen Kerns wird diese Zelle später befruchtet und entwickelt sich zum Embryo. Sie funktioniert also als Eizelle und wird gewöhnlich als ein bis auf die Eizelle reduziertes Archegonium aufgefaßt. Mit ihr sind am Mikropylarende des Embryosackes zwei weitere, nackte Zellen vorhanden, die sich von der Eizelle meistens durch geringere Größe und inverse Lagerung des Inhaltes auszeichnen, d. h. Plasma und Kern liegen in diesen Zellen an der Basis, der Saftraum erfüllt deren Scheitel. Diese beiden Zellen sind unter dem Namen Synergiden, Gehilfinnen (Fig. 8, 4 bis 6), bekannt. Sie verdanken diese Bezeichnung der Annahme, daß sie in irgendeiner Weise beim Befruchtungsakt beteiligt seien. Ihr Name hat also keine Beziehung zu ihrer phylogenetischen Deutung. Diese ist sehr verschieden. Da die Synergiden bei einer Anzahl von Angiospermen ausnahmsweise befruchtungsfähig sind und Embryonen liefern, werden sie gewöhnlich als steril gewordene Eizellen gedeutet. Nach einer anderen Auffassung gehören sie mit der Eizelle demselben reduzierten Archegonium an und zwar als dessen Halszellen. Sie sind auch schon als vegetative Prothalliumzellen aufgefaßt worden, welche sich einer bestimmten Funktion, der Zuleitung des Spermakerns zur Eizelle, angepaßt hätten.

Am entgegengesetzten Pole des Embryosackes ist in der Regel ebenfalls eine Dreiergruppe von Zellen vorhanden. Sie werden nach ihrer Lage im Embryosacke als Antipoden, Gegenfüßlerinnen der Eizellgruppe bezeichnet. In den Größenverhältnissen und in der Art der Gruppierung stimmen sie etwa mit der Eizellgruppe überein (Fig. 9, 1). Sehr häufig aber sind ihre Größe und Lagerung, wie die in Fig. 9, 2 bis 7 dargestellten Beispiele zeigen, sehr verschieden. Nicht selten erfolgt um die Kerne dieser Gruppe keine

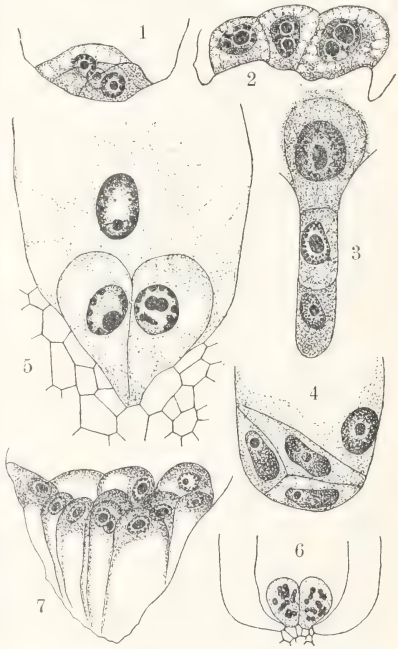


Fig. 9. Verschiedene Formen der Antipoden. 1 Antipodenzellgruppe im Embryosacke von Myosurus minimus, 2 von Ranunculus Lingua, 3 von Actaea Cimicifuga, 4 von Paris quadrifolia, 5 von Aconitum Napellus, 6 vielkernige Antipoden (amitotische Kernteilungen in Antipodenzellen) von Anemone Hepatica, 7 Antipodengruppe aus 11 Zellen (durch Teilung aus 3 Zellen hervorgegangen) von Trautvetteria palmata. Nach Huß und Ernst.

eigentliche Zellbildung und die in einer gemeinschaftlichen Plasmamasse verbleibenden Kerne gehen frühzeitig zugrunde. Diese, offenbar noch jetzt in weiterer Rückbildung begriffene Zellgruppe stellt nach der zurzeit am besten begründeten Auffassung den letzten Rest vegetativen Prothalliumgewebes im Embryosacke der Angiospermen dar.

Für diese Deutung spricht u. a. der Umstand, daß schon innerhalb der Gymnospermen die Reduktion des sterilen Prothalliumgewebes so weit geht, daß nicht mehr die ganze Spore mit demselben ausgefüllt wird. Auch die zahlreichen im Laufe der letzten Jahrzehnte zur Kenntnis gelangten Abweichungen vom gewöhnlichen Bau der Antipoden sind mit dieser Auffassung besser als mit jeder anderen in Einklang zu bringen.

Bei einigen Gräsern, Alismaceen, Sparganiaceen, Araceen, bei Piperaceen, Convolvulaceen, Ranunculaceen und Solanaceen, also bei Vertretern sehr verschiedener Angiospermenreihen, finden wir in späteren Stadien der Embryosackentwickelung nicht die typische Dreizahl der Antipoden, sondern eine größere Zahl, oft bis hundert (Fig. 9, 7). Bei anderen Pflanzen ist den Antipoden nur noch ein geringer Rest ihrer früheren Teilungsfähigkeit geblieben, so daß in ihnen noch Kernteilungen erfolgen (Fig. 9, 6), während die entsprechenden Zellteilungen unterbleiben.

Nach der Bildung von Eiapparat und Antipoden im achtkernigen Embryosacke verbleiben demselben noch 2 freie Kerne. Sie stammen je einer von den beiden Vierergruppen ab, den Polen des Embryosackes, und werden deshalb als Polkerne (oberer und unterer Polkern) bezeichnet. Später jedoch, meistens noch vor der Befruchtung, verschmelzen die beiden Kerne miteinander (Fig. 8, 4). Dadurch wird der Embryosackraum wieder einkernig. Man bezeichnet daher das Vereinigungsprodukt der beiden Polkerne als sekundären Embryosackkern (hier und da findet sich in der Literatur auch die Bezeichnung primärer Endospermkern, weil später von diesem Kern die Endospermbildung ausgeht).

3c) Entwickelung und Differenzierung vierkerniger und sechszehnkerniger Embryosäcke. Bei aller Mannigfaltigkeit in der Form und Gruppierung der Zellen und Kerne ist doch für die Embryosäcke der Angiospermen typisch, daß vor der Zellbildung in drei aufeinanderfolgenden Kernteilungen 8 Kerne in 2 Vierergruppen gebildet werden. Von dieser Regel sind nun in den letzten Jahren eine Anzahl interessanter Ausnahmen bekannt geworden. Einige derselben zeigen, daß die in der gesamten Entwickelung der Gymnospermen und Angiospermen unverkennbare Tendenz zur Reduktion der Geschlechtsgeneration auf das absolut notwendige, vom achtkernigen Embryosacke aus noch zu einer weiteren Reduktionsform, dem vierkernigen Embryosacke, geführt hat. Dieser enthält im befruchtungsfähigen Zustande nur noch die Zellen des Eiapparates und einen Polkern.

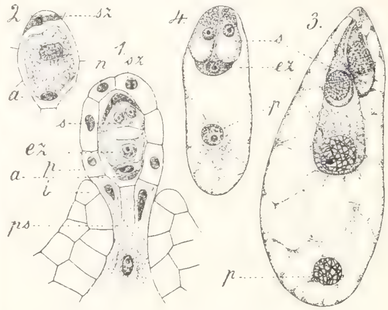


Fig. 10. Beispiele vierkerniger Embryosäcke. 1 Obere Partie der Samenanlage von Mourera fluviatilis (Podostemacee). n Oberer Teil des Nucellus, i Spitze des inneren Integumentes, ps Spitze des Pseudoembryosackes, s Synergiden, ez Eizelle, p oberer Polkern, a Antipodenkern, sz verdrängte Schwesterzelle. 2 Junger Embryosack von Mourera fluviatilis nach der ersten Kernteilung, 3 vierkerniger Embryosack von Cypripedium mit Eiapparat und Polkern, 4 Embryosack von Epilobium angustifolium, Ez Eizelle, s Synergide, p Polkern. Nach Went, Pace und Modilewski.

Diese Reduktion beruht bei parasitischen Balanophoraceen, bei Limnocharis, bei zahlreichen Podostemaceen (Fig. 10, 1 u. 2) darauf, daß nach der ersten Teilung des primären Embryosackkernes eine Degeneration des dem Antipodenende zugeteilten Kernes (a) und damit Beschränkung der beiden weiteren Teilungsschritte auf das zukünftige Eiende stattfindet. Hier werden dann um drei der vier Kerne die Zellen des Eiapparates (ez und s) gebildet, während der vierte Kern sich in der Folge als alleiniger Polkern (p) verhält. In anderen Fällen, bei Cypripediumarten (Fig. 10, 3), bei Oenothera und einigen anderen Vertretern der Onagraceen (Fig. 10, 4) ist einer der 3 Kernteilungsschritte ganz ausgefallen.

Handelt es sich also in diesen Fällen um eine weitere Reduktion in der Ausbildung der Geschlechtsgeneration, so finden wir in einer anderen Gruppe von Ausnahmefällen, das umgekehrte Verhalten. Es werden vor Eintritt der Zellbildung nicht nur 8, sondern 16 Kerne gebildet. Die Deutung dieser sechzehnkernigen Embryosäcke wird allerdings dadurch erschwert, daß Lagerung

und späteres Schicksal der Kerne in den einzelnen Fällen verschieden sind.

Bei Vertretern der Penaeaceen, bei einzelnen Euphorbiaarten (Fig. 11, 3, 4a u. 4b) handelt es sich um die Bildung von 4 Kerntetraden, aus denen Gruppen zu je 3 Zellen und einem freien Kern hervorgehen. Bei Gunneraarten (Fig. 11, 5, 6a u. 6b) entsteht ein scheitelständiger Komplex von 4 Kernen, aus welchen später der Eiapparat und der obere Polkern hervorgehen, während eine basale Gruppe von 12 Kernen 6 Antipoden und 6 freie Kerne liefert. Bei den Peperomiaarten (Fig. 11, 1 u. 2), bei denen ebenfalls durch einen 4. Teilungsschritt 16 Kerne erzeugt werden, ist deren Verteilung im Embryosackraum und die Anzahl der nachher entstehenden Zellen bei den einzelnen Arten verschieden. In allen Beispielen sechzehnkerniger Embryosäcke vereinigen sich die sämtlichen freibleibenden Kerne, entsprechend dem Verhalten der Polkerne im achtkernigen Embryosacke, zu einem großen Kern, dem sekundären Embryosackkern. Bei Peperomia pellucida (Fig. 11, 2) kommt es dabei, da vorher nur 2 Zellen gebildet worden sind, zur Vereinigung von nicht weniger als 14 Kernen.

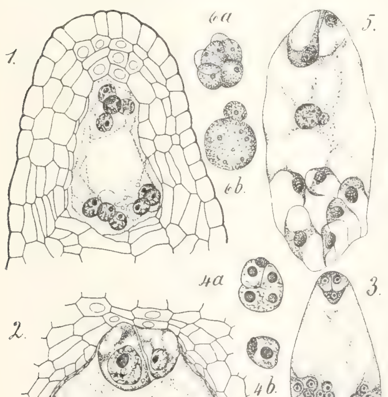


Fig. 11. Sechzehnkernige Embryosäcke. 1 Nucellusscheitel mit sechszehnkernigem Embryosack von Peperomia hispidula, 2 Embryosack von Peperomia hispidula nach erfolgter Zellbildung, 3 Embryosack von Euphorbia procera, 4a vier Polkerne mit Spermakern, 4b Eikern mit Spermakern, 5 Embryosack von Gunnera macrophylla, 6a Verschmelzung der sechs vom Antipodenende stammenden freien Kerne, 6b Verschmelzung jenes Vereinigungsproduktes mit dem oberen Polkern. Nach Johnson, Modilewski und Ernst.

4. Bestäubung. Keimung der Pollenkörner und Pollenschlauchwachstum in Griffel und Fruchtknoten. Während im Embryosacke Eiapparat, Antipoden und Polkerne entstehen, findet bei den meisten Angiospermen die Bestäubung, d. h. die Uebertragung der Pollenkörner aus den geöffneten Pollensäcken auf die Narbe statt. Dabei ist Fremdbestäubung (vgl. den Artikel „Bestäubung“) Regel, doch fehlt es auch nicht an Formen, deren Blüten auf Selbstbestäubung angewiesen sind.

Da ein direkter Zutritt der Pollenkörner zu den im Fruchtknoten eingeschlossenen Samenanlagen, im Gegensatz zu den Gymnospermen, ausgeschlossen ist, erfolgt ihre Keimung auf der mit einer klebrigen Flüssigkeit oder langen Papillen bedeckten Narbe (Fig. 12, 1). Die Keimung selbst besteht in

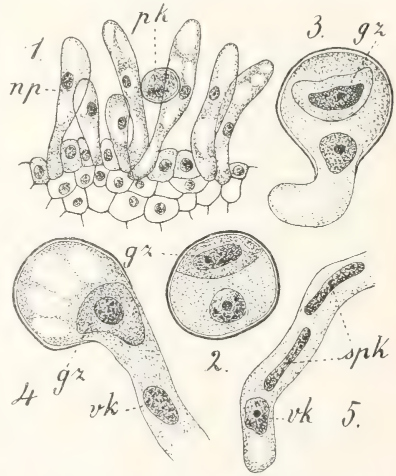


Fig. 12. Pollenkeimung bei Tulipa Gesneriana. 1 Narbenpapillen np gegen Ende der Bestäubungszeit, pk Pollenkorn, 2 reifes Pollenkorn mit generativer Zelle gz, 3 beginnende Schlauchbildung, gz generative Zelle, 4 Auswandern des Kerns der Schlauchzelle (vk) und der generativen Zelle (gz) in den Pollenschlauch, 5 Spitze eines älteren Pollenschlauches. vk vegetativer Kern, spk Spermakerne. Nach Ernst.

der Bildung einer zylindrischen Verlängerung der vegetativen Pollenkornzelle (Schlauchzelle). Die Entstehung dieses Pollenschlauches (Fig. 12, 3 bis 5) ist von bestimmten äußeren und inneren Bedingungen abhängig. Damit sie erfolgen kann, ist Wasseraufnahme aus der Atmosphäre oder durch osmotische rozesse aus den Narbenzellen

notwendig. Der schwellende Inhalt des Pollenkorns tritt, umgeben von der inneren Membranschicht, der Intine, durch eine vorgebildete Austrittstelle oder nach teilweiser Sprengung oder Auflösung der Exine aus dem Pollenkorn aus (Fig. 12, 3). Während der Verlängerung des Schlauches wandert allmählich der Inhalt des Pollenkorns in denselben über (Fig. 12, 4). Der wachsende Schlauchteil ist dicht mit Zytoplasma gefüllt, in den älteren Partien dagegen bildet das Plasma einen dünnen Wandbelag. Vegetativer Kern und generative Zelle werden in geringem Abstand hinter dem Scheitel im Plasma mitgeführt.

Die Pollenschläuche der Angiospermen werden verschieden lang, haben sie doch, um die befruchtenden Kerne zu den Eizellen zu führen, sehr verschieden weite Wege zu durchwachsen. Während dieses Wachstums, das sich je nach der Griffel- und Fruchtknotenlänge über wenige Millimeter bis zu 2 Dezimeter erstreckt, erfolgt keine, der Vergrößerung entsprechende Inhaltsvermehrung des Schlauches. Plasma und Kerne finden sich immer nur in den jüngsten Partien vor, die hinteren, älteren Partien des Schlauches werden entleert und von Strecke zu Strecke durch Pfropfen aus Membransubstanz abgetrennt.

Das Wachstum der Pollenschläuche findet stets in bestimmter Richtung statt. Sie wachsen zunächst zwischen den Papillen der Narbenoberfläche hin, dringen zwischen denselben durch in das Leitgewebe des Griffels und wachsen in demselben hinunter bis zum Fruchtknoten und von dessen Placenten zu den Samenanlagen. Allem Anschein nach handelt es sich dabei um eine Beeinflussung der Wachstumsrichtung durch chemische Reize (vgl. den Artikel „Reizerscheinungen der Pflanzen" unter „Tropismen"). Die Pollenschläuche wachsen in derjenigen Richtung, in welcher ihnen die meisten Nährstoffe zur Verfügung stehen. Während des Wachstums in Narbe und Griffel können die Pollenschläuche ihren Weg direkt durch die Gewebe dieser Teile nehmen, indem sie die ihrem Wachstum entgegenstehenden Membranen auflösen und sich auf Kosten der durchwachsenen Zellen ernähren. In anderen Fällen ist ein Griffelkanal vorhanden, dessen Hautgewebe Leitung und Ernährung der Pollenschläuche besorgt. Er setzt sich aus plasma- und reservestoffreichen Zellen zusammen, die häufig papillenartig in den Hohlraum vorgewölbt sind. In der Fruchtknotenhöhle wachsen die Pollenschläuche von diesem Leitungsgewebe auf die Placenten über und von diesen auf die Samenanlagen, in welchen sie auf verschiedenem Wege zur Eizelle des Embryosackes gelangen (Fig. 13, 1 bis 3).

Wohl bei der Mehrzahl der Angiospermen sind die Samenanlagen in der Fruchtknotenhöhle derart orientiert, daß der Abstand zwischen dem Leitungsgewebe der Pollenschläuche und dem Mikropyleneingang (m) der Samenanlage möglichst gering ist. Der

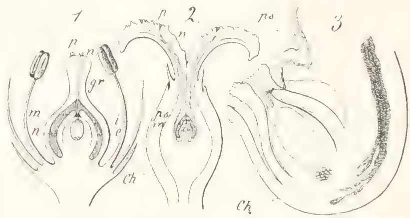


Fig.13. Wachstum des Pollenschlauches. 1 Schema einer Angiospermenblüte, zugleich Beispiel für Porogamie, 2 Längsschnitt durch den Fruchtknoten von Juglans Regia (Walnußbaum) zur Darstellung der Chalazogamie, 3 Samenanlage von Ulmus pedunculata, der Pollenschlauch dringt durch die beiden Integumente in der Richtung gegen den Nucellusscheitel vor. p Pollenkorn, ps Pollenschlauch, n Narbe, gr Griffel, m Mikropyle der Samenanlage, i Integument, n Nucellus, ch Chalaza, e Embryosack. Nach Sachs, Karsten und Nawaschin.

Pollenschlauch wächst vom Leitungsgewebe durch den mit Flüssigkeit oder Luft erfüllten Raum zur Mikropyle hinüber und zwängt sich durch den meist sehr engen Kanal, der durch einen einzigen Pollenschlauch in der Regel ausgefüllt wird, gegen den Scheitel des Nucellus (n) hinunter. Die auf diese Art eingeleitete Befruchtung nennt man Porogamie. Sie ist der Ausdruck einer vollkommenen Anpassung und weist dem Pollenschlauch den kürzesten Weg zur Eizelle. Bei dieser letzten Phase des Pollenschlauchwachstums durch die Mikropyle zum Nucellusscheitel handelt es sich offenbar, wie beim Wachstum im Griffel, wieder um Beeinflussung der Wachstumsrichtung durch chemische Reize. Diese gehen wahrscheinlich vom Eiapparat aus.

In den Fällen der Aporogamie fehlt den Samenanlagen entweder eine Mikropyle oder sie wird von dem befruchtenden Schlauche nicht benutzt. Ein besonders häufiger Spezialfall der Aporogamie ist die Chalazogamie. Sie verdankt ihre Bezeichnung dem Umstande, daß der Pollenschlauch von der Nucellusbasis (Nabelfleck oder Chalaza) aus gegen den Embryosack vorwächst (Fig. 13, 2). Chalazogamie ist zuerst bei Casuarina, später bei verschiedenen Betulaceen, Fagaceen, Juglandaceen, Urticaceen usw. festgestellt worden. Auch

bei Ulmaceen wird sie zusammen mit einem weiteren, absonderlichen Verhalten beobachtet. Neben Pollenschläuchen, welche von der Chalaza her den Weg zum Embryosacke suchen, dringen andere vom Leitungsgewebe der Placenta direkt durch das Integument und den Nucellus gegen den Scheitel des Embryosackes vor (Fig. 13, 3), ein Weg, der gegenüber der Chalazogamie wiederum eine Wegverkürzung bedeutet.

Nach der Entdeckung der ersten Fälle von Chalazogamie hat man diese Art der Befruchtung dem gewöhnlichen Verhalten, der Porogamie, als die ursprünglichere Art der Befruchtung gegenübergestellt. Durch neuere Untersuchungen ist aber gezeigt worden, daß an den Samenanlagen einzelner chalazogamer Pflanzen eine, an älteren Stadien freilich fast immer verwachsene Mikropyle vorhanden ist. Daraus geht wohl hervor, daß Chalazogamie zum mindesten nicht bei allen ihren Vertretern eine ursprüngliche, sondern in einzelnen Fällen sicher eine sekundäre Erscheinung ist.

Die Zeit, die zwischen Bestäubung und Befruchtung verfließt, ist außerordentlich verschieden. Sie ist natürlich abhängig von der Länge des vom Pollenschlauch zurückzulegenden Weges, sowie von seiner Wachstumsgeschwindigkeit, die ihrerseits stark der Beinflussung durch äußere Verhältnisse unterworfen ist. Für Crocus sativus z. B. wird angegeben, daß die Befruchtung, bei einer Griffellänge von 6 bis 10 cm, 1 bis 3 Tage nach der Bestäubung erfolgt, während bei Arum, trotzdem die Griffellänge nur 2 bis 3 mm beträgt, die beiden Vorgänge 5 Tage auseinander liegen sollen. In anderen Fällen handelt es sich um bedeutend längere Zeiten. Bei verschiedenen Orchideen verfließen zwischen Bestäubung und Befruchtung 10 Tage bis mehrere Monate. Bei den Buchen liegen Bestäubung und Befruchtung ca. 3 Wochen auseinander, bei der Birke 1 Monat, bei der Erle 3 Monate, bei der Haselnuß 4 Monate, bei Eichenarten gegen 1 Jahr oder noch mehr. Solch lange Zeitdauern sind namentlich bei denjenigen Pflanzen festgestellt worden, in deren Fruchtknoten zur Zeit der Bestäubung Samenanlagen noch gar nicht oder erst in Form winzig kleiner, undifferenzierter Höcker vorhanden sind und deren Samenentwickelung auch nach erfolgter Bestäubung sehr langsam vonstatten geht. Offenbar handelt es sich bei diesen Pflanzen aber nicht um ein stetes, langsames Pollenschlauchwachstum, sondern um eine oder mehrere von Ruhezeiten unterbrochene Entwickelungsperioden des Schlauches, also um ähnliche Verhältnisse, wie sie auch bei den Gymnospermen bekannt geworden sind. Es kommt also bei einzelnen Angiospermen, ähnlich wie bei der Mehrzahl der Gymnospermen, dem Pollenschlauch nicht nur eine außerordentlich verlängerte Lebensdauer, sondern auch ein gewisser Grad der Selbständigkeit zu. Dies ist von um so größerem Interesse, als ja die morphologische Differenzierung kaum noch erkennen läßt, daß der Pollenschlauch mit seinem Inhalt aus einer ursprünglich völlig selbständigen Geschlechtsgeneration hervorgegangen ist.

5. Befruchtung. Im Nucellusgewebe verlangsamt sich das Wachstum des Pollenschlauches. Sein Scheitel nimmt eine unregelmäßige, bald keulen- oder blasenförmige Gestalt an (Fig. 14, 1) und der größte Teil seines Inhaltes, vornehmlich das Schlauchplasma, der Kern der Schlauchzelle sowie die beiden Spermakerne, die durch Teilung aus dem Kern der generativen Zelle hervorgegangen sind, sammelt sich in der Endanschwellung an.

Die Kernteilung in der generativen Zelle liegt zeitlich sehr verschieden. Bei einzelnen Liliaceen, bei Gramineen (Fig. 4, 3), Compositen (Fig. 4, 4), Polygalaceen usw. findet sie schon vor Beginn der Schlauchbildung statt, bei der Mehrzahl der Angiospermen allerdings erst, nachdem die generative Zelle oder deren nackter Kern in den Pollenschlauch eingewandert ist. Mit dieser Teilung gelangt der gesamte Entwickelungsgang des männlichen Prothalliums zum Abschluß. Im Vergleich zu den Gymnospermen ist also sowohl das völlige Fehlen der vegetativen Prothalliumzellen, der Stielzelle, sowie das Fehlen einer festen Membran um die generative Zelle (Spermatozoidmutterzelle) zu verzeichnen und schließlich treten auch bei der Mehrzahl der Angiospermen nicht mehr Spermazellen, sondern nackte Spermakerne auf (Fig. 12, 5). Die Rückbildung des männlichen Prothalliums ist also bei den Angiospermen noch weiter vorgeschritten als diejenige des weiblichen Prothalliums. Sie hat überhaupt den höchst möglichen Grad erreicht; nur noch die unumgänglich notwendigen Teile sind erhalten geblieben.

Die Spermakerne sind von sehr verschiedener Gestalt und Größe. Vielfach sind sie klein, fast kugelig oder elliptisch, kommaförmig gekrümmt, aus dicht gedrängter, chromatischer Substanz zusammengesetzt. Große Spermakerne, wie sie bei Liliaceen (Fig. 12, 5 und Fig. 14, 4 bis 7) und Compositen (Fig. 4, 4) vorkommen, sind entsprechend dem geringen Durchmesser des Pollenschlauches langgestreckt. Sie werden, wie auch der vegetative Kern, durch die Plasmaströmung immer in einiger Entfernung hinter der Schlauchspitze mitgeführt. Bei der Aufstauung des Schlauchinhalts verkürzen sie sich und nehmen häufig, ent-

sprechend den kleineren Spermakernen anderer Pflanzen, ebenfalls eine kugelige oder elliptische Form an. Durch Platzen oder Auflösung der vordersten Membranpartie des Pollenschlauches wird ein Teil seines Inhaltes mit den Kernen in den Embryosack, an der Basis der Eizelle oder in eine der beiden Synergiden hinein, entleert. Plasmareste, hier und da auch der

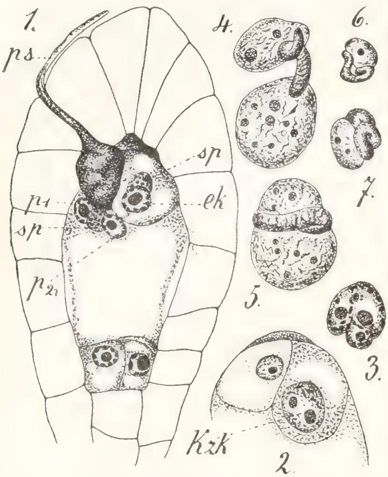


Fig. 14. Befruchtungsstadien im achtkernigen Embryosacke. 1 Embryosack von Rafflesia Patma zur Zeit der Befruchtung. ps Pollenschlauch, ek Eikern, sp Spermakern, p_1 und p_2 Polkerne. 2 Kern der Keimzelle (Kzk) mit 2 Nukleolen (Anzeichen der vorausgegangenen Kernverschmelzung), 3 Vereinigung der beiden Polkerne mit einem Spermakern bei Rafflesia Patma, 4 bis 5 Verschmelzungsstadien der beiden Polkerne mit einem Spermakern, 6 bis 7 Vereinigung von Eikern und Spermakern im Embryosacke von Lilium Martagon. Nach Ernst, Schmid und Guignard.

vegetative Kern, bleiben im Schlauche zurück und sind darin häufig noch in fortgeschrittenen Stadien der Samenentwickelung nachweisbar. Von den beiden befruchtungsfähigen Kernen des entleerten Pollenschlauches wandert der eine in die Eizelle ein, zum Eikern; der andere wird zu den nebeneinanderliegenden Polkernen oder ihrem Verschmelzungsprodukt getragen (Fig. 14, 1). Die Kernvereinigung im Embryosacke der Angiospermen ist also eine doppelte und man spricht daher auch vielfach von der Doppelbefruchtung der Angiospermen.

Als dieser Vorgang von Nawaschin und Guignard entdeckt wurde, sprachen beide Forscher, jedenfalls unter dem Eindrucke stehend, den die kurz vorher bekannt gewordene Entdeckung der Spermatozoiden bei Ginkgo und Zamia auf sie gemacht hatte, die Vermutung aus, daß den befruchtenden Kernen der Angiospermen die Fähigkeit zur Gestaltsveränderung und Eigenbewegung zukommen möchte. Hierzu mochte weiter veranlassen, daß die Spermakerne der von ihnen untersuchten Pflanzen, Lilium Martagon (Fig. 14, 4 bis 7) und Fritillaria tenella in ihrer Gestalt auffallend an den Körper der Spermatozoiden der Moose und Gefäßkryptogamen erinnern. Später sind aber bei einer großen Zahl von anderen Angiospermen an Stelle der langgestreckt wurmförmigen Spermakerne kurze, kugelige oder ovale Kerne gefunden worden (Fig. 14, 1 u. 3).

Gegen die Annahme selbständiger Bewegungen der Spermakerne sprechen außer der abweichenden Gestalt derselben auch direkte Beobachtungen an lebenden Samenanlagen. Als besonders geeignet haben sich zu diesem Studium die kleinen, fast völlig durchsichtigen Samenanlagen der Fichtenspargel (Monotropa) erwiesen. Strasburger und Shibata haben an diesem Objekt den ganzen Verlauf der Befruchtung und während desselben auch die passive Beförderung der Spermakerne an ihren Bestimmungsort beobachtet. Bei Monotropa besorgt der breite Zytoplasmastrang, der wie bei zahlreichen anderen Angiospermen den Eiapparat mit dem sekundären Embryosackkern verbindet, die Fortleitung des zweiten Spermakernes.

Nach der Aufnahme eines Spermakerns umgibt sich die Eizelle mit einer Membran und erzeugt später den Embryo. Die Vereinigung der Polkerne oder ihres Verschmelzungsproduktes mit dem zweiten Spermakern leitet die Entstehung des Endosperms, eines Nährgewebes, ein.

Bevor wir auf diese beiden Entwickelungsvorgänge eintreten, sei noch ausgeführt, welche Bedeutung der Doppelbefruchtung der Angiospermen für unsere Kenntnisse vom Wesen der Befruchtungserscheinungen überhaupt zukommt. Die Bedeutung des Befruchtungsaktes wird allgemein gefunden im Ausgleich individueller Abweichungen und in der Uebertragung der vereinigten Artcharaktere der Erzeuger auf die Nachkommen. Als Träger dieser Merkmale werden die Zellkerne und zwar speziell deren chromatische Substanz aufgefaßt. In diesem Sinne wird auch die Befruchtung der Eizelle, resp. die Verschmelzung des Eikerns mit dem einen der beiden in den Embryosack eingedrungenen männlichen Kerne aufzufassen sein. Dagegen ist leicht einzusehen, daß die Bedeutung des Verschmelzungsprozesses der beiden Polkerne oder des sekundären Embryosackkerns mit dem zweiten Spermakern, der Anlaß gibt zur Bildung eines vergänglichen, Reserve-

stoffe speichernden Gewebes, nicht auf dem Gebiete der Vererbung zu suchen sein wird.

In den eigentlichen Befruchtungsakt, den wir mit Strasburger als generative Befruchtung benennen können, greifen noch andere Vorgänge ein, welche die Weiterentwickelung des Befruchtungsproduktes, der Zygote, auslösen. Strasburger bezeichnete diese Begleiterscheinungen der generativen Befruchtung, also die Anregung zur weiteren Entwickelung, als vegetative Befruchtung. Diese letztere und nicht die Uebertragung der Artmerkmale des väterlichen Organismus auf die zu bildenden Endospermzellen ist nun jedenfalls der Hauptzweck der Endospermbefruchtung. Ihr Nutzen liegt in der durch Energieassoziation bewirkten rascheren Teilungstätigkeit des primären Endospermkernes, der ja auch in der Tat häufig mehr als 100 Kerne liefert, bevor eine einzige Teilung der Eizelle erfolgt ist Da nun aber bei der Endospermbefruchtung der Spermakern nicht einfach aufgelöst wird, um den verschmelzenden Polkernen als Nahrung zu dienen, sondern als lebendige Einheit mit ihnen in Verbindung tritt, können in dem Verschmelzungsprodukt auch die Erbeinheiten des Spermakerns zur Geltung gelangen. Ein schönes Beispiel hierfür bieten die Endospermbastarde des Mais (vgl. im Artikel „Bastardierung“ unter „Xenien“, Bd. I, S. 872).

6. Embryobildung. Die befruchtete Eizelle, die Keimzelle (Fig. 14, 2), ist behäutet. In ihrem Plasma führt sie den Keimkern (Zygotenkern) ferner Chromatophoren in verschiedener Zahl und Differenzierung. Gewöhnlich sind in Plasma und Zellsaft der embryobildenden Zelle auch Reservestoffe gespeichert, doch selten in größerer Menge. Das Eintreten der ersten Teilung der Keimzelle ist zeitlich verschieden, d. h. sie erfolgt unmittelbar nach der Befruchtung oder erst nach einer kürzeren oder längeren Ruheperiode. In den meisten Fällen geht der Embryoentwickelung die Endospermbildung voraus. Die Embryoentwickelung selbst wird eingeleitet durch Verlängerung und Querteilung der Keimzelle. Durch ein oder mehrere Teilungsschritte entsteht zunächst der Proembryo, dessen Zellen durch weitere Teilungen teils den eigentlichen Embryo, teils einen Embryoträger (Suspensor) bilden, welcher später die Ernährung des Keimlings vermittelt und ihn infolge seiner starken Streckung in das Nährgewebe hinunterschiebt.

Der Embryo des reifen Samens besteht in der Regel aus einer Hauptwurzelanlage (Radicula), der Anlage des über den Keimblättern zur Entwickelung kommenden Sprosses (Plumula) und den Keimblättern (Kotyledonen). Diese treten bei der großen Mehrzahl der Dikotyledonen in Zweizahl auf, die Monokotyle-

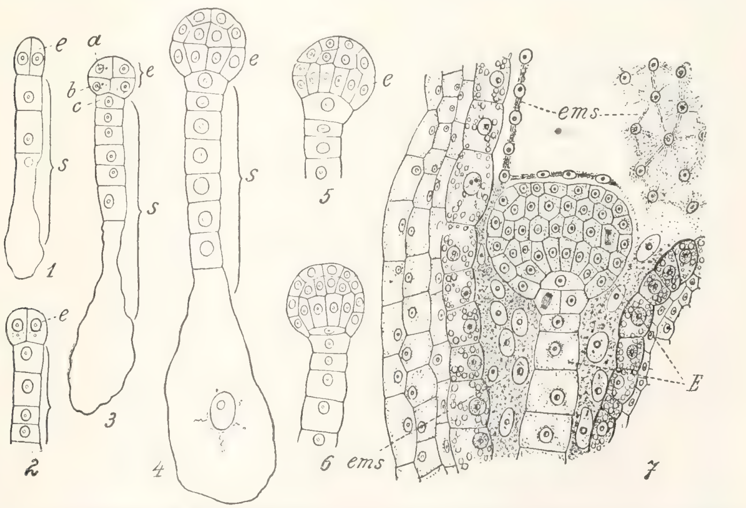


Fig. 15. Entwickelung des Embryos von Capsella bursa pastoris. In allen Stadien bedeutet: s den Embryoträger, e und E die Embryoanlage. In 3 bezeichnen a und b die Zellen, aus denen Kotyledonen und Plumula hervorgehen, c die Zelle, welche später die Radicula liefert, in 7 ems den Inhalt des Embryosackes. Nach Coulter und Chamberlain.

donen besitzen nur ein Keimblatt. Ausnahmen von dieser Regel sind nicht allzu selten.

Mehr als 2 Kotyledonen finden sich bei manchen Proteaceen; Dikotyledonen mit nur einem Keimblatt (Verkümmerung des einen Keimblattes oder Verwachsung von 2 Keimblättern) sind bei Arten der Gattungen Corydalis, Ranunculus, Eranthis, Cyclamen, Pinguicula usw. bekannt geworden. Einzelne Teile der Embryonen können auch auf einem wenig entwickelten Stadium stehen bleiben oder ganz fehlen. Bei einigen Familien (Rafflesiaceen, Balanophoraceen, Orobanchaceen, Orchidaceen, Burmanniaceen usw.) treten auch völlig ungegliederte und aus wenigen Zellen bestehende Embryonen auf.

Im einzelnen sind bei den beiden Hauptgruppen der Angiospermen, bei Dikotyledonen und Monokotyledonen, Entwickelung und Bau der Embryonen verschieden.

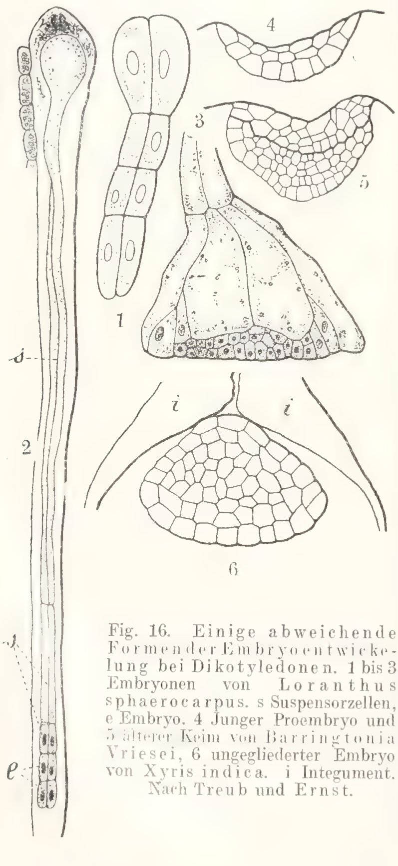


Fig. 16. Einige abweichende Formen der Embryoentwickelung bei Dikotyledonen. 1 bis 3 Embryonen von Loranthus sphaerocarpus. s Suspensorzellen, e Embryo. 4 Junger Proembryo und 5 älterer Keim von Barringtonia Vriesei, 6 ungegliederter Embryo von Xyris indica. i Integument. Nach Treub und Ernst.

Als Typus für Entwickelung und Differenzierung des Embryos der Dikotyledonen sei auf die Crucifere Capsella bursa pastoris verwiesen (Fig. 15). Die Entwickelung des Embryos setzt hier schon ganz kurze Zeit nach der Befruchtung ein. Durch die ersten Teilungen der Keimzelle entsteht ein mehrzelliger, gestreckter Zellfaden mit halbkugeliger, später fast kugeliger Endzelle. Sie teilt sich später zunächst in Oktanten (Fig. 15, 1 bis 3) und aus diesen entsteht durch weitere Teilungen ein kleiner, kugeliger Zellkörper mit Außen- und Innenzellen (Fig. 15, 4 bis 6). Aus der Vorderhälfte desselben gehen später durch weitere Teilungen, Wachstum und äußere Differenzierung die Keimblätter und die Plumula hervor, die beiden hinteren Viertel dagegen liefern Achse und Wurzelanlage (Fig. 15, 7). Von den Zellen des Embryoträgers teilt sich gewöhnlich nur die vorderste (c) noch weiter und beteiligt sich mit ihren Teilungsprodukten am Aufbau der Wurzelanlage. In den Hauptzügen stimmt der Entwickelungsgang der Embryonen einer großen Anzahl von Angiospermen mit Capsella überein. Infolge verschieden starker Entwickelung der einzelnen Teile des Embryos, insbesondere des Suspensors, kommt es aber häufig schon während der Entwickelung zu einer außerordentlichen Mannigfaltigkeit der Formen. Von größeren Abweichungen im Entwickelungsgange und in der morphologischen Differenzierung der Embryonen seien im nachfolgenden nur einige der auffallendsten Beispiele erwähnt.

Bei einzelnen Dikotyledonen findet die erste Teilung der befruchteten Eizelle nicht quer, sondern in der Längsrichtung statt. Bei Loranthusarten z. B. (Fig. 16, 1 bis 3) folgen einer ersten Längsteilung mehrere Querteilungen der beiden Längshälften nach, so daß der Proembryo aus einer doppelten Zellreihe besteht. Die basalen Zellen beider Reihen verlängern sich zu einem schlauchartig gestreckten Suspensor, welcher die beiden scheitelständigen Zellen und die aus diesen hervorgehende Embryoanlage an den Grund des Embryosackes hinunterschieben, wo sie sich während ihrer weiteren Entwickelung infolge der Berührung mit der Embryosackbasis scheibenförmig abplattet (Fig. 16, 3). Bei Barringtonia (Fig. 16, 4 u. 5), Eriocaulon, Xyris (Fig. 16, 6) u. a. bildet sich der Embryo in Form eines dem oberen Ende des Embryosackes mit breiter Basis anliegenden, fast schalenförmigen Körpers aus. Im übrigen mögen für den Formenreichtum der Dikotyledonenkeime noch einige Beispiele aus der einen Familie der Leguminosen zeugen (Fig. 17). Bei einzelnen Vertretern dieser Familie bleibt die Differenzierung in Embryoträger und Embryo aus oder ist undeutlich (Fig. 17, 1 u. 2). Bei anderen Formen ist bald der Suspensor, bald der Embryokörper stärker entwickelt. Die große Mannigfaltigkeit der Formen beruht aber vor allem auf der verschiedenen Ausbildung des Suspensors.

Er besteht bald aus wenigen, aber großen, ein-, zwei- oder vielkernigen Zellen (Fig. 17, 3, 4, 6, bald aus einem traubenartigen Zellkörper dicht

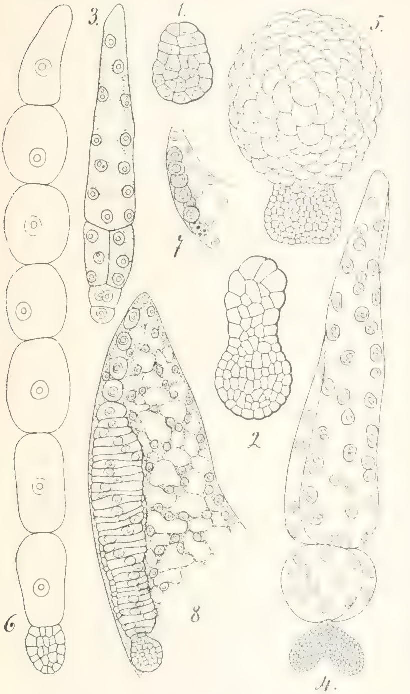


Fig. 17. Verschiedene Embryoformen aus der Familie der Leguminosen. 1 Embryo von Caesalpinia mimosoides, 2 von Cercis siliquastrum, 3 Proembryo von Orobus angustifolius, 4 Embryo von Orobus angustifolius, 5 von Cytisus Laburnum, 6 Keim von Ononis fruticosa, 7 von Lupinus polyphyllus, 8 oberer Teil des Embryosackes mit Embryo von Lupinus pilosus. Nach Guignard.

gedrängter, nach außen gerundeter Zellen (Fig. 17, 5), oder aus einer längeren Reihe palissadenähnlich dicht zusammenschließender, (Fig. 17, 8) oder auch fast völlig getrennter, kugeliger Zellen Fig. 17, 7).

Die Embryoentwickelung der Monokotyledonen unterscheidet sich von derjenigen der Dikotyledonen in der Hauptsache dadurch, daß die Endzelle des Proembryos nur das eine Keimblatt liefert, während Sproßanlage und Wurzel aus den darunterliegenden Zellen ihren Ursprung nehmen. Am eingehendsten untersucht und dargestellt ist unter den Monokotyledonen die Entwickelungsgeschichte des Embryos von Alisma Plantago aquatica und von Sagittaria variabilis. Fig. 18 gibt einzelne Hauptstadien aus dem Entwickelungsgang der letzteren Pflanze wieder. Durch 2 Querteilungen der Keimzelle entsteht zunächst ein dreizelliger Proembryo, dessen Zellen am weiteren Entwickelungsgange ganz verschieden beteiligt sind. Die basale Zelle (a) teilt sich nicht mehr, sondern wird zum einzelligen, später stark blasig aufgetriebenen und großkernigen Embryoträger. Aus der scheitelständigen Endzelle (c) geht das Keimblatt hervor, während die mittlere Zelle (b) durch ihre weiteren Teilungen alle übrigen Organe des Embryos liefert. Aehnlich wie bei Sagittaria und Alisma spielt sich die Embryoentwickelung bei den meisten wasserbewohnenden Monokotyledonen ab. Bei den landbewohnenden Formen findet man zum Teil verschiedene Entwickelungsvorgänge, so daß man etwa neben dem erwähnten Alisma- oder Sagittariatypus auch noch einen Araceen-, Liliaceen- und Orchideentypus unterscheidet.

Außer aus den befruchteten Eizellen gehen bei einer Anzahl von Angiospermen Embryonen, bald nur gelegentlich, bald ausschließlich aus anderen Zellen hervor. Meistens kommt es in diesen Fällen abweichender Embryobildung zur Zwei- oder Vielkeimigkeit (Polyembryonie). So ist bei einzelnen Pflanzen, Iris sibirica, Lilium Martagon, bei Mimosa, Najas, Vincetoxicum usw. außer der Bildung eines normalen Eiembryos auch Embryoentwickelung aus Synergiden beobachtet worden. Bei Allium odorum gehen ferner aus Antipodenzellen Embryonen hervor. Auch von Nucellus- oder Integumentzellen, die nach der Befruchtung in den Embryosack hineinwachsen, kann die Keimbildung ausgehen. Bei Citrus, Funkia, Coelebogyne, Alchemilla, Bombax usw. entstehen so zahlreiche Embryoanlagen, die vielfach unter Verdrängung des normalen, eibürtigen Embryos, zu entwickelungsfähigen Keimen werden. Erwähnt sei schließlich noch die Embryobildung ohne vorausgehende Befruchtung (Apogamie oder Apomixis). Ein spezieller und nach den Ergebnissen neuerer Untersuchungen in ungeahnt großer Zahl vorkommender Fall der Apomixis ist die Embryobildung aus der unbefruchteten Eizelle, die Parthenogenesis (vgl. den nachfolgenden Artikel „Parthenogenesis und Apogamie“).

7. Endospermbildung. Der Verlauf der Endospermbildung ist abhängig von der Größe des Embryosackes zur Zeit der Be-

fruchtung und der Raschheit seines späteren Wachstums. In großen und rasch wachsenden Embryosäcken erfolgt die Endospermbildung in der Regel durch sogenannte Vielzellbildung wird der Wandbelag des Embryosackes in eine erste Schicht von Endospermzellen umgewandelt. Im weiteren Verlauf der Endospermbildung findet Zell-

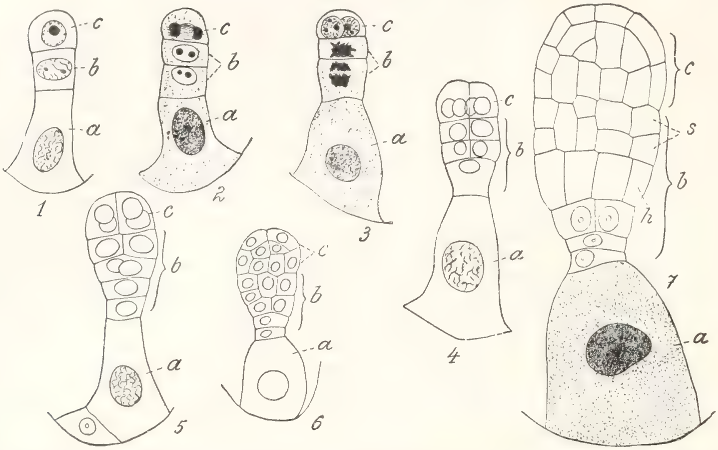


Fig. 18. Entwickelung des Embryos von Sagittaria variabilis. Die aus den 3 Zellen des Proembryo (1a, b, c) hervorgehenden Teile sind mit den entsprechenden Buchstaben bezeichnet. In 7 bedeutet h Anlage des Hypokotyls, c Anlage des einen Keimblattes, s Anlage des Sprosses (Stengels). Nach Schaffner.

freie Kernteilung und nachfolgende Vielzellbildung. Der sekundäre Embryosackkern teilt sich in 2 Tochterkerne, ohne daß dieser Teilung eine Zerteilung des Plasmas und des Zellraumes nachfolgen würde. Die beiden Kerne teilen sich wieder und durch rasch aufeinanderfolgende Teilungsschritte entstehen 4 (Fig. 19, 1), 8, 16, 32 usw. Kerne. Da die Teilung aller im Embryosack vorhandenen Kerne gleichzeitig stattfindet, oder der Teilungsverlauf von der einen Seite des Embryosackes gegen die andere fortschreitet, bieten solche Embryosäcke günstige Objekte für das Studium der Kernteilungsvorgänge.

Der Vorgang der freien Kernteilung wird solange fortgesetzt, bis die Distanz zwischen den ziemlich gleichmäßig im Plasma verteilten Kernen etwa dem Durchmesser einer gewöhnlichen Zelle gleichkommt (Fig. 15, 7). Durch simultane Bildung von Teilungswänden zwischen den Kernen wird dann das Plasma des Embryosackwandbelages in ungefähr soviele Portionen geteilt, als Kerne vorhanden sind. Dabei kann es allerdings vorkommen, daß gelegentlich 2 und mehr Kerne in dieselbe Kammer hinein geraten (Fig. 19, 3) und dann später zur Herstellung der Einkernigkeit miteinander verschmelzen. Durch diese teilung nach dem gewöhnlichen Schema statt. Die Zellen der ersten Schicht teilen sich dabei zunächst durch Wände parallel zur Oberfläche des Embryosackes. Aus der einen Zellschicht entstehen deren zwei und durch stetig fortschreitende Teilungen wird nach und nach der Embryosackraum ganz oder doch größtenteils mit Gewebe ausgefüllt.

In kleinen Embryosäcken wird bei der Endospermentwickelung der Vorgang der freien Kernteilung etwa ausgeschaltet. Der Teilung des sekundären Embryosackkernes folgt sofort eine Zellteilung nach. Der Embryosack wird dabei in zwei mehr oder weniger gleichgroße Zellen geteilt, die durch weitere Teilungen den Endospermkörper erzeugen (Fig. 19, 2).

Die Ausbildung eines im Embryosack gleichzeitig mit dem Embryo entstehenden Gewebes zur Speicherung von Reservestoffen (Zucker, Stärke, Reservezellulose, Fett, Eiweiß usw.) ist ein Vorgang, der innerhalb der Gymnospermen und bei den Pteridophyten kein Analogon hat. Die Ansichten über die phylogenetische Deutung des Angiospermen-Endosperms gehen daher auseinander. Sie wechseln mit der Bedeutung, die man den Polkernen und ihrer Vereinigung mit einem Spermakern beimißt. Faßt man die Polkerne als vegetative Prothalliumkerne auf, so ist auch das Endosperm, das aus

ihrem Verschmelzungsprodukt entsteht, als vegetatives Prothallium zu bezeichnen. Der in der Entstehung des Nährgewebes zwischen Gymnospermen und Angiospermen vorhandene Unterschied würde dann darin bestehen, daß bei den meisten Gymnospermen das als Nährgewebe dienende Prothalliumgewebe vor der Befruchtung, bei den Angiospermen dagegen erst nach erfolgter Befruchtung gebildet würde. Bei der Entstehung des Embryosackes der Angiospermen wird die Prothalliumbildung schon nach dem dritten Kernteilungsschritte unterbrochen und die Fortsetzung und damit die Erzeugung des Nährgewebes vom Eintreten der Befruchtung abhängig gemacht. Es findet bei den Angiospermen der Vorgang fraktionierter Prothalliumbildung statt. Der Anstoß zur weiteren Entwickelung wird, gleichzeitig mit der Eibefruchtung, den beiden Polkernen durch den zweiten Spermakern des Pollenschlauches erteilt. Außer dieser zuerst von Strasburger entwickelten und von vielen Botanikern akzeptierten Anschauungsweise sind zu wiederholten Malen andere Ansichten über die phylogenetische Ableitung des Endosperms geäußert worden. Es dürfte genügen noch denjenigen Erklärungsversuch anzuführen, nach welchem die Vereinigung der Polkerne unter sich und mit einem Spermakerne ebenfalls als eine eigentliche Befruchtung und das daraus hervorgehende Produkt als Embryo aufzufassen ist. Dieser soll durch die Anpassung an die Stoffspeicherung weitgehend modifiziert, zur selbständigen Weiterentwickelung untauglich geworden sein und nunmehr als Nährgewebe, zur Sicherung der weiteren Entwickelung des aus der Eizelle hervorgehenden Embryos, funktionieren.

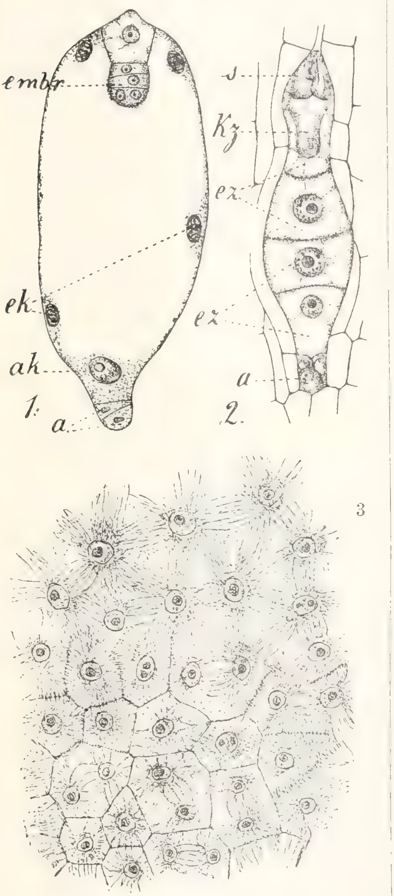


Fig. 19. Stadien aus dem Verlauf der Endospermbildung. 1 Embryosack von Naias major nach Beginn der freien Kernteilung. ek Endospermkerne, embr vierzelliger Embryo, a Antipodenzellen, ak dritter zum Antipodenapparat gehörender Kern. 2 Embryosack von Monotropa Hypopitys nach der Bildung von vier Endospermzellen ez. Kz Keimzelle, s Synergide, a Antipoden. 3 Protoplasmatischer Wandbelag aus dem Embryosack von Reseda odorata mit Vielzellbildung. Nach Guignard, Kny und Strasburger.

Embryo- und Endospermbildung machen im heranwachsenden Samen eine reichliche Nahrungszufuhr zum Embryosacke notwendig. Sie erfolgt von den Placenten aus durch den Funiculus, der entweder von einem wohl differenzierten Leitbündel oder doch von einem Strang langgestreckter Zellen bis gegen die Basis des Embryosackes, die Chalaza hin, durchzogen wird. Von hier aus gelangen die Nährstoffe durch Diffusion in die den Embryosack direkt umgebenden Gewebe der Integumente und des Nucellus und von diesem in den Embryosack selbst. Wachstum und Ernährung des Embryosackinhaltes finden zum Teil auch auf Kosten des umgebenden Nucellus statt, dessen Gewebe allmählich resorbiert werden. Nicht selten aber kommt es zur Zeit intensivster Entwickelung von Embryo- und Endosperm zur Ausbildung besonderer Saugorgane.

Als solche werden meistens Teile des Embryos und des Endosperms selbst ausgebildet. Abgesehen davon, daß der jugendliche Embryo durch seine ganze, zartwandige Oberfläche zur Nahrungsaufnahme befähigt ist, darf den häufig sehr stark entwickelten, blasenförmigen Zellen des Suspensors eine besondere Funktion bei der Ernährung des

Embryos zugeschrieben werden. In einzelnen Fällen, so bei Orchideen, bei Tropaeolum usw. ist der Embryoträger zu einem eigentlichen Saugorgan (Haustorium) geworden. Viel häufiger aber als von Seite des Embryos werden solche Saugorgane vom Endosperm gebildet. So kommt es innerhalb der verschiedensten Verwandtschaftskreise zur Bildung eigentümlicher Endospermfortsätze (Fig. 20, 1 und 2), welche

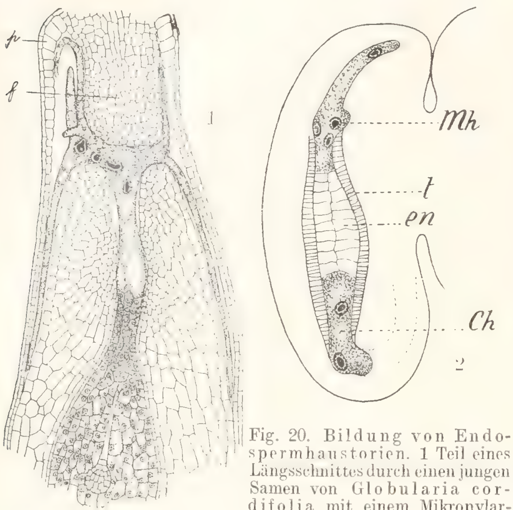


Fig. 20. Bildung von Endospermhaustorien. 1 Teil eines Längsschnittes durch einen jungen Samen von Globularia cordifolia mit einem Mikropylarhaustorium, das sich mit seinen Verzweigungen teils dem Funiculus (f), teils der Fruchtknotenwand (p) anlegt. 2 Junger Same von Euphrasia odontitis. en Endosperm, t Tapetum, Mh Mikropylarhaustorium. Ch Chalazahaustorium. Nach Billings und Schmid.

in die umgebenden Gewebe des Nucellus und der Integumente vordringen, ja selbst bis in die Placenta gelangen und dem Embryosacke auf kürzestem Wege die diesen Geweben entnommenen Baustoffe zuführen. Ihrer Entstehung und Lage nach unterscheidet man Mikropylar- und Antipodial- resp. Chalazahaustorien. In ihrer Entstehung und im inneren Bau stimmen die Endospermhaustorien überein. Sie nehmen ihren Ursprung aus einzelnen der zuerst gebildeten Endospermzellen, die nachher trotz intensivsten Wachstums, reicher Vermehrung ihres Plasmas und Teilung der Kerne keine weiteren Teilungen mehr erfahren.

In ähnlicher Weise wie diese, in besonders schöner Ausbildung bei Scrophulariaceen, Lentibulariaceen, Linaceen und zahlreichen weiteren sympetalen Dikotyledonen vorkommenden Haustorien wirkt wahrscheinlich der sogenannte Pseudoembryosack der Podostemaceen, der aus dicht unter dem Embryosack liegenden Nucelluszellen entsteht (Fig. 10, 1) und für den kleinen Embryosack die Auflösung des übrigen Nucelluskörpers besorgt.

8. Samen und Frucht. Während der Embryo- und Endospermbildung wandelt sich die Samenanlage allmählich zum reifen Samen um. Form und Größe der Samen sind außerordentlich verschieden und außer durch die Entwickelungsverhältnisse von Embryo und Endosperm in weitgehendem Maße durch ökologische Anpassungen beeinflußt. Im besonderen machen sich die letzteren auf Entwickelung und Bau der Samenschale geltend, welche aus dem Integument oder aus den Integumenten, eventuell in Verbindung mit Teilen des Nucellus, hervorgeht. Als Anpassungen an die Verbreitung der Samen durch Luftströmungen sind die Ausbildung von Haaren und flügelartigen Fortsätzen zu betrachten. Saftige Gewebe dienen als Anlockungsmittel für Tiere, verquellende Gewebe zur Wasserspeicherung oder Wasseraufnahme bei der Keimung. Durch Verdickung der Zellmembranen, Verholzung und Verkorkung derselben wird die Samenschale zu einem wirksamen Schutzorgan für die umschlossenen zarteren Teile.

In gewissen Fällen werden Funktion und Ausbildung der Samenschale dadurch geändert, daß die Fruchtschale zum Schutzorgan der Samen wird.

Unterschiede in der Gestaltung der inneren Teile der Samen werden bedingt durch die verschiedene Beteiligung der einzelnen Gewebe und Organe an der Speicherung der Reservestoffe. Während bei den einen Angiospermen das Nucellusgewebe beim Ausreifen der Samen ganz oder bis auf geringfügige Reste aufgebraucht wird, bleibt es bei anderen als stark entwickeltes Nährgewebe (Perisperm) erhalten. Auch das innerhalb des Embryosackes zur Ausbildung gelangende Endosperm kann in Samen gewisser Pflanzen von Anfang an fehlen oder frühzeitig aufgebraucht werden. Ist dies in solchen Samen

der Fall, denen auch das Perisperm abgeht, so findet die Speicherung der notwendigen Reservestoffe in Teilen des Embryos selbst, in der Regel in den stark entwickelten Keimblättern, statt.

Außer der Samenbildung erfolgen nach der Befruchtung zahlreiche Veränderungen in der Blüte (vgl. den nachstehenden Artikel „Folgen der Bestäubung und Befruchtung"), vor allem aber die Ausbildung des die Samen bergenden Teils des Gynoeceums zur Frucht (vgl. den Artikel „Frucht").

Literatur. *a) Zusammenfassungen über die Fortpflanzung der Angiospermen:* **E. Strasburger, L. Jost, H. Schenk und G. Karsten**, *Lehrbuch der Botanik, 11. Aufl. Jena 1911.* — **E. Strasburger**, *Das botanische Praktikum, 4. Aufl. Jena 1902.* — **K. Goebel**, *Organographie der Pflanzen. Jena 1898 bis 1901.* — **R. Chodat**, *Principes de Botanique, II. Aufl. Genf 1911.* — **R. v. Wettstein**, *Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl. Leipzig und Wien 1911.* — **J. P. Lotsy**, *Vorträge über botanische Stammesgeschichte, 3. Bd. Jena 1911.* — **J. M. Coulter und Ch. J. Chamberlain**, *Morphology of Angiosperms. New York 1903.* — **P. Guérin**, *Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les Phanérogames. Paris 1904.* — **A. Ernst**, *Der Befruchtungsvorgang bei den Blütenpflanzen. Mitteilg. d. naturw. Ges. Winterthur, 1904.* — **O. Porsch**, *Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Jena 1907.*

b) Zeitschriftenliteratur: **E. Warming**, *Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome. Hansteins Bot. Abh., II, 1873.* — **M. Tahara**, *Ueber die Zahl der Chromosomen von Crepis japonica, Benth. Bot. Mag. Tokyo,* **24**, *1910.* — **G. Tischler**, *Untersuchungen über die Entwickelung des Bananenpollens I. Arch. f. Zellforschung,* **5**, *1910.* — **H. O. Juel**, *Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd.* **35**, *1902.* — **E. Hannig**, *Ueber die Bedeutung der Periplasmodien, III. Flora, Bd.* **102**, *1911.* — **O. Rosenberg**, *Ueber die Pollenbildung von Zostera. Upsala 1901.* — **B. Lidforss**, *Zur Biologie des Pollens. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd.* **29**, *1896; Bd.* **33**, *1899.* — **S. Murbeck**, *Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Arsskr.* **36**, *1901.* — **F. C. Went**, *Untersuchungen über Podostemaceen. Akad. d. Wiss. Amsterdam, II, 1910.* — **J. M. Geerts**, *Beiträge zur Kenntnis der Zytologie und partiellen Sterilität von Oenothera Lamarckiana. Rec. d. Tr. bot. Néerl.,* **5**, *1909.* — **J. Modilewski**, *Zur Embryobildung der Onagraceen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges.,* **27**, *1909.* — **E. L. Stephens**, *The embryo-sac and embryo of certain Penaeaceae. Ann. of Botany,* **23**, *1909.* — **A. Ernst**, *Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges.,* **26** *a, 1908.* — **Derselbe**, *Ergebnisse neuerer Untersuchungen über den Embryosack der Angiospermen. Verh. d. Schweiz. nat. Ges., 1908.* — **D. S. Johnson**, *A new type of Embryo-sac in Peperomia. John Hopkins Univ. Circ., 1907.* — **D. H. Campbell**, *The embryo-sac of Peperomia. Ann. of Botany,* **15**, *1901.* — **J. Modilewski**, *Zur Embryologie der Euphorbiaceen (3 Arbeiten). Ber. d. Deutsch. bot. Ges.,* **27** *bis* **29**, *1909 bis 1911.* — **M. Treub**, *Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel. Ann. d. Jardin bot. d. Buitenzorg,* **10**, *1891.* — **S. Nawaschin**, *Ueber das Verhalten des Pollenschlauches bei der Ulme. Bull. de L'Acad. de St. Petersbourg, VIII, 1898.* — **S. Nawaschin**, *Revision des Befruchtungsvorganges von Lilium Martagon. Bull. Ac. St. Petersbourg,* **5**, *1898.* — **L. Guignard**, *Sur les anthérozoides et la double copulation chez les végétaux angiospermes. Rev. gén. de Bot.,* **11**, *1898.* — **E. Strasburger**, *Einige Bemerkungen zur Frage nach der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Bot. Zeitg.,* **58**, *1900.* — **K. Shibata**, *Experimentelle Studien über die Entwickelung des Endosperms bei Monotropa. Biolog. Zentralbl.,* **22**, *1902.* — **Derselbe**, *Die Doppelbefruchtung bei Monotropa uniflora. Flora,* **90**, *1902.* — **J. Hanstein**, *Entwickelungsgeschichte der Keime der Mono- und Dikotyledonen. Bot. Abh. Bonn 1870.* — **A. Famintzin**, *Embryologische Studien. Mém. Acad. St. Pétersbourg,* **26**, *1879.* — **J. H. Schaffner**, *Contributions to the Life History of Sagittaria variabilis. Bot. Gazette,* **23**, *1897.* — **L. Guignard**, *Recherches d'embryogénie végétale comparée, I. Léguminosae. Ann. Sc. nat., VI. Série, Bot.* **12**, *1881.* — **E. Strasburger**, *Ueber Polyembryonie. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., 1878.* — **H. Winkler**, *Ueber Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progr. r. Bot., II, 1908.*

A. Ernst.

5. Folgen der Bestäubung und Befruchtung.

1. Allgemeines. 2. Einfluß der Samen auf die Fruchtbildung. 3. Einfluß der Pollenschläuche auf die Fruchtbildung. 4. Einfluß des ungekeimten Pollens. 5. Einfluß äußerer Eingriffe. 6. Folgerungen. 7. Beteiligung von Reizvorgängen an der Fruchtbildung. 8. Uebertragung der Eigenschaften des Vaters auf die Frucht.

1. Allgemeines. Die Bestäubung der Narben höherer Pflanzen mit Blütenstaub hat bekanntlich zum Ziele, die in dem Fruchtknotengehäuse eingeschlossenen Eizellen der Samenknospen zu befruchten: Der aus dem keimenden Pollenkern hervorwachsende Pollenschlauch dringt zu der Eizelle vor; hierauf tritt ein Kern des Schlauches in die Eizelle über, sie befruchtend und zur Entwickelung anregend. Die Umbildung der Blüte zur Frucht ist in der Regel zugleich Folge eben dieser Vorgänge: Aus der Eizelle geht dabei der Embryo, aus der Samenknospe der Same, aus dem anschwellenden und sich anatomisch stark verändernden Fruchtknotengehäuse die Fruchtwandung hervor. Aber

auch andere Teile des Blütensprosses können durch Veränderungen verschiedener Art sich an der Fruchtbildung beteiligen: bei der Erdbeere wandelt sich der Blütenboden, auf dem die Fruchtknoten befestigt sind, zum Fruchtfleisch um, ihm sitzen die eigentlichen Früchte als kleine Nüßchen auf; bei Anacardium wird der Blütenstiel zu einem dicken und fleischigen, ebenfalls eßbaren Körper umgebildet; bei der Feige schwillt gar der Blütenbecher, dem die Einzelblüten eingefügt sind, stark an, indem er zur fleischigen und saftigen „Scheinfrucht" wird. In anderen Fällen wieder nimmt der Kelch oder die Blumenkrone unter mannigfaltigen anatomischen Veränderungen an der Fruchtbildung teil. Hand in Hand mit der Fruchtentwickelung geht häufig Verholzung und Verdickung der Blütenstiele einher, wodurch die Stiele befähigt werden, die Fruchtlast zu tragen. Gestaltsänderungen sind hiermit oft in der Weise verbunden, daß gekrümmte Blütenstiele sich gerade strecken und umgekehrt. Das beruht meist auf der Aenderung der tropistischen Befähigungen, indem z. B. negativ geotropische Stiele positiv geotropisch werden.

In den seltensten Fällen beteiligen sich alle Teile der Blüte an der Fruchtbildung. Die befruchtete Blüte verwelkt wie die unbefruchtete oder läßt Blütenblätter und Staubgefäße abfallen. Doch steht der Beginn dieser Veränderungen oft in engster Verbindung mit der Bestäubung und Befruchtung der Blüten, so daß von gleichaltrigen Blüten die bestäubten sie viel früher zeigen als die unbestäubten. Also auch die Dauer der Blüten wird durch die Bestäubung und ihre Folgen bei, wie es scheint, nicht wenigen Pflanzen beeinflußt: die Blüten schließen sich infolge der Bestäubung; die Blüten-, Kelch-, Staubgefäße welken oder fallen ab; die Nektarproduktion in der Blüte hört vorzeitig auf, ebenso die Bildung von Duft; die Befähigung zu Reizbewegungen, die manche Blütenteile auszeichnet, geht verloren; die Griffel stellen ihr Wachstum ein. Ganz besonders auffällig ist in dieser Hinsicht der Einfluß der Bestäubung bei Orchideenblüten. Während sich die unbestäubten bei vielen Arten 1 bis 2 Monate halten, welken sie schon 1 bis 2 Tage nach vollzogener Bestäubung. Noch schneller wirkt die Bestäubung auf die Blüten von Geranium- und Erodiumarten: Bei Geranium pyrenaicum fallen die Blütenblätter schon 1 bis 1½ Stunden nach der Bestäubung ab, bei Erodium Manescavi gar nach 40 bis 60 Minuten.

2. Einfluß der Samen auf die Fruchtbildung. Der Gedanke liegt nahe, daß die notwendige Bedingung für alle diese durch die Bestäubung veranlaßten Veränderungen der Blütenteile, die man als induzierte Postfloration bezeichnen kann, die Befruchtung der Eizelle sei. Daß tatsächlich die Zahl der befruchteten und zu Samen heranwachsenden Samenknospen Einfluß auf die Ausbildung der Früchte hat, ist eine alte gärtnerische Erfahrung. So werden Aepfel und Birnen auf einer Seite dicker, wenn nur einseitig in einigen Fruchtknotenfächern sich Samen ausbilden. Aehnliches kann man auch experimentell z. B. an Kürbissen feststellen. Neuere Beobachtungen haben aber gelehrt, daß der Zusammenhang zwischen der Bestäubung und der Postfloration vielfach noch ein ganz anderer ist.

Zunächst nämlich gibt es eine ganze Reihe von Pflanzen, bei denen sich die Blüten zu Früchten weiter entwickeln, ohne daß eine Bestäubung zuvor stattgefunden hat. In diesem Falle spricht man wohl von Jungfernfrüchtigkeit oder Parthenokarpie. Solche Früchte können sogar keimfähige Samen umschließen. Die Keimlinge sind hier entweder durch Parthenogenesis aus der Eizelle (z. B. bei Antennaria alpina, Arten von Alchemilla Sect. Eualchemilla, Thalictrum purpurascens, Arten von Taraxacum, Hieracium, Wikstroemia indica) oder durch Apogamie aus anderen Zellen der Samenknospen (z. B. Balanophora, Allium odorum, Coelebogyna u. a.) entstanden. Bei einigen solchen Pflanzen freilich (z. B. bei Colchicum autumnale und Opuntia vulgaris) wird die Ausbildung apogamer Embryonen nur dann ausgelöst, wenn die Narben bestäubt und Pollenschläuche entwickelt worden sind, aber ohne daß es zur Befruchtung der Eizellen kommt. Manche Beobachtungen sprechen dafür, daß manchmal auch durch die Pollenschläuche die parthenogenetische Entwickelung der Eizellen hervorgerufen werden kann.

Könnte man bei diesen Früchten noch daran denken, daß ihre Entwickelung durch die der Embryonen angeregt wird, so ist eine solche Annahme unmöglich bei den zahllosen interessanten Jungfernfrüchten, die taub sind, d. h. keine Samen enthalten. Unter den Kulturgewächsen kennt man schon seit langer Zeit Rassen, die ein solches „Fruchtungsvermögen" besitzen. So gibt es kernlose Bananen, Ananas, Orangen, Feigen, Traubenbeeren, Aepfel, Birnen, Gurken usw. Hier entstehen die Früchte ohne Bestäubung der Narben ganz „von selbst", autonom. Diese Jungfernfrüchte können bis auf den Mangel von Samen völlig mit den kernhaltigen Früchten anderer Rassen übereinstimmen. Nicht immer ist freilich das Fruchtungsvermögen so extrem ausgebildet. Manchmal sind die reifen Jungfernfrüchte wesentlich kleiner, manchmal fallen sie unreif ab. Die Samenknospen in den Jungfernfrüchten bleiben nicht immer ganz unentwickelt: entweder haben sie sich ein wenig vergrößert oder

sie sind stark gewachsen und die Samenschale ist ausgebildet worden. Wodurch hier die Entwicklung der Früchte und Samenknospen ausgelöst wird, wissen wir nicht. Von Interesse ist die Angabe Ewerts, daß die Jungfernfrüchte oft nur dann entstehen, wenn man die Bestäubung bei allen Blüten des Individuums verhindert. Auf ihre Ausbildung scheint die Stauung der organischen Nahrungsstoffe in den blütentragenden Zweigen günstig zu wirken.

3. **Einfluß der Pollenschläuche auf die Fruchtbildung.** Aber auch bei solchen Pflanzen, denen die Befähigung zur Parthenokarpie fehlt, läßt sich zeigen, daß die Anregung zur Fruchtbildung nicht von der befruchteten Eizelle ausgeht, sondern schon vor der Befruchtung erfolgt. Dieser Nachweis ist besonders leicht bei den Orchideen zu erbringen. Zur Blütezeit sind nämlich ihre Samenknospen noch völlig unentwickelt. Erst nach der Bestäubung der Narbe und nur infolge davon entwickeln sich in den inzwischen mächtig angeschwollenen Fruchtknoten der längst abgeblühten Blüten die Samenknospen soweit fertig, daß oft erst Monate nach der Bestäubung die Eizellen befruchtungsfähig werden. In den nicht bestäubten Blüten dagegen unterbleibt die Entwickelung der Samenknospen und die Schwellung des Fruchtknotens. Hier also ist die Entwickelung der Frucht nicht abhängig von der Befruchtung, sondern von der Bestäubung und ihren nächsten Folgen, d. h. der Ausbildung der Pollenschläuche. Besonders deutlich zeigen das Versuche Hildebrands und Strasburgers, wobei die Fruchtknotenschwellung durch die Bestäubung der Blüten mit Pollen angeregt wurde, der überhaupt keine befruchtende Wirkung hat, z. B. mit solchem fremder Gattungen (wie Cypripedium auf Orchis) oder gar fremder Familien (wie die Liliacee Fritillaria auf Orchis). Die Entwickelungserregung geht hier aus von den Pollenschläuchen: Meist bleibt die Wirkung auf diejenigen Fruchtknotenteile beschränkt, die direkt von ihnen berührt werden. Wodurch die Pollenschläuche auslösend wirken, das wissen wir noch nicht. Jedenfalls aber wirken sie nicht spezifisch. Man kann nämlich bei manchen Pflanzen die Pollenschläuche durch andere, ebenfalls wirksame Anlässe ersetzt sehen. So beobachtete man z. B., daß bei Orchideen, bei Cytisus Adami und bei Birnensorten die Fruchtknoten zur Schwellung veranlaßt wurden durch Insektenlarven, die in den Fruchtknoten sich entwickelten. Auch durch Verwundungen der Fruchtwandung konnte man Aehnliches hier und da erreichen.

4. **Einfluß des ungekeimten Pollens.** Aber auch der ungekeimte Pollen kann schon einen Teil der Postflorationsvorgänge induzieren, wenn man ihn auf die Narbe bringt. Auch das ließ sich wiederum bei den Orchideen leicht zeigen. In Chloroform oder heißem Wasserdampf abgetöteter Pollen bewirkt ebenso wie lebender, wenn man ihn auf die Narben der Blüten überträgt, bei vielen Arten vorzeitige Schließbewegungen der Krone, Abkürzung der Lebensdauer und Vergilbung der Blütenblätter, Verschwellung der Griffelsäule und bei manchen Species auch eine gewisse Schwellung der Fruchtknoten, freilich ohne das Wachstum der Samenknospen anzuregen. Auch die Wirkung des ungekeimten Pollens beruht augenscheinlich nicht auf spezifischen Besonderheiten. Wirksam ist nämlich auch der Blütenstaub fremder Familien oder Unterfamilien und selbst solcher Arten, bei denen er auf den arteigenen Blüten wirkungslos ist.

Mit Sicherheit beruht die Wirkung des ungekeimten Pollens auf der Anwesenheit eines chemischen Stoffes, der entwickelungsphysiologisch ähnlich wirkt wie chemische Verbindungen im Tierkörper, die die Entwickelungsvorgänge beeinflussen und die man Hormone genannt hat. Dieser Körper löst sich in Wasser, ohne seine Wirksamkeit zu verlieren. Er ist eine noch unbekannte organische, auch in Alkohol lösliche, dagegen in Petroläther, Schwefeläther und Chloroform unlösliche, hitzebeständige Verbindung, die stickstofffrei zu sein scheint und nicht in den Pollenkörnern enthalten ist, sondern ihre Oberfläche überzieht.

5. **Einfluß äußerer Eingriffe.** Aber nicht nur diese chemische Verbindung ist befähigt, die bereits erwähnten Postflorationsvorgänge auszulösen. Vorzeitiges Abblühen, die Schließbewegungen des Perianths, Vergilbung und Verwelkung der Blütenblätter läßt sich bei vielen Orchideenblüten auch z. B. dadurch hervorrufen, daß man die Narben verwundet. Ebenso fallen bei Erodium Manescavi schon kurze Zeit nach Verwundung der Griffel die Blütenblätter ab. Einen Einfluß auf das Wachstum des Fruchtknotens freilich haben solche Eingriffe nicht. Ferner lassen sich die gleichen Vorgänge und außerdem die normale Schwellung der Fruchtknoten auch hervorrufen durch Pollenschläuche solchen Pollens, aus dem man vor der Bestäubung das oben erwähnte Hormon mit Wasser ausgelaugt hat. Da solche abgetötete Pollenschläuche selbst in großen Mengen gänzlich ohne Wirkung auf die Blüten sind, so scheint die Annahme berechtigt, daß die Pollenschläuche über andere Mittel wie der ungekeimte Pollen verfügen. Dafür spricht auch, daß die Pollenschläuche auf die Fruchtknoten viel

intensiver wirken als der Pollen oder der Pollenextrakt.

6. **Folgerungen.** Alle Beobachtungen lehren also, daß die Veränderungen, die die Blüten in allen ihren Teilen infolge der Bestäubung erfahren, nicht ein einheitlicher, sondern ein zusammengesetzter Entwickelungsvorgang sind, der aus mehreren, voneinander trennbaren Teilvorgängen besteht, und daß sie nicht allein durch die Befruchtung der Eizellen und ihre Folgen ausgelöst werden. Ein großer Teil dieser Veränderungen kann schon durch den ungekeimten Pollen und zwar durch ihm anhaftende chemische Körper hervorgerufen werden. Noch wirksamer namentlich auch für die Weiterentwickelung des Fruchtknotens sind die Pollenschläuche. Endlich hat die Zahl der heranwachsenden Samen Einfluß auf die Ausbildung der Frucht. Aber wie so häufig bei der Auslösung von Entwickelungsvorgängen, so lassen sich auch die Veränderungen, welche die Blüten durch die Bestäubung erfahren, teilweise auch durch ganz andere wie die normalen Mittel auslösen, so durch die Tätigkeit parasitischer Insekten, durch Verwundungen, durch chemische Einflüsse u. dgl. So kann man es z. B. auch durch plötzliche Erwärmung, durch Erschütterung, durch Einwirkung von Kohlensäure und anderen Stoffen erreichen, daß viele Blüten sich vorzeitig entblättern. Eben gerade solche künstliche Eingriffe geben uns die Möglichkeit, die induzierten Postflorationsvorgänge in ihre Teilprozesse zu zergliedern. Schließlich kommt es vor, wie wir sahen, daß die Frucht ohne nachweisbare äußere Eingriffe, autonom, mit oder ohne Embryonen sich ausbildet.

7. **Beteiligung von Reizvorgängen an der Fruchtbildung.** Zweifellos sind bei den induzierten Postflorationsvorgängen und ihren Folgen Reizvorgänge in hohem Maße beteiligt. Der Pollen und die Pollenschläuche oder die wirksamen sonstigen Eingriffe wirken wohl hauptsächlich auslösend, entwickelungsanregend. Von großem Interesse für die Einsicht in die entwicklungsphysiologischen Probleme der Fruchtbildung ist der Nachweis, daß auch Reizverkettungen an diesen Vorgängen beteiligt sind. So konnte nachgewiesen werden, daß nur eine Verwundung des Narbengewebes, nicht aber der Griffelsäulchen bei gewissen Orchideenblüten das vorzeitige Abblühen zur Folge hat. Ebenso kann das Hormon in den ungekeimten Pollinien schon von der Narbe aus seinen Einfluß geltend machen. So bestehen also hier enge Reizbeziehungen besonderer Art zwischen der Narbe und der übrigen Blüte. Die Narbe ist das Perzeptionsorgan, durch dessen Reizung bereits die Bestäubung ihren Einfluß auf die Blüte geltend machen kann. Freilich um die normale Verschwellung der Fruchtknoten zu veranlassen, müssen, wie es scheint, im allgemeinen die Pollenschläuche in ihn selbst eindringen. Eine geringe Schwellung kann bei manchen Formen indes schon durch den ungekeimten Pollen ebenfalls von der Narbe aus hervorgerufen werden. Ob diese seltsamen korrelativen Beziehungen zwischen der Narbe und den übrigen Blütenteilen eine biologische Bedeutung haben und welcher Art diese ist, läßt sich nicht übersehen.

8. **Uebertragung der Eigenschaften des Vaters auf die Frucht.** Kreuzt man verschiedene Rassen oder Arten miteinander, so beobachtet man nicht selten, daß der Pollen Eigenschaften der Vaterpflanze nicht allein auf den Embryo, sondern auch auf andere Fruchtteile der an den Mutterpflanzen entstehenden Früchten überträgt. Solche „Bastard"früchte hat man Xenien genannt. Sie sind in biologischer Hinsicht von größtem Interesse. Solche Xenienfrüchte kann man z. B. beobachten, wenn man eine Maisrasse, die weiße Körner hervorbringt, mit Pollen einer blaufrüchtigen Rasse bestäubt: die Früchte, die an der Mutterpflanze entstehen, werden dann blau, nicht weiß. Für diese Einwirkung des Pollens hat sich eine einfache Erklärung gefunden: Die Farbe hat ihren Sitz im Endosperm. Wir wissen aber jetzt, daß das Endosperm ebenso wenig wie der Embryo rein mütterlicher Abkunft ist: der zweite Kern des Pollenschlauches dringt ja in den Embryosack ein, wo er durch Verschmelzung mit dem sekundären Embryosackkern die Endospermbildung anregt. Das Endosperm also trägt Bastardcharakter. So erklärt sich auch der Einfluß des Pollens auf die Beschaffenheit und Farbe z. B. der Erbsensamen. Xenien, die durch Uebertragung der väterlichen Eigenschaften vom Pollen auf die Samenschalen oder Fruchtknotenwände, also auf Gewebe der Mutterpflanze, entstehen, scheint es nicht zu geben, so vielfach auch das Vorkommen solcher Fälle in gärtnerischen Kreisen behauptet worden ist. In exakten Versuchen ist die Herstellung solcher Früchte bisher niemals gelungen. Daß durch die Bestäubung mit Pollen fremder Arten oder Rassen die Größe und Form der Frucht beeinflußt werden könnte, ohne solche Uebertragung väterlicher Eigenschaften auf die Fruchthülle, ist natürlich denkbar. Eine solche Beeinflussung könnte darauf beruhen, daß die Ernährung der Fruchthülle, sei es unter dem Einflusse der heranwachsenden Bastardembryonen, sei es durch Hormone des väterlichen Pollens oder durch die Schläuche dieses gekeimten Pollens, der Norm gegenüber verändert wird.

Literatur. *C. F. Gärtner, Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der*

Gewächse. Stuttgart 1844. — **Ch. Darwin,** *Das Variieren der Tiere und Pflanzen. 1878.* — **R. Ewert,** *Die Parthenokarpie oder Jungfernfrüchtigkeit der Obstbäume. Berlin 1907.* — **H. Fitting,** *Biolog. Centralbl., Bd.* 29, *S. 193, 1909 und Jahrb. f. wiss. Bot., Bd.* 49, *S. 187 ff., 1911.*

H. Fitting.

6. Apogamie und Parthenogenesis.

1. Begriffsbestimmungen. 2. Die Tatsachen der Apogamie und Parthenogenesis: a) Die Apogamie. α) Die somatische Apogamie. β) Die generative Apogamie. b) Die Parthenogenesis. α) Die somatische Parthenogenesis. β) Die generative Parthenogenesis. 3. Die Ursachen der Apogamie und Parthenogenesis. 4. Die biologische Bedeutung von Apogamie und Parthenogenesis.

1. Begriffsbestimmungen. Bei manchen Pflanzen aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen ist ein Verlust der ursprünglich in typischer Weise vorhanden gewesenen sexuellen Fortpflanzung eingetreten. Die verlorene geschlechtliche Fortpflanzung, die Amphimixis, ist bei ihnen durch einen nicht mit Zellverschmelzung verbundenen Vermehrungsprozeß ersetzt worden. Man bezeichnet diese Erscheinung als Apomixis und die hierhergehörigen Pflanzen als apomiktisch.

Die geschlechtliche Fortpflanzung ist mit einem Generationswechsel verbunden: auf eine Generation, die als Vermehrungsorgane ungeschlechtlich entstehende Sporen trägt, den Sporophyten, folgt regelmäßig eine solche, die zur Kopulation bestimmte Keimzellen ausbildet, der Gametophyt (vgl. die Artikel „Moose" und „Farne"). Bei der Apomixis kann dieser Generationswechsel entweder ausgeschaltet oder beibehalten werden. Im ersteren Falle geschieht die Vermehrung der Individuen so, daß der Sporophyt unmittelbar wieder einen Sporophyten, der Gametophyt unmittelbar wieder einen Gametophyten liefert. Das ist die vegetative Propagation, die im einzelnen in sehr verschiedener Weise (durch Ausläufer, Brutknospen, Nucellarembryonen usw.) erfolgen kann.

Wenn bei der Apomixis aber der Generationswechsel beibehalten wird, dann liegt entweder Apogamie oder Parthenogenesis vor, je nachdem der ungeschlechtlich entstehende Sporophyt aus vegetativen Körperzellen des Gametophyten (Apogamie) oder aus einer unbefruchteten Keimzelle (Parthenogenesis) hervorgeht.

Bei der typischen geschlechtlichen Fortpflanzung ist der Generationswechsel verbunden mit einer Verschiedenheit der Chromosomenzahl in den Kernen des Sporophyten und des Gametophyten. Haben die Kerne des letzteren die Chromosomenzahl x, so besitzen die des ersteren die Chromosomenzahl 2x; das erklärt sich sehr einfach daraus, daß die erste Zelle des Sporophyten durch die Verschmelzung von zwei Zellen des Gametophyten entsteht. Da nun diese Zellverschmelzung bei der Apomixis wegfällt, so fällt auch der durch sie bedingte Unterschied der Chromosomenzahl zwischen den Kernen des Sporophyten und des Gametophyten bei Apogamie und Parthenogenesis weg, und es wird durchgehends die Chromosomenzahl entweder des Sporophyten (die diploide) oder des Gametophyten (die haploide) beibehalten. Je nachdem das eine oder das andere der Fall ist, unterscheidet man zwischen zwei Modalitäten der mit Generationswechsel verbundenen Apomixis. Und zwar spricht man von generativer Apogamie oder Parthenogenesis, wenn die Chromosomenzahl des Gametophyten beibehalten wird, und von somatischer Apogamie oder Parthenogenesis, wenn die Chromosomenzahl des Sporophyten vorhanden ist.

Die im folgenden zu behandelnden beiden Modalitäten der Apomixis sind also so zu definieren und einzuteilen:

1. Apogamie: die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Gametophyten, und zwar a) somatische Apogamie, wenn die Zelle oder der Zellkomplex, die den Sporophyten liefern, die diploide Chromosomenzahl besitzen, b) generative Apogamie, wenn die Kerne der Mutterzellen des Sporophyten nur die haploide Chromosomenzahl führen.

2. Parthenogenesis: die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus einem Ei, und zwar a) somatische Parthenogenesis, wenn das Ei einen Kern mit der diploiden Chromosomenzahl besitzt, b) generative Parthenogenesis, wenn der Kern des Eies mit der haploiden Chromosomenzahl ausgestattet ist.

In der einschlägigen Literatur werden die oben definierten Ausdrücke gelegentlich auch in anderer Bedeutung gebraucht. Manche Forscher verstehen unter Parthenogenesis nur die Entwickelung eines Eies mit haploidem Kern; die Entwickelung eines diploiden Eies wird dann unter den Begriff der Apogamie subsumiert und als Ooapogamie bezeichnet. Auch wird der Ausdruck Apogamie manchmal ganz allgemein für die Erscheinung des Geschlechtsverlustes angewendet. Näheres darüber bei Winkler 1908, S. 6 ff. und bei Hartmann, 1909, S. 5 ff.

2. Die Tatsachen der Apogamie und Parthenogenesis. Das Vorkommen des einen Modus der Fortpflanzung schließt das gleichzeitige Vorhandensein noch eines

anderen bei derselben Species und sogar bei demselben Individuum keineswegs aus; es kann im Gegenteil z. B. Amphimixis kombiniert mit allen Unterarten der Apomixis auftreten. Apogamie und Parthenogenesis allerdings scheinen niemals oder doch nur ausnahmsweise gleichzeitig nebeneinander vorzukommen. Amphimixis und Parthenogenesis aber können nebeneinander am selben Individuum vorkommen. In der Regel aber findet sich entweder nur Amphimixis oder nur Apogamie oder nur Parthenogenesis. Wir müssen uns im folgenden auf die Anführung der wichtigeren genau untersuchten Fälle beschränken; zahlreiche Angaben über noch nicht genauer untersuchte und zweifelhafte Vorkommnisse finden sich bei Winkler, Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche, Jena 1908.

2a) Die Apogamie. Die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Gametophyten ist nur bei solchen Organismen denkbar, bei denen der Gametophyt mehrzellig ist; wo das nicht der Fall ist, wie bei manchen Fucaceen, den Tieren usw., da ist nur Parthenogenesis möglich.

α) Die somatische Apogamie. Die Kerne des Sporophyten besitzen normalerweise die diploide Chromosomenzahl, die des Gametophyten die haploide. Wenn daher der durch Apogamie, also ohne Zellverschmelzung entstehende Sporophyt die für ihn normale diploide Chromosomenzahl erhalten soll, so ist das nur dann möglich, wenn der Gametophyt abnormerweise ebenfalls die diploide Chromosomenzahl aufweist. Es muß also die somatische Apogamie regelmäßig mit einem anomalen Vorgang verbunden sein, der den Kernen des Gametophyten anstatt der haploiden Chromosomenzahl die diploide verleiht. Dieser Vorgang ist gegeben in dem Unterbleiben der Reduktionsteilung: der Gametophyt entsteht bei somatisch apogamen Pflanzen nicht, wie gewöhnlich, aus einer Spore, deren Kern die haploide Chromosomenzahl führt, sondern dadurch, daß eine oder mehrere vegetative Zellen des Sporophyten, deren Kerne natürlich die diploide Chromosomenzahl besitzen, unmittelbar zu einem diploidchromosomigen Gametophyten auswachsen. Man nennt diese Erscheinung die Aposporie (vgl. die Artikel „Moose" und „Farne").

Ziemlich häufig findet sich apogame Sporophytenentstehung an den Prothallien der Farne, und es ist wahrscheinlich, daß es sich dabei in den meisten Fällen um somatische Apogamie handelt. Sicher liegt solche vor bei einer Form des Frauenfarns, Athyrium filix femina var. clarissima Jones, die von Farmer und Digby untersucht wurde. Bei diesem Farn bilden sich an den Blättern des Sporophyten, aus peripher gelegenen Zellen des Sporangiums, also apospor, Prothallien, in deren Kernen sich je etwa 90 Chromosomen finden. Das ist aber dieselbe Zahl, die auch in den Kernen der Sporophytenzellen vorkommt, und das Prothallium, der Gametophyt, ist also diploidchromosomig, gestaltet sich aber normal und erzeugt typisch gebaute Spermatozoen, die indessen niemals eine Befruchtung des Eies herbeiführen. Trotzdem entsteht an dem Prothallium ein zu einem neuen Sporophyten auswachsender Embryo, und zwar durch Ausknospen einer Anzahl vegetativer Prothalliumzellen, die in der Nähe des Prothalliumscheitels zu liegen pflegen.

Während bei Farnen somatische Apogamie vermutlich ziemlich häufig vorkommt, tritt sie bei Phanerogamen nur selten auf. Als Ausnahmefall kann sie hier bei somatisch parthenogenetischen Pflanzen auftreten, wenn nämlich bei solchen der Embryo anstatt aus der Eizelle aus einer Synergide oder einer Antipode entsteht, aus Zellen also, die man mit Recht als vegetative Prothalliumzellen ansehen kann. Das ist

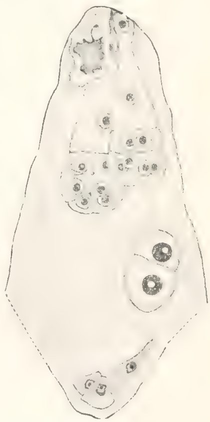


Fig. 1. Alchimilla sericata Rchb. Embryosack mit 2 Embryonen, von denen der eine parthenogenetisch aus dem Ei, der andere apogam aus einer Synergide entstand. Nach Murbeck.

bisher nur bei Alchimilla sericata von Murbeck beobachtet worden, und zwar fand sich da ein Synergidenembryo.

Regelmäßig findet sich somatische Apogamie bei einigen Balanophoraceen. So bei Balanophora elongata (Treub 1898), B. globosa (Lotsy 1899) und Helosis guyanensis (Chodat und Bernard 1900), nicht aber bei Balanophora indica und Rhopalocnemis phalloides. Man kann also nicht etwa die eigenartige Fortpflanzungsweise bei manchen Balanophoraceen mit der höchst eigenartigen parasitischen Lebensweise der Familie in direkten Zusammenhang

bringen, um so weniger, als auch die Rafflesiaceen, soweit sie bisher untersucht wurden, sich als typisch sexuell erwiesen haben (Ernst und Schmid 1909). Treub schildert das Verhalten der Balanophora elongata folgendermaßen:[1]) zunächst geht die Entwickelung des Gametophyten normal vor sich bis zu dem Stadium der Achtkernigkeit. Wie üblich sind die acht Kerne an den Polen des scharf umgekrümmten Embryosackes in zwei Tetraden angeordnet, von denen die eine am Antipodenende gelegene sehr bald zugrunde geht. Aus der anderen Tetrade differenziert sich ein Eiapparat, der aber auch sehr bald abortiert, und so bleibt von den acht Kernen einzig und allein der polare Polkern übrig, der sich von vornherein durch seine beträchtliche Größe von den anderen Kernen der polaren Tetrade unterscheidet. Aus ihm entwickelt sich, und zwar ohne daß vorher eine Verschmelzung mit dem um diese Zeit schon abgestorbenen antipolaren Polkern stattgefunden hätte, ein groß- und wenigzelliges Gewebe,

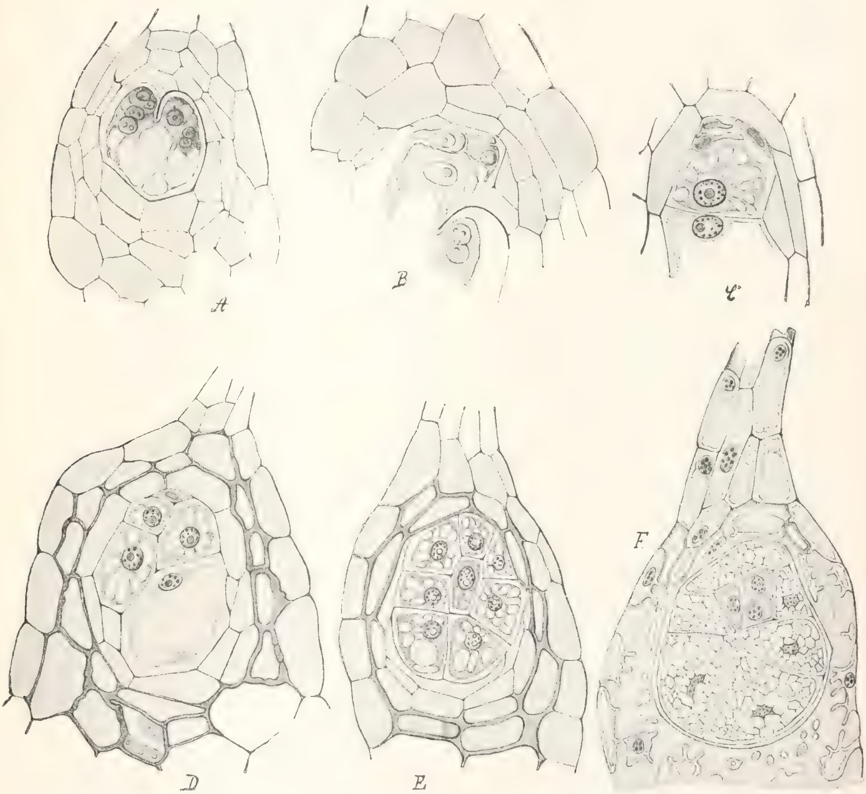


Fig. 2. Embryobildung bei Balanophora elongata Bl. A Der gekrümmte Embryosack enthält 8 Kerne. B Der Eiapparat im Begriff zu desorganisieren; links das Ei, rechts die Synergiden übereinander. C Der völlig desorganisierte Eiapparat über den beiden ersten Endospermzellen. D Endosperm mehrzellig; oben noch ein Rest des Eiapparates. E Fast die ganze Embryosackhöhlung mit Endosperm erfüllt; in der Mitte die Embryo-Mutterzelle. F Reifer Same mit mehrzelligem, von Endosperm umgebenem Embryo. Nach Treub.

[1]) Bei einer (noch unveröffentlichten) Nachuntersuchung konnte A. Ernst die Treub-Lotsyschen Angaben über Balanophora nicht bestätigen. Er fand vielmehr, daß sowohl bei B. elongata wie bei B. globosa der Embryo aus der unbefruchteten Eizelle hervorgeht. Es handelt sich somit nicht um somatische Apogamie, sondern um somatische Parthenogenesis.

das natürlich als Endosperm, als Prothallium aufzufassen ist. Und nun wird eine zentral gelegene Zelle dieses Endosperms zur Mutterzelle des Embryos, der also somatisch apogam entsteht.

β) Die generative Apogamie. Von der somatischen unterscheidet sich die generative Apogamie nur dadurch, daß bei ihr der ganze Entwickelungszyklus nicht mit der diploiden, sondern nur mit der haploiden Chromosomenzahl durchlaufen wird. Wieder sind es die Farne, bei denen sie nicht selten vorkommt. Genauer untersucht sind bisher nur zwei Fälle. Der erste betrifft Lastrea pseudomas var. cristata apospora Druery. Abgeschnittene Wedel dieses Farns bilden (Farmer und Digby 1907) durch Aposporie reichlich Prothallien aus Blattzellen, die gewöhnlich an der Spitze eines Fiederchens liegen. An diesen mehr oder weniger typisch herzförmig gestalteten Gametophyten entstehen zahlreiche Antheridien, niemals dagegen Archegonien. Trotzdem entsprossen ihnen Embryonen, die aus einer unmittelbar hinter dem Vegetationspunkt gelegenen Zellgruppe hervorgehen. In den Zellen der Wedel, der Prothallien und der Embryonen beträgt die Chromosomenzahl durchgehends 60, und der Vergleich mit der typischen Lastrea pseudomas ergibt, daß diese Zahl als die haploide anzusehen ist. Es liegt bei der Embryobildung an dem apospor entstandenen Prothallium also generative Apogamie vor.

Noch interessanter in mancher Hinsicht verhält sich das von Yamanouchi (1908) genauer untersuchte Nephrodium molle. Bei diesem Farn findet sich an sich typische Sexualität und normaler mit Wechsel der Chromosomenzahl verbundener Generationswechsel. Werden die Prothallien aber sehr trocken gehalten und intensivem Licht ausgesetzt, so läßt sich Apogamie an ihnen induzieren, und es wachsen Prothalliumzellen unmittelbar zu einem Embryo aus. Da die Prothallien aus normal entstandenen Sporen hervorgehen, sind sie natürlich mit der haploiden Chromosomenzahl ausgestattet, und da bei der induzierten apogamen Embryobildung keinerlei Kernverschmelzung oder regenerative Erhöhung der Chromosomenzahl eintritt, so bekommt auch der apogam entstandene Sporophyt die haploide Chromosomenzahl (64 bis 66). Es handelt sich also um generative Apogamie, und es ist dabei sehr bemerkenswert, daß der haploidchromosomige Sporophyt sich äußerlich nicht von einem normalen Sporophyten mit je 128 bis 132 Chromosomen in den Kernen unterscheidet.

Bei den höheren Pflanzen ist noch kein Fall von generativer Apogamie sicher konstatiert. Sie würde hier darin bestehen, daß aus normalen Synergiden oder Antipoden ohne Befruchtung Embryonen entstünden.

2b) Die Parthenogenesis. Bis vor wenigen Jahren waren nur sehr wenige Fälle von Parthenogenesis bei Pflanzen bekannt; durch die Untersuchungen der letzten Jahre hat sich aber ihre Zahl sehr erhöht, und man kann mit Sicherheit behaupten, daß wir heute noch keineswegs alle Pflanzen mit parthenogenetischer Fortpflanzungsweise kennen. Bei höheren Pflanzen ist die Parthenogenesis, also die apomiktische Entstehung eines Embryos aus einem Ei, verhältnismäßig häufiger als die Apogamie, was sich wohl daraus erklärt, daß bei ihnen der Gametophyt fast nur noch aus dem Ei nebst einigen wenigen meistens sehr kurzlebigen Nebenzellen besteht. Wie bei der Apogamie haben wir auch bei der Parthenogenesis eine somatische und eine generative Modifikation zu unterscheiden, je nachdem das unbefruchtete Ei, das sich zum Sporophyten entwickelt, einen Kern mit der diploiden oder mit der haploiden Chromosomenzahl besitzt.

α) Die somatische Parthenogenesis. Wenn sich eine Eizelle, deren Kern von vornherein die diploide Chromosomenzahl besitzt, zum Embryo entwickelt ohne befruchtet worden zu sein, so liegt somatische Parthenogenesis vor. Da nun die Eizelle als Zelle des Gametophyten normalerweise einen haploidchromosomigen Kern enthält, so ist klar, daß die somatische Parthenogenesis wie die somatische Apogamie mit einem Vorgang verbunden sein muß, der den Kernen des Gametophyten anstatt der für sie typischen haploiden die diploide Chromosomenzahl verleiht. Das kann erstens durch Aposporie geschehen, also dadurch, daß eine normale diploidchromosomige Sporophytenzelle unmittelbar zu einem Gametophyten auswächst, und zweitens dadurch, daß der Gametophyt zwar wie gewöhnlich aus einer Spore entsteht, daß aber bei der Sporenbildung die sonst stattfindende Reduktionsteilung unterbleibt. Für beide Möglichkeiten sind Beispiele bekannt, bei den höheren Pflanzen ist die letztere die häufiger vorkommende. Es ist dabei wichtig festzustellen, daß diese Ausstattung des Eies mit der diploiden Chromosomenzahl an sich noch keineswegs etwa genügt, ihm die Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwickelung zu verleihen. Das ergeben theoretische Erwägungen, die durch Versuche von El. und Em. Marchal an Laubmoosen bestätigt werden; es gelang diesen Forschern, experimentell bei Laubmoosen diploidchromosomige Gametophyten zu erzeugen, und deren Eier erwiesen sich als befruchtungsbedürftig.

Somatische Parthenogenesis findet sich

zunächst bei einigen Farnen. Besonders sorgfältig untersucht ist Marsilia Drummondii (Shaw 1897, Strasburger 1907), die innerhalb der artenreichen Gattung Marsilia die einzige parthenogenetische Art zu sein scheint. Soweit wenigstens andere Arten der Gattung cytologisch untersucht sind, sind sie normal amphimiktisch und besitzen im Gametophyten Kerne mit je 16, im Sporophyten Kerne mit je 32 Chromosomen. Bei Marsilia Drummondii aber führen die Kerne sowohl der Prothallien wie der Keimanlagen je 32 Chromosomen, also die diploide Anzahl. Das beruht darauf, daß bei der äußerlich normal verlaufenden Sporenbildung die Reduktionsteilung unterbleibt. Auch die Spermatozoen und die Eier besitzen die unreduzierte Chromosomenzahl. Zu einer Befruchtung kommt es indessen nie. Trotzdem entwickelt sich das unbefruchtete Ei zu einem Embryo, und die Entwickelung dieser somatisch parthenogenetischen Keime zum Sporophyten verläuft durchaus übereinstimmend mit der geschlechtlich erzeugter Embryonen bei anderen Marsilia-Arten.

Die ganz neuerdings von Bruchmann (1912) nachgewiesene parthenogenetische Keimbildung bei verschiedenen Selaginella-Arten dürfte ebenfalls als somatische Parthenogenesis aufzufassen sein und sich der Marsilia-Parthenogenesis in allem Wesentlichen anschließen.

Wurde bei Marsilia Drummondii den Kernen des Gametophyten die diploide Chromosomenzahl durch das Unterbleiben der Reduktionsteilung bei der Sporenbildung gesichert, so kann sich bei anderen zu den Polypodiaceen gehörigen Farnen die somatische Parthenogenesis auch mit Aposporie kombinieren. So z. B. bei Athyrium filix femina var. clarissima Bolton und bei Scolopendrium vulgare var. crispum Drummondae (Farmer und Digby 1907). In ähnlicher Weise, wie das für die apogamen Farne geschildert wurde, entstehen hier durch Aposporie Prothallien aus Wedelzellen und an diesen Prothallien Embryonen, die nun hier aber nicht aus vegetativen Gametophytenzellen hervorgehen, sondern aus dem unbefruchteten Ei. Der ganze Entwickelungsgang vollzieht sich nachweislich ohne Wechsel der Chromosomenzahl, und da der Vergleich mit den sexuell gebliebenen Varietäten derselben Arten ergibt, daß es sich nur um die diploide Chromosomenzahl handeln kann, liegt also somatische Parthenogenesis vor.



Fig. 3. A Marsilia Drummondii. Parthenogenetisch entstandene Keimanlage. B Marsilia vestita. Geschlechtlich erzeugte Keimanlage; im und am Archegoniumhals abgestorbene Spermatozoiden. In A ist die Kanalzelle erhalten, in B der Archegoniumhals offen. Nach Strasburger.

Als zu dieser gehörig haben sich auch alle bisher von Phanerogamen genauer bekannten Fälle von Parthenogenesis erwiesen. Doch kombiniert sich bei ihnen die Parthenogenesis seltener als bei den Farnen mit Aposporie, meistens wird es durch das Unterbleiben der Reduktionsteilung bewirkt, daß die Gametophyten diploidchromosomige Kerne erhalten.

Parthenogenetische Blütenpflanzen finden sich innerhalb der verschiedensten Familien, und sie scheinen ohne Ausnahme

Gattungen anzugehören, zu denen auch noch typisch sexuell gebliebene Arten zu rechnen sind. Die wichtigsten Untersuchungen darüber sollen nach ihrer historischen Reihenfolge im folgenden kurz besprochen werden.

Zum ersten Male wurde Parthenogenesis bei einer Blütenpflanze durch Juel 1900 an der Komposite Antennaria alpina gefunden. Diese Pflanze ist zweihäusig und kommt fast nur in weiblichen Stöcken vor, doch finden sich, selten, auch männliche Individuen, und so ist es begreiflich, daß auch Bastarde zwischen Antennaria alpina und dioica gefunden worden sind (von Simmons 1908 in Lappland); denn die Pollenentwickelung verläuft zwar bei den Männchen der Antennaria alpina gestört, es finden sich aber immerhin noch einige normale Mikrosporen vor. Für die normale Keimbildung der Art können aber diese männlichen Exemplare bei ihrer außerordentlichen Seltenheit keine Rolle spielen. In der Tat erfolgt die Embryogenese auch unabhängig von aller Bestäubung und Befruchtung. Dabei unterbleibt bei der Embryosackbildung die bei den typisch sexuellen Antennarien stattfindende Vierteilung der Embryosackmutterzelle, so daß diese selbst direkt zur Makrospore wird. Natürlich fällt damit auch die sonst an dieser Stelle durchgeführte Reduktionsteilung aus, und da auch bei der weiteren Ausgestaltung des Makrosporeninhaltes, also bei der Ausbildung des Gametophyten, eine solche nicht eingeschaltet wird, so resultiert ein Gametophyt, dessen Kerne die diploide Chromosomenzahl führen. Im übrigen ist er durchaus normal gestaltet, und das Ei entwickelt sich nun ohne Bestäubung und Befruchtung unmittelbar zum Embryo. In allen Kernen beträgt die Chromosomenzahl etwa 45 bis 50, und da es so gut wie sicher ist, daß diese Zahl für Antennaria alpina als die für den Sporophyten charakteristische diploide Chromosomenzahl anzusehen ist, so liegt also somatische Parthenogenesis vor. Wahrscheinlich findet sich diese noch bei

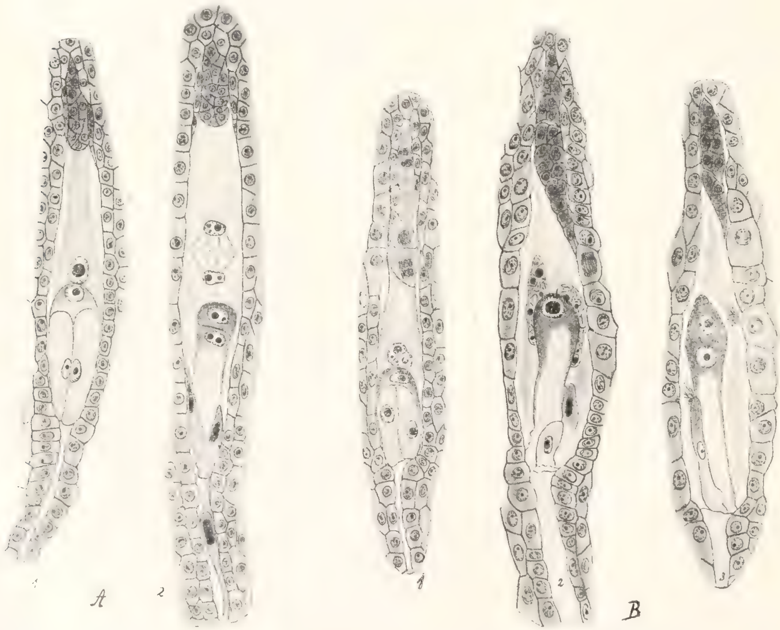


Fig. 4. A Antennaria dioica. Normale geschlechtliche Embryobildung. 1 Befruchtungsreifer Embryosack, unten der Eiapparat, oben die Antipodenwucherung. 2 Embryo zweizellig. In der Mikropyle noch Reste des Pollenschlauchs; neben dem Embryo die verfallenden Synergiden. B Antennaria alpina. Parthenogenetische Embryobildung. 1 Fertig ausgebildeter Embryosack. 2 Die Eizelle beginnt zu wachsen, die Polkerne bereiten sich zur Teilung vor. In der Mikropyle keine Spur eines Pollenschlauches. 3 Embryo zweizellig, Polkerne in Teilung. Nach Juel.

anderen Antennaria-Arten, so bei den nordamerikanischen Antennaria fallax, A. neodioica, A. canadensis und anderen (Leavitt und Spalding 1905). Sicher aber ist, daß keineswegs alle Arten der Gattung parthenogenetisch sind; Antennaria dioica z. B. ist befruchtungsbedürftig geblieben, bei ihr finden sich auch die Anomalien bei der Pollen- und Embryosackbildung nicht, die Juel bei der parthenogenetischen Art feststellte.

Genau ebenso liegen die Verhältnisse innerhalb der großen Rosaceen-Gattung Alchimilla. Neben amphimiktischen Arten finden sich, und zwar innerhalb der Sektion Eualchimilla, apomiktisch gewordene (Murbeck 1901, Strasburger 1904). Wie bei Antennaria alpina unterbleibt bei der Entwickelung des Embryosackes die Reduktionsteilung, und es entsteht somit ein durchaus normal gestalteter Gametophyt mit typischem Eiapparat, aber mit der unreduzierten Chromosomenzahl in seinen Kernen. Aus dem Ei bildet sich der Embryo, ohne daß vorher Bestäubung und Befruchtung erfolgte. Die Chromosomenzahl, die im Sporophyten und Gametophyten der parthenogenetischen Alchimillen durchgehends beibehalten wird, beträgt 64, und da sich unter den Eualchimillen noch einige amphimiktisch gebliebene Vertreter finden, bei denen die Reduktion während der Sporenbildung noch stattfindet, so ließ es sich ganz sicher feststellen, daß die reduzierte Chromosomenzahl hier 32, die diploide 64 beträgt. Also haben wir es auch hier mit somatischer Parthenogenesis zu tun. Die Pollenentwickelung verläuft bei fast allen parthenogenetischen Alchimillen hochgradig gestört.

Innerhalb der Ranunculaceen-Gattung Thalictrum ist Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens festgestellt worden (Overton 1902). Die Art ist streng diözisch und verdient deshalb besondere Beachtung, weil sich bei ihr am selben Stock amphimiktische und apomiktische Blüten finden. Die Pollenbildung verläuft hier zum Unterschied von den parthenogenetischen Antennarien und Alchimillen durchaus normal und ergibt keimfähige Mikrosporen. Dabei findet die Reduktion der diploiden Chromosomenzahl 24 auf die haploide 12 statt. Das gleiche kann auch bei der Makrosporenentwickelung eintreten, und es ergibt sich dann ein Gametophyt, der, wie üblich, haploidchromosomige Kerne besitzt, und dessen Ei sich nur nach Befruchtung zum Embryo weiter bildet. Daneben aber finden sich Ovula, in denen bei der Entwickelung des Embryosackes die Chromosomenreduktion unterbleibt, so daß also bei der Keimung der Makrospore ein Gametophyt entsteht, dessen Kerne die diploide Chromosomenzahl 24 besitzen. Das Ei in diesen Samenknospen ergibt unbefruchtet einen Keimling, diese Blüten also sind somatisch parthenogenetisch. Es mögen noch andere Thalictrum-Arten sich so verhalten, für Th. Fendleri wird Parthenogenesis angegeben (von Day 1896), Th. dioicum dagegen ist sicher durchaus befruchtungsbedürftig.

Durch Kastrationsversuche zeigte Raunkiaer (1903), daß zahlreiche Arten der Kompositengattung Taraxacum, darunter der gemeine Löwenzahn, T. officinale, imstande sind, bei sicherem Ausschluß der Befruchtung keimfähige Samen zu liefern. Das ist seitdem bei vielen Arten genauer untersucht worden (Murbeck 1904, Juel 1905, Rosenberg 1909, Ikeno 1910, Schkorbatow 1911). Nur von einer Art, dem japanischen T. platycarpum, ist es bis jetzt sicher, daß sie befruchtungsbedürftig ist, von T. confertum ist es wahrscheinlich, da bei dieser Art nach Rosenberg eine typische Tetradenteilung in der Embryosackmutterzelle mit Reduktion der diploiden Chromosomenzahl 16 auf 8 vorkommt. Die anderen untersuchten Arten, mehr als 12, sind sicher parthenogenetisch. Am genauesten untersucht ist T. officinale, bei dessen Embryosackentwickelung keine Reduktion stattfindet, so daß die Kerne des Gametophyten die diploide Chromosomenzahl 26 erhalten. Der Embryo entsteht aus dem Ei. Bei der Pollenbildung tritt eine Reduktion der Chromosomenzahl ein, es ergibt sich daraus, daß die haploide Zahl 13 beträgt, daß die Parthenogenesis bei Taraxacum also als somatische anzusehen ist. Bei anderen T. Arten, so bei T. decipiens, speciosum u. a. verläuft die Mikrosporenentwickelung so gestört, daß die fertigen Staubbeutel überhaupt keinen Pollen mehr enthalten.

Ebenfalls parthenogenetisch ist die tropische Thymeläacee Wikstroemia indica (Winkler 1904 und 1905, Strasburger 1909). Von diesem Strauch werden einige Exemplare im botanischen Garten zu Buitenzorg kultiviert, die das ganze Jahr hindurch reichlich blühen und fruchten, obwohl normaler Pollen sehr selten ist. Daß diese Fruchtbildung ohne Mitwirkung des männlichen Elementes erfolgt, wurde durch Kastrationsversuche sichergestellt. Die zytologische Untersuchung ergab, daß der Embryo aus der Eizelle hervorgeht, und daß bei der Embryosackentwickelung die Reduktionsteilung unterbleibt. So wird die ganze Entwickelung mit der Chromosomenzahl 52 durchgeführt, und da bei der Mikrosporenbildung 26 als haploide Zahl auftritt, ist 52 als die diploide Chromosomenzahl und die Parthenogenesis der W. indica als somatische anzusehen. Ob das für alle

Sippen der sehr polymorphen Art gilt, ist nicht sicher. Untersucht sind nur die Buitenzorger Stöcke, die wahrscheinlich aus Indien stammen. An Herbarmaterial von W. indica, das aus der Südsee stammte, fand Straßburger gekeimte Pollenkörner auf den Narben, so daß hier ähnlich wie bei Thalictrum purpurascens neben parthenogenetischen Rassen amphimiktische existieren mögen. W. canescens ist sicher amphimiktisch, die anderen Arten der Gattung wohl auch.

Die Kompositen, liefern noch innerhalb der sehr artenreichen Gattung Hieracium die interessantesten Parthenogenesisfälle, die wir bei den höheren Pflanzen kennen (Raunkiaer 1903, Ostenfeld 1903, 1904, 1906, 1910, Murbeck 1904, Rosenberg 1906 und 1907). Wir können für unsere Zwecke die Hieracien in drei Gruppen bringen, von denen die erste alle diejenigen Arten umfaßt, bei denen die normale Amphimixis in der typischen Form beibehalten worden ist. Hierher gehören von der Untergattung Stenotheca alle bisher untersuchten Arten (das sind allerdings nur 2), von der Untergattung Archieracium unter 60 untersuchten Arten nur drei, von der Untergattung Pilosella nur Hieracium auricula (die anderen Arten vielleicht partiell). Zur zweiten Gruppe zählen alle Hieracien, die rein somatisch parthenogenetisch wie die Eualchimillen sind, bei denen also die Diploidchromosomigkeit des Gametophyten durch Ausschaltung der Reduktionsteilung erreicht wird. Zur dritten Gruppe endlich sind diejenigen Hieracien zu rechnen, bei denen sich die somatische Parthenogenesis mit Aposporie kombiniert.

Es sei zunächst das Verhalten von Hieracium flagellare geschildert. Die Pollenentwickelung verläuft bei dieser Art normal und liefert Mikrosporen, deren Kerne die haploide Chromosomenzahl 21 besitzen. Die Makrosporenentwickelung kann ebenfalls normal vor sich gehen. Der Nucellus besteht bei den Hieracien nur aus einer Archesporzelle und einer diese umhüllenden Epidermiszellenlage. Die Archesporzelle stellt zugleich die Embryosackmutterzelle vor, die durch eine Tetradenteilung vier Makrosporen liefert, von denen die innerste zur Keimung gelangt, also zum Embryosack wird. Bei der Tetradenteilung wird die Chromosomenzahl von 42 auf 21 reduziert, der Gametophyt hat also haploide Kerne, und die ganze Entwickelung verläuft also durchaus typisch. Das ist aber bei Hieracium flagellare nur selten so. Neben Blüten, in denen normale Verhältnisse herrschen, die also amphimiktisch geblieben sind, finden sich in demselben Blütenköpfchen zahlreiche andere, bei denen Apomixis vorhanden ist. Dann geht die Makrospore zugrunde, und an ihrer Stelle liefert eine somatische Zelle des Sporophyten den Embryosack. Das kann eine Epidermiszelle des Nucellus, aber auch eine Zelle aus der Chalazagegend oder vom Integumente

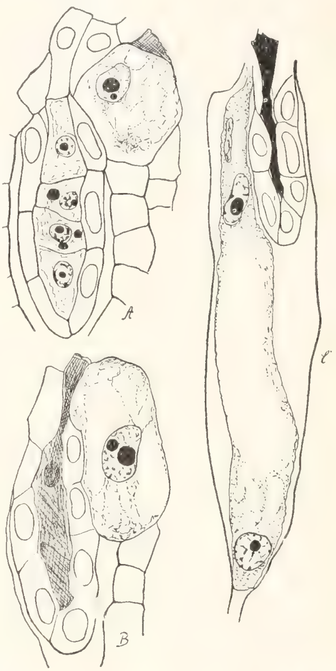


Fig. 5. Hieracium flagellare. A Makrosporentetrade, daneben eine Integumentzelle, die sich zum Embryosack weiter entwickeln wird. B Die Makrosporentetrade desorganisiert, während die Integumentzelle sich vergrößert hat. C Die Integumentzelle hat sich zu einem vorläufig noch 2kernigen Ersatzembryosack ausgebildet; daneben die Reste der Makrosporentetrade. Nach Rosenberg.

sein. Sie wird also zum Ersatzembryosack, und in ihr geht dann die Entwickelung weiter wie in einem normalen aus der Makrospore entstandenen Embryosack: Eizelle, Synergiden und Antipoden werden ausgebildet und zwei Polkerne verschmelzen miteinander. Die Eizelle des so entstandenen Embryosackes, dessen Kerne natürlich alle die somatisch diploide Chromosomenzahl besitzen, teilt sich dann und bildet einen Embryo, ohne befruchtet zu sein. Wir haben es also wieder mit somatischer Parthenoge-

nesis zu tun, und zwar in Kombination mit Aposporie. Denn der Gametophyt entsteht ja nicht aus der Spore, sondern aus einer vegetativen Zelle des Sporophyten. Es ist sehr merkwürdig, daß diese Zelle nicht direkt zu einem Adventivembryo auswächst, wie das z. B. bei Caelebogyne ilicifolia der Fall ist, sondern daß sie sich erst zum Embryosack umwandelt und den Keimling erst aus dem Ei hervorgehen läßt.

Ganz ähnlich wie Hieracium flagellare verhält sich H. excellens, auch bei ihm finden sich also apomiktische und amphimiktische Blüten in der selben Infloreszenz. Nur ist hier die Zahl der normalen Embryosäcke verhältnismäßig größer als bei der ersterwähnten Art, und so ist es verständlich, daß Ostenfeld bei Bestäubung von H. excellens mit Pollen von H. aurantiacum Bastarde bekam. Nun findet sich aber bei H. excellens neben der normalen und der aposporen Entstehungsweise des Embryosackes noch eine dritte, die aber seltener ist, als die beiden anderen: es teilt sich nämlich die Embryosackmutterzelle nur einmal und zwar mit der unreduzierten Chromosomenzahl. Auch so ergibt sich natürlich ein Gametophyt, dessen Kerne mit der diploiden Chromosomenzahl ausgerüstet sind; es kommt das aber nicht durch Aposporie, sondern durch Ausbleiben der Reduktionsteilung zustande. —

Somatische Parthenogenesis nach dem Eualchimillen-Schema findet sich nach Shibata und Miyake (1908) bei Houttuynia cordata, einer in Ostasien weit verbreiteten Saururacee. Die Pollenbildung verläuft hier ganz anormal, bei der Makrosporenbildung unterbleibt die Reduktion der diploiden Chromosomenzahl (56). Sonst aber bildet sich der Embryosack typisch aus, und aus dem Ei entsteht der Embryo ohne Befruchtung.

Auch in der Familie der Urticaceen finden sich neben zahlreichen amphimiktischen Arten einige wenige apomiktische. Treub (1905) hatte bei Elatostema acuminatum Apomixis konstatiert, doch ist der Fall auch nach der Nachuntersuchung durch Strasburger (1910) noch nicht völlig geklärt. Dagegen liegt sicher somatische Parthenogenesis vor bei dem diözischen Elatostema sessile (Modilewsky 1908, Strasburger 1910). Hier entwickelt sich die Archesporzelle ohne Tetradenteilung direkt zum Embryosack, der streng typisch ausgebildet erscheint. Seine Kerne haben die diploide Chromosomenzahl 32. Der Embryo wird von der Eizelle geliefert, und zwar ohne Befruchtung; männliche Blüten scheinen bei den untersuchten Exemplaren überhaupt gar nicht vorzukommen, und die parthenogenetisch entstandenen Samen ergeben stets nur rein weibliche Pflanzen.

In mannigfacher Hinsicht interessante Verhältnisse finden sich in der Familie der Burmanniaceen. Hier fand Ernst (1909) zuerst bei der javanischen Burmannia coelestis Apomixis, während B. candida und B. Championi sowie viele andere Arten der Familie befruchtungsbedürftig sind. Bei B. coelestis unterbleibt die Reduktionsteilung bei der Embryosackbildung, und der diploide Gametophyt bildet sich zumeist normal aus; doch besteht sein Eiapparat häufig nicht aus 1 Ei + 2 Synergiden, sondern aus 2 Eiern + 1 Synergide oder gar aus 3 Eiern. Alle diese Eier sind entwickelungsfähig ohne Befruchtung, wahrscheinlich auch ohne daß die Blüte überhaupt bestäubt wurde. Es liegt also somatische Parthenogenesis vor. Die Pollenentwickelung ist wiederum gestört. Auch die zu derselben Familie gehörige Thismia javanica ist apomiktisch (Ernst und Bernard 1909, K. Meyer 1909), und zwar auch wieder somatisch parthenogenetisch, da der Keimling aus dem Ei entsteht, und der Gametophyt infolge Unterbleibens der Reduktionsteilung die diploide Chromosomenzahl (12 bis 16) in seinen Kernen führt.

Endlich hat Schadowsky (1911) es wahrscheinlich gemacht, daß die saprophytische Polygalacee Epirrhizanthes cylindrica, die ebenfalls in Java einheimisch ist, somatisch parthenogenetisch ist. Doch bedarf der Fall erneuter Untersuchung, da von Wirz (1910) und Reiser (1910) die Art als amphimiktisch bezeichnet wird.

β) Die generative Parthenogenesis. Das Wesen der generativen Parthenogenesis besteht darin, daß sich aus einem unbefruchteten Ei, dessen Kern mit der haploiden Chromosomenzahl ausgerüstet ist, ein Sporophyt bildet. Beispiele dafür kennen wir bisher im ganzen Pflanzenreich nur bei gewissen Algen; weder bei Archegoniaten noch bei Phanerogamen ist bis jetzt ein Fall von generativer Parthenogenesis bekannt geworden. Doch muß es als wahrscheinlich bezeichnet werden, daß sie sich auch bei höheren Pflanzen wird feststellen oder experimentell induzieren lassen. Denn im Tierreich ist sie nicht selten. Hier findet sich z. B. bei der Biene und bei Hydatina senta spontane generative Parthenogenesis, denn bei beiden Arten gehen die Männchen aus unbefruchteten haploidchromosomigen Eiern hervor. Vor allem aber sind hier zu erwähnen die Fälle induzierter, experimenteller Parthenogenesis, bei denen durch gewisse Maßnahmen normale Eier von Seeigeln, Fröschen usw. gezwungen werden, sich ohne Befruchtung und ohne regenerative Verdoppelung der Chromo-

somenzahl zu entwickeln. Aehnliches mag sehr wohl auch bei höheren Pflanzen möglich sein.

So sind es nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse nur gewisse Algen, die uns Beispiele für generative Parthenogenesis liefern.

Da ist zunächst die schon seit 1857 bekannte, von Braun entdeckte Parthenogenesis der Chara crinita zu erwähnen. Diese weit verbeitete streng diözische Pflanze vermehrt sich durch ihre Oosporen, obwohl männliche Exemplare an den allermeisten Standorten der Pflanze vollständig fehlen. Da sonst keimfähige Oosporenfrüchte bei den Charen nur nach erfolgter Befruchtung der Oogonien entstehen, müssen sie bei Ch. crinita parthenogenetisch sich ausbilden. Das wurde durch besondere Kulturversuche auch experimentell bewiesen (Migula 1897). Die Chromosomenzahl beträgt 18 (Strasburger 1908), dieselbe Zahl findet sich auch in den Kernen der sexuell gebliebenen Ch. fragilis. Zweifellos ist das für Ch. crinita die haploide Zahl, denn da bei der Bildung der Spermatozoen und Eier keine Reduktionsteilung stattfindet, muß die oogonientragende Generation als die haploide angesehen und angenommen werden, daß die Chromosomenreduktion beim Beginn der Oosporenkeimung durchgeführt wird. Es liegt demgemäß bei Ch. crinita generative Parthenogenesis vor. Ob eine Befruchtung bei der Pflanze noch möglich ist, ist nicht bekannt, muß aber wohl als wahrscheinlich gelten. Denn es gibt Formen der Ch. crinita, z. B. im Lago di Pergusa bei Castragiovanni in Sizilien, bei denen männliche Stöcke so häufig sind, daß auf zwei weibliche Individuen ein männliches kommt (Roß 1905); das ist wohl nur möglich, wenn Amphimixis eingreift.

Dann sind vor allem die Konjugaten zu erwähnen, bei denen es Klebs (1896) gelungen ist, experimentell Parthenogenesis zu erzwingen.

Es gelang ihm, bei drei Spirogyra-Arten dadurch künstlich Parthenogenesis herbeizuführen, daß er die Protoplasten der Gameten durch wasserentziehende, dabei nicht schädliche Substanzen an der Vereinigung hinderte. Es entstanden dann Parthenosporen, die im Bau und der Keimfähigkeit vollständig mit den Zygoten übereinstimmten und sich von diesen nur durch etwas geringere Größe und späteren Eintritt der Keimung unterschieden. Nicht jede beliebige vegetative Zelle kann zur Parthenosporen-Bildung gezwungen werden, sondern nur solche Zellen, die in der Vorbereitung zur Konjugation begriffen sind, und zwar ist der richtige Moment dann herangekommen, wenn die bereits durch Fortsätze vereinigten Zellen beginnen, ihren Turgor herabzusetzen und sich zu kontrahieren. In früheren Stadien befindliche Zellen werden einfach wieder vegetativ. Das ist wichtig, da dadurch der ganze Vorgang als echte Parthenogenesis gekennzeichnet wird; denn die Zellen, die in Entwickelung treten, ohne mit einander zu verschmelzen, sind keine gewöhnlichen vegetativen Zellen, sondern echte Keimzellen.

Die zytologischen Verhältnisse sind hier zwar noch nicht bekannt, trotzdem ist es sicher, daß die Parthenogenesis als generative anzusehen ist, da der Spirogyra-Faden haploid, die Zygote diploid ist. Bei deren Keimung findet die Reduktionsteilung statt (Karsten 1908, Troendle 1911), und man wird einfach annehmen dürfen, daß bei der Keimung der Parthenosporen alle Teilungen typisch verlaufen, wie das ja gar nicht anders sein kann, da nur haploidchromosomige Kerne vorhanden sind.

Wahrscheinlich ist die Befähigung zu solcher fakultativer generativer Parthenogenesis innerhalb der Familie der Zygnemaceen weiter verbreitet. Klebs konnte sie auch noch bei einigen Desmidiaceen nachweisen. Ueberhaupt werden sich vermutlich bei den Algen und auch bei den Pilzen noch zahlreiche Fälle spontaner oder experimentell induzierter Parthenogenesis finden lassen; die darüber vorliegenden Angaben (z. B. über Cutleria, Saprolegnia u. a.) können hier nicht erwähnt werden, da es sich durchgehends um noch nicht näher untersuchte Vorkommnisse handelt. —

In unmittelbarem Anschluß an die generative Parthenogenesis ist die Erscheinung der Merogonie zu besprechen, d. h. die erfolgreiche Befruchtung eines kernlosen Eibruchstückes durch eine männliche Keimzelle. Es handelt sich dabei um künstlich kernlos gemachte Eifragmente, die durch das Eindringen der männlichen Keimzelle einen neuen haploiden Kern erhalten und sich mit diesem ohne regenerative Verdoppelung der Chromosomenzahl entwickeln. Das merogonisch entstandene Lebewesen ist demnach haploidchromosomig, und es liegt damit eine völlige Analogie zur generativen Parthenogenesis vor, mit dem Unterschiede, daß bei der Merogonie die Kerne nicht vom mütterlichen, sondern vom väterlichen Keimzellkern abstammen, und der entwickelungserregende Reiz derselbe wie bei der normalen Befruchtung ist, während er bei der Parthenogenesis in irgendeinem anderen Faktor zu suchen ist.

Merogonie wurde zuerst von O. und R. Hertwig (1887), Boveri (1889), Delage (1899) und anderen bei Tieren festgestellt:

für Pflanzen ist sie bisher nur bei dem Tang Cystosira barbata gefunden worden (Winkler 1901). Wird bei dieser Pflanze das Ei in einen kernlosen und einen kernhaltigen Teil zerlegt und sofort darnach spermatozoenhaltiges Wasser zugesetzt, so gelingt es manchmal, aus den beiden Eiteilen, nachdem in jeden je ein Spermatozoon eingedrungen war, Keimlinge zu züchten. Die Kernverhältnisse sind zytologisch noch zu untersuchen. Da das Eibruchstück kernlos war und der Kern des Spermatozoons natürlich die haploide Chromosomenzahl besitzt, so ist es so gut wie sicher, daß auch die Kerne des Sporophytenembryos haploidchromosomig sind. Denn an eine regenerative Verdoppelung der Chromosomen ist kaum zu denken, da eine solche in allen daraufhin untersuchten Fällen tierischer Merogonie unterbleibt.

3. Die Ursachen der Apogamie und Parthenogenesis. Bei der Frage, wodurch in jedem einzelnen Falle Parthenogenesis oder Apogamie bedingt werden, müssen wir unterscheiden zwischen habitueller und fakultativer Apomixis. Fakultativ nennen wir die Apomixis, wenn sie nur dann zustande kommt, wenn ein ganz bestimmter nachweisbarer Außenreiz sie auslöst; habituell ist sie, wenn für ihren Eintritt kein nachweisbarer Außenfaktor verantwortlich gemacht werden kann.

Fakultative Parthenogenesis kennen wir bis jetzt nur bei einigen Algen und Pilzen (Klebs). Sie kann hier durch verschiedenartige Reize ausgelöst werden, z. B. durch Aenderungen der Temperatur und der physikalisch-chemischen Konstitution des Mediums (vgl. unten „Physiologie der Fortpflanzung“).

Dabei bleibt es vorerst freilich völlig unbekannt, wie der entwickelungserregende Reiz wirkt, und wodurch er die Gametenverschmelzung zu ersetzen imstande ist. Wir wissen eben nur, welche Außenfaktoren für die Auslösung der Eientwickelung in Betracht kommen.

Bei der habituellen Parthenogenesis aber ist auch das noch nicht einmal der Fall. Allerdings sind schon sehr verschiedene Faktoren als das veranlassende Moment für den Eintritt der apomiktischen Keimerzeugung angesprochen worden. So z. B. physikalisch-chemische Zustandsänderungen in der Umgebung des Eies, die auf dieses in ähnlicher Weise parthenogenesisauslösend wirken sollten, wie die Mediumsänderungen bei den erwähnten Algen. Doch ist diese Annahme rein hypothetisch; wir wissen bis jetzt nichts von solchen Zustandsänderungen, und es ist klar, daß die Faktoren, die die fakultative Apomixis auslösen können, keineswegs auch die habituelle bedingen müssen. Ferner hat man angenommen, der Zufluß besonderer und besonders reichlicher Nährstoffe zu den Samenanlagen löse die apomiktische Keimbildung aus. Aber auch diese und andere Hypothesen sind durchaus unbegründet (man vgl. die eingehende Erörterung in dem unten zitierten Buch von Winkler 1908, S. 126ff.). Und das gilt auch von der Vermutung, daß zwischen der Apomixis und der Chromosomenzahl Beziehungen bestünden, die vielleicht kausaler Natur seien. Eine solche Annahme liegt ja an sich nahe. Alle bisher bekannte Parthenogenesis bei den höheren Pflanzen ist somatisch, und da sich die Eier dieser parthenogenetischen Pflanzen von denen der amphimiktischen Pflanzen abgesehen von ihrer Entwickelungsfähigkeit durch den Besitz der diploiden Chromosomenzahl unterscheiden, konnte vermutet werden, daß das Vorhandensein dieser sonst erst nach der Befruchtung zustande kommenden Chromosomenzahl den Eiern die Entwickelung ermögliche (Strasburger). Aber das trifft nicht zu. Denn es gibt Zellen mit haploiden Kernen, die dennoch entwickelungsfähig sind, und solche mit diploiden Kernen, die es trotzdem nicht sind. Ueberdies ist es Em. und El. Marchal gelungen, bei Laubmoosen die Eier experimentell diploidchromosomig zu machen; dennoch waren die Eier nicht parthenogenetisch geworden, sondern bedurften der Befruchtung, um sich zu Sporophyten zu entwickeln. —

Neuerdings ist mehrfach darauf hingewiesen worden, daß apomiktische Pflanzen oft relativ hohe Chromosomenzahlen haben, und daß diese das Doppelte oder ein Mehrfaches der Chromosomenzahl betragen, die bei amphimiktisch gebliebenen Arten derselben Gattung oder Familie vorkommt (zusammengestellt z. B. von Stomps 1910, S. 32ff). Aber auch daraus lassen sich vorläufig noch gar keine Schlüsse ziehen. Denn starke Schwankungen in der Chromosomenzahl sind auch sonst innerhalb mancher Gattungen bekannt (z. B. Drosera, Crepis u. a.), ohne daß bei den Arten mit den höheren Zahlen Apomixis eingetreten wäre.

So vermögen wir, alles in allem, über die Ursache und Auslösung der habituellen Parthenogenesis zur Zeit noch nichts Sicheres auszusagen.

4. Die biologische Bedeutung von Apogamie und Parthenogenesis. Die biologische Bedeutung von Apogamie und Parthenogenesis liegt natürlich vor allem darin, daß die mit einer der beiden Apomixis-Arten ausgestatteten Pflanzen hinsichtlich der Samenproduktion unabhängig von denjenigen äußerenFaktoren werden, auf die bestäubungsbedürftige Pflanzen angewiesen sind. Selbst in Jahren also, in denen zur Blütezeit In-

sektenmangel oder naßkalte Witterung oder ähnliche die Bestäubung erschwerende Umstände herrschen, wird die apomiktische Samenbildung reichlich erfolgen können. Für diözische Pflanzen kommt als weiterer biologischer Vorteil dazu, daß weibliche Stöcke vermöge ihrer Parthenogenesis oder Apogamie auch an Standorten fruchten und sich erhalten können, wo männliche Individuen ganz fehlen oder sehr selten sind.

Diese Sicherung der Samenproduktion wird freilich erkauft durch den Verzicht auf die Vorteile, die mit der Amphimixis wohl verbunden sind. Daß dieser Verzicht aber für einen erheblichen Zeitraum den Fortbestand der Art nicht gefährdet, zeigt die große Verbreitung in so ungeheurer Individuenzahl z. B. des habituell parthenogenetischen Taraxacum officinale. Es ist also zweifellos nicht gerechtfertigt, wenn Lignier (1912) annimmt, daß Bennetites Morieri parthenogenetisch gewesen und deshalb rapid ausgestorben sei. Andererseits ergibt ein Vergleich der Verbreitung und des Individuenreichtums z. B. der parthenogenetischen und der sexuell gebliebenen Hieracien, daß der mit der Befähigung zu apomiktischer Samenbildung gegebene Vorteil nicht so groß ist, den apomiktischen Pflanzen die Verdrängung verwandter befruchtungsbedürftiger Arten zu ermöglichen. — Im Vergleich zu der dritten Art der Apomixis, der Propagation durch Ausläufer, Adventivsprosse usw. bieten die Parthenogenesis und die Apogamie den Vorteil, daß die apomiktische Pflanze nicht auf die Ausnutzung der Verbreitungseinrichtungen zu verzichten braucht, die gerade die Samen und Früchte zu den Hauptverbreitungsorganen stempeln.

Literatur. *Die Literatur über Parthenogenesis bei Pflanzen bis 1908 ist vollständig in dem Werk von Winkler zusammengestellt. Hier soll daher nur die wichtigere seitdem erschienene Literatur nachgetragen werden.* — **W. Arnoldi,** *Beiträge zur Morphologie der Keimung von Salvinia natans. Flora, Bd.* **100**, *S. 121 bis 139, 1909.* — **H. Bruchmann,** *Zur Embryologie der Selaginellaceen. Flora, Bd.* **104**, *S. 180 bis 224, 1912.* — **A. Ernst,** *Apogamie bei Burmannia coelestis Don. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd.* **27**, *S. 157 bis 168, 1909.* — **A. Ernst und Ch. Bernard,** *Embryologie von Thismia javanica J. J. S. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, 2. Sér., Vol.* **8**, *p. 48 bis 61, 1909.* — **Dieselben,** *Beiträge zur Embryologie von Thismia clandestina Miq. und Thismia Versteegi Sm. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, 2. Sér., Vol.* **9**, *p. 70 bis 78, 1911.* — **A. Ernst und Ed. Schmid,** *Embryosackentwicklung und Befruchtung bei Rafflesia Patma Bl. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd.* **27**, *S. 176 bis 186, 1909.* — **M. Hartmann,** *Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Jena 1909.* — **S. Ikeno,** *Sind alle Arten der Gattung Taraxacum parthenogenetisch? Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd.* **28**, *S. 394 bis 397, 1910.* — **G. Karsten,** *Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis Ktzg. Flora, Bd.* **99**, *S. 1 bis 11, 1908.* — **O. Lignier,** *Le Bennetites Morieri (Sap. et Mar.) Lignier se reproduisait probablement par parthénogénèse. Bull. de la Soc. Botan. de France, T.* **58**, *p. 224 bis 227, 1911.* — **K. Meyer,** *Untersuchungen über Thismia clandestina. Bull. de la Soc. Imp. d. Natural. de Moscou, p. 1 bis 18, 1909.* — **J. Modilewsky,** *Zur Samenentwickelung einiger Urticifloren. Flora, Bd.* **98**, *S. 423 bis 470, 1908.* — **C. H. Ostenfeld,** *Further Studies on the Apogamy and Hybridization of the Hieracia. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd.* **4**, *S. 241 bis 285, 1910.* — **R. Reiser,** *Beiträge zur Kenntnis der Gattung Epirrhizanthes. Bull. de l'Acad. d. Sciences de Cracovie, Sér. B, p. 351 bis 358, 1910.* — **A. Schadowsky,** *Beiträge zur Embryologie der Gattung Epirrhizanthes Bl. Biolog. Zeitschr. Moskau, Bd.* **2**, *S. 29 bis 55, 1911.* — **L. Schkorbatow,** *Parthenogenetische und apogame Entwickelung bei den Blüthenpflanzen. Entwickelungsgeschichtliche Studien an Taraxacum officinale Wigg. Charkow 1911.* — **K. Shibata und K. Miyake,** *Ueber Parthenogenesis bei Houttuynia cordata. Botan. Magazine. Tokyo, Vol.* **22**, *p. 141 bis 144, 1908.* — **T. J. Stomps,** *Kerndeeling en Synapsis bij Spinacia oleracia L. Diss. Amsterdam 1910.* — **E. Strasburger,** *Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Jena 1909.* — **Derselbe,** *Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd.* **47**, *S. 245 bis 288, 1910.* — **A. Troendle,** *Ueber die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Botanik, Bd.* **3**, *S. 593 bis 619, 1911.* — **H. Winkler,** *Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Jena 1908.* — **H. Wirz,** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Sciaphila spec. und von Epirrhizanthes elongata Bl. Flora, Bd.* **101**, *S. 395 bis 446, 1910.*

H. Winkler.

7. Physiologie.

Einleitung. I. Thallophyten. 1. Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Algen. 2. Geschlechtliche Fortpflanzung der Algen. 3. Fortpflanzung der heterotrophen Organismen (Pilze, Bakterien, Myxomyceten). a) In flüssigen Medien fruktifizierende Pilze usw. b) Die in der Luft fruktifizierenden Pilze usw. 4. Einfluß von Temperatur und Sauerstoff auf die Fortpflanzung der Thallophyten. 5. Wechsel der Fortpflanzung; Generationswechsel. 6. Geschlechtsdifferenzierung; Parthenogenesis. II. Cormophyten (Moose, Farne, Phanerogamen). 1. Einfluß des Lichtes. 2. Die anorganischen Nährsalze. 3. Einfluß des Wassers. 4. Einfluß der Temperatur und anderer Faktoren (Sauerstoff, Kohlensäure). 5. Einfluß des Alters; Blütezeit; Verteilung der Geschlechter. 6. Schlußwort.

Einleitung. Die Fortpflanzungsphysiologie will die äußeren und inneren Bedingungen erforschen, welche die Entstehung und Ausbildung der Fortpflanzungsorgane herbeiführen. Jeder Vorgang, durch welchen bei einer Pflanze ein oder mehrere Teile ihres Körpers als Keime losgelöst werden, die sich zu einem neuen Organismus entwickeln, kann zur Fortpflanzung gerechnet werden. Für die vorliegende Aufgabe wird aber der Begriff der Fortpflanzung auf jene Fälle beschränkt, in denen die sich loslösenden Keime durch Form und Funktion deutlich von den vegetativen Organen unterschieden sind. Die vegetative Vermehrung, sei es durch Teilung bei den Thallophyten, sei es die natürliche Loslösung von Knollen, Zwiebeln u. dgl., sei es die künstliche Teilung durch Stecklinge, bleibt unberücksichtigt. Man unterscheidet die ungeschlechtliche Fortpflanzung, bei der jeder Keim für sich entwickelungsfähig ist, und die geschlechtliche, bei der der Regel nach zwei Keime sich zu dem entwickelungsfähigen Produkt vereinigen. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung ist bei den Algen, Moosen, Farnen verbreitet und fehlt den Phanerogamen, die geschlechtliche findet sich bei den niedersten bis höchsten Pflanzen.

Die Pflanzenwelt entfaltet ihren höchsten Formenreichtum gerade in den Fortpflanzungsorganen, die sich gegenüber den vegetativen Teilen durch einen verwickelteren Bau auszeichnen. Früher war die allgemeine Ansicht, daß die Fortpflanzung die notwendige Folge einer rein inneren Entwickelung und deshalb wohl morphologisch zu beschreiben, aber nicht physiologisch zu behandeln sei. Heute gibt es eine Fortpflanzungsphysiologie — wenn sie auch in ihren ersten Anfängen steckt. Die Hauptaufgabe liegt in dem Nachweis, daß die Fortpflanzung wie jeder andere Lebensprozeß in notwendiger Abhängigkeit von der Außenwelt steht; es kommt darauf an, den Einfluß der verschiedenartigen Faktoren genau zu bestimmen. Daran schließt sich die zweite, sehr viel schwierigere Aufgabe, den Zusammenhang zu erforschen, der zwischen der Wirkung der äußeren Faktoren und jenen inneren Veränderungen der Zellen besteht, die zur Fortpflanzung führen. Da bei den Thallophyten die Abhängigkeit der Prozesse von bestimmten Faktoren der Außenwelt am klarsten hervortritt, und sich bei ihnen alle wesentlichen Probleme in relativ einfachster Form darbieten, so sollen sie für sich behandelt werden. Die Darstellung soll dann dazu dienen, die viel weniger geklärten Verhältnisse bei den höheren Pflanzen zu beleuchten.

I. Thallophyten.

Die Fortpflanzung tritt im allgemeinen ein, nachdem der Organismus sich ernährt hat und gewachsen ist. Das vegetative Wachstum erfolgt, sobald alle wesentlichen äußeren Faktoren, wie Licht, anorganische resp. organische Stoffe, Temperatur, Feuchtigkeit, Sauerstoff in einer für jede Art charakteristischen Intensität wirksam sind, die innerhalb gewisser Grenzen variieren kann. Bei einem bestimmten Verhältnis aller Faktoren erreicht das Wachstum den höchsten Grad. Es beruht auf einem bestimmten Verhältnis der in den Zellen waltenden Bedingungen, sowohl der physikalischen, wie osmotischer Druck, kolloider Zustand u. a., als auch der chemischen, wie Qualität und Quantität der anorganischen und organischen Stoffe. Auch diese inneren Bedingungen können entsprechend den äußeren innerhalb gewisser Grenzen variieren, wobei wohl die Intensität des Wachstums, nicht aber die Entwickelungsrichtung verändert wird. Sobald aber die Fortpflanzung erfolgt, sei es an der ganzen Pflanze, sei es an einem Teil von ihr, so müssen zweifellos die inneren Bedingungen wesentlich geändert werden. Wir kennen die Art der Aenderung noch nicht; wir erfahren aber durch das Experiment, daß die für das Wachstum charakteristischen äußeren Bedingungen in bestimmter Weise geändert werden müssen, damit die Fortpflanzung erfolgen kann. Wir können nachweisen, daß die äußeren Bedingungen für Wachstum und Fortpflanzung tatsächlich verschieden sind, gerade so wie es vom kausalen Standpunkt aus für die inneren Bedingungen der beiden Prozesse vorausgesetzt werden muß. Sobald es daher praktisch gelingt, die für das Wachstum optimalen äußeren Bedingungen konstant zu erhalten, kann der Organismus niemals zur Fortpflanzung kommen, sondern muß beständig weiterwachsen. Der Versuch ist für eine Reihe Thallophyten (Algen wie Chlamydomonas, Vaucheria, Pilzen wie Saprolegnia, Myxomyceten wie Didymium) mit Erfolg lange Zeit durchgeführt worden. Jederzeit läßt sich bei den betreffenden Organismen durch Aenderung der Bedingungen die Fortpflanzung herbeiführen. Die Verschiedenartigkeit der Bedingungen für die beiden Lebensprozesse zeigt sich noch in einer anderen Richtung und eröffnet einen zweiten Weg, sie voneinander zu trennen. Die Grenzen, innerhalb deren die Faktoren ihrer Intensität nach schwanken können, sind nach den heute bekannten Tatsachen für die Fortpflanzung enger gezogen als für das Wachstum, so daß dieses noch erfolgen kann, wenn die Fortpflanzung ausgeschlossen ist. So kann zu geringes Licht,

zu geringe oder zu hohe Konzentration des Außenmediums, zu geringe oder zu hohe Feuchtigkeit oder Temperatur als Mittel dienen, die Vorgänge zu trennen. In der freien Natur kann sowohl zu gute Ernährung, die nur Wachstum gestattet, wie ein Zuwenig oder ein Zuviel eines der für die Fortpflanzung wesentlichen Faktoren eine völlige Sterilität bewirken.

Wenn unter gewöhnlichen Umständen die Fortpflanzung nach einem vorhergehenden Wachstum eintritt, so folgt daraus nicht, daß dieses eine notwendige Vorbedingung ist. Bei einfacheren Fortpflanzungsprozessen von Algen und Pilzen läßt sich dieses Wachstum auf ein Minimum beschränken, so daß eben gebildete Sporen sofort wieder zur Fortpflanzung schreiten können (Zoosporen von Vaucheria, Oedogonium, Zygoten von Basidiobolus usw.). Entscheidend ist in erster Linie der Ernährungszustand, der im allgemeinen um so kräftiger ist, je länger der Organismus sich unter solchen Bedingungen befindet, die gleichzeitig das Wachstum erregen. Gut ernährte Organismen reagieren leichter und intensiver auf jene Aenderungen, die die Fortpflanzung bewirken, während schlecht ernährte Individuen diese Reaktionsfähigkeit verlieren. Für das Folgende setzen wir voraus, daß der Organismus sich kräftig ernährt hat und deshalb lebhaft gewachsen ist. Es fragt sich nun, welche Aenderungen sind notwendig, um ihn zur Fortpflanzung zu bringen. Als wesentliches Resultat der bis heute bekannten Tatsachen ergibt sich der Satz, daß der entscheidende Grund für das Auftreten der Fortpflanzungsorgane an Stelle des vegetativen Wachstums in quantitativen Veränderungen der für alle Gestaltungsvorgänge wichtigen allgemeinen äußeren Bedingungen liegt. Es sind keine spezifischen äußeren Faktoren bekannt, die als formative Bedingungen wirksam sind. Der Unterschied zwischen Wachstum und Fortpflanzung besteht demnach in ihrem verschiedenartigen Verhältnis zu den gleichen äußeren Faktoren. Da bei zahlreichen Thallophyten die Bedingungen der Fortpflanzung noch unbekannt sind, so kann erst die weitere Forschung entscheiden, ob der Satz allgemein gültig ist. Für die genauere Darstellung der Bedingungen kann man die Thallophyten in zwei Gruppen trennen, die sich durch ihre Ernährungsart unterscheiden, die C-assimilierenden autotrophen Algen und die von vorgebildeter organischer Substanz sich ernährenden heterotrophen Pilze nebst Bakterien und Myxomyceten.

1. Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Algen. Die auffallendste Form dieser Fortpflanzungsweise besteht in der Bildung beweglicher nackter Zellen, der Zoosporen. Da der Bildungsprozeß in relativ kurzer Zeit, innerhalb 24 Stunden, verläuft und bei gut ernährtem Material mit größter Sicherheit erregt werden kann, so ist er ganz besonders geeignet, das Verhältnis zur Außenwelt klar zu legen. Folgende Aenderungen von Außenfaktoren können je nach den Arten die Zoosporenbildung veranlassen. (Klebs 1896, 1904.)

a) Verringerung des Salzgehaltes im Außenmedium. Der Uebergang aus einer stärkeren anorganischen Nährlösung (z. B. Knop-Lösung: salpetersaurer Kalk, salpetersaures Kali, phosphorsaures Kali, schwefelsaure Magnesia) in eine verdünntere oder einfach in reines Wasser ruft den Prozeß hervor: bei Vaucheriaarten, Hydrodictyon, Protosiphon, Bumilleria u. a. Es fragt sich, ob die Veränderung des osmotischen Druckes oder die Aenderung in der Quantität bestimmter Salze der maßgebende Grund ist. In dem am genauesten untersuchten Fall von Oedogonium pluviale (Freund 1907) ist die Verminderung der Phosphate und Nitrate entscheidend, da sie auch bei konstantem osmotischem Druck der Lösung den Prozeß erregt: Bei Vaucheria repens scheinen die Phosphate allein in Betracht zu kommen. Nach Ernst (1904) soll dagegen für die marine Vaucheria piloboloides die Herabsetzung des osmotischen Druckes wirksam sein.

b) Verringerung der Lichtintensität, am einfachsten Ueberführung in Dunkelheit, wirksam bei Vaucheriaarten, Protosiphon, Oedogonium capillare. Die Erregung wird nicht durch den Wechsel, sondern durch den Aufenthalt im Dunkeln bewirkt, der einen fortdauernden Reiz ausübt, so daß bei genügender Nahrungsreserve der Prozeß tage- bis wochenlang fortgehen kann. Führt man Vaucheria aus stärkerer Lichtintensität in schwächere, so erfolgt auch dann die Zoosporenbildung, aber sie hört nach einigen Tagen auf, bis eine weitere Herabsetzung, vor allem völlige Dunkelheit, von neuem erregend wirkt.

c) Verringerung des Sauerstoffgehalts beim Uebergang aus fließendem in stehendes Wasser. Diese Aenderung wirkt bei jenen Algen, die in lebhaft strömenden Bächen leben, wie Vaucheria clavata, Oedogonum pluviale, Ulothrix, Draparnaldia. Der Prozeß tritt auch ein bei konstanter Temperatur und ohne Aenderung der Zusammensetzung des Mediums. Selbst Algen wie Vaucheria repens, Hydrodictyon, die für gewöhnlich nicht in fließenden Bächen vorkommen, können auf eine solche Aenderung mit Zoosporenbildung reagieren, sobald sie vorher in fließendem Wasser kultiviert werden. Die Frage ist aber nicht ent-

schieden, ob nicht bei einem solchen Uebergange neben dem Sauerstoff noch andere unbekannte Faktoren mitwirken.

d) Verringerung der Temperatur. Nur der Fall ist bekannt, daß Bumilleria sicula, die im Winter bei 13 bis 17° kultiviert wird, Zoosporen erzeugt, sobald sie in eine Temperatur von 5 bis 6° gebracht wird. Hier spielt der Wechsel eine Rolle, während bei Vaucheria repens, die bei 0 bis 3° kultiviert wird, erst nach mehreren Wochen sehr langsamen Wachstums die Zoosporenbildung eintritt und dann Wochen hindurch andauert.

e) Steigerung der Feuchtigkeit beim Uebergang aus Luft in Wasser. Diese Methode ist anwendbar bei Algen, die auf feuchtem Boden oder der Rinde leben, wie Vaucheria repens, Protosiphon, Botrydium u. a. Der Wechsel ist auch hier entscheidend, da nach einigen Tagen der Reiz aufhört. Für Vaucheria repens wird der Reiz wirkungslos, wenn die Fäden ganz allmählich in das Wasser hineinwachsen. Der Uebergang von Luft in Wasser bedingt wahrscheinlich verschiedene Aenderungen für die Zelle. Die Zunahme des Wassergehaltes kann nicht in allen Fällen allein entscheidend sein, weil Protosiphon, das auf feuchtem Lehm kultiviert worden ist, Schwärmer erzeugt, sogar nach Ueberführung in eine 1-prozentige Nährsalzlösung, d. h. ein Medium mit höherem osmotischem Druck. Bei einigen Luftalgen, wie Cystococcus humicola, Chlorococcum infusionum, wirkt der Uebergang in Wasser am intensivsten bei gleichzeitiger Wirkung der Dunkelheit (Gerneck 1907).

f) Steigerung des Nährsalzgehaltes im Außenmedium. Am auffallendsten wirkt dieser Faktor bei Vaucheria repens und vor allem clavata, die aus Wasser in Knop-Lösung (bis zu 1%) übergeführt, nach einer Woche Zoosporenbildung zeigt, die lange Zeit fortdauert. Allerdings ist die Gegenwart des Lichtes dabei nötig. Auch bei Oedogonium pluviale und capillare kann der Uebergang aus Wasser in eine Nährsalzlösung den Prozeß erregen, wenn man Fäden benutzt, die vorher einige Zeit in reinem Wasser gelebt und sich mit Reservestoffen (Stärke) vollgepfropft haben. Die Nährsalze bewirken die Auflösung dieser Stoffe und rufen gleichzeitig die Zoosporenbildung hervor. Die Wirkung der Nährlösung beruht nicht auf dem Gehalt an Nitraten und Phosphaten, die auch für die Auflösung der Stärke keine Bedeutung haben. Dagegen vermag eine geeignete Kombination der anderen Elemente (Mg, S, K, Ca) die Nährlösung zu ersetzen (Freund 1907). Bei Oedogonium capillare muß das Licht mitwirken, bei pluviale dagegen nicht.

g) Steigerung der organischen Nährstoffe. Bei Conferva minor werden die Fäden zur intensivsten Zoosporenbildung gebracht, wenn sie im Dunkeln in Lösungen verschiedener organischer Stoffe, wie Inulin, Amygdalin, Aesculin, Salicin, versetzt werden. Eine Reihe anderer Substanzen, wie Rohrzucker, Traubenzucker erregt den Prozeß nur beim Uebergang aus Licht in Dunkelheit, nicht bei Fäden, die bereits einige Zeit im Dunkeln gelebt haben. Selbst sehr verdünnte Lösungen, z. B. 0,1 Salicin oder Aesculin, üben die Wirkung aus und lehren, daß die Erhöhung des osmotischen Druckes nicht wesentlich ist; auch haben anorganische Salze niemals den gleichen Erfolg. In anderen Fällen kann aber tatsächlich eine Erhöhung des osmotischen Druckes fördernd wirken. Die Zoosporenbildung von Oedogonium capillare erfolgt im Wasser durch Verdunkelung; sie wird aber durch eine Zuckerlösung gesteigert und um so mehr, je höher die Konzentration (10 selbst 20%) ist. Der Zucker läßt sich allerdings nicht durch isosmotische Salzlösungen ersetzen, weil diese schon bei geringerer Verdünnung (0,3%) den Prozeß hemmen.

h) Steigerung der Temperatur. Bisher ist nur ein Fall bekannt: Oedogonium (diplandrum) pluviale, das zunächst in einer niederen Temperatur unter 10° kultiviert wird und dann bei einer Temperaturerhöhung von 5° lebhafte Zoosporenbildung zeigt. Der Uebergang aus einer Temperatur über 10° in höhere z. B. von 15 auf 25° veranlaßt nicht den Prozeß.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Algen zeigt eine auffallende Mannigfaltigkeit der sie hervorrufenden Faktoren. Dabei ist nicht anzunehmen, daß unsere Kenntnis erschöpfend wäre, da so viele Algen in bezug auf diesen Punkt noch nicht untersucht sind. Auf den ersten Blick sehr auffallend erscheint die Tatsache, daß bei der gleichen Spezies verschiedenartige äußere Aenderungen den Prozeß veranlassen. Namentlich zeichnet sich Vaucheria repens dadurch aus; denn die sämtlichen 6 ersten Methoden können bei ihr wirksam sein. Wir kennen nicht die Art der inneren Veränderungen der Zelle, dürfen aber wohl annehmen, daß die äußeren Bedingungen doch schließlich eine gleichartige innere Veränderung herbeiführen, die dann den Prozeß der Zoosporenbildung veranlaßt. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß für diesen Prozeß im Gegensatz zum vegetativen Wachstum ein anderes Konzentrationsverhältnis der anorganischen Salze und der C-Assimilate charakteristisch ist. Denn bei der Mehrzahl der Methoden handelt es sich um Konzentrationsänderungen dieser Stoffgruppen. Es ist dabei zu berücksichtigen, daß die ver-

schiedenen Methoden nicht bei dem gleichen Individuum anwendbar sind. Vielmehr hängt es von den vorhergehenden Ernährungsbedingungen ab, welche Methode am besten zum Ziele führt. Die im fließenden Wasser wachsenden Fäden von Vaucheria repens werden durch Methode 3 zur Zoosporenbildung veranlaßt, die auf feuchtem Boden lebenden durch Methode 5, die in Nährsalzkulturen befindlichen durch Methode 1. Diese Bedeutung der vorhergehenden Lebensweise tritt noch viel stärker bei anderen Algen auf. Das im fließenden Wasser lebende Oedogonium pluviale bildet Zoosporen nach Methode 1, 3, 4 und 8, das im stehenden Wasser kultivierte nach Methode 1, 2 und 6. Hier könnten möglicherweise physiologische Rassen vorliegen.

Dagegen ist es sicher die gleiche Spezies und Rasse von Protosiphon botryoides, die auf Lehm kultiviert durch die Ueberführung in Wasser oder Nährsalzlösung zur Zoosporenbildung gebracht wird, während nach Kultur in Nährlösungen die Verdunkelung das wirksamste Mittel ist.

Im allgemeinen können die Experimente über die künstliche Erregung der Zoosporenbildung auch ein Verständnis für ihr Vorkommen in der freien Natur herbeiführen. Wenn ein sehr reaktionsfähiges Material vorliegt, wie es die Regel ist, so können bereits kleine Aenderungen erregend wirken. Es ist aber selten möglich, in jedem einzelnen Falle die äußeren Aenderungen zu erkennen, die an einem Standort, z. B. einem Sumpf mit zahllosen Organismen, gerade den Prozeß bei einer oder der anderen Alge veranlassen. Man muß nur bedenken, daß in einem solchen Medium Licht, Temperatur, chemische Zusammensetzung wechseln, daß die anderen Organismen Pflanzen und Tiere die Bedingungen ständig verändern. Wenn daher unter solchen Umständen bei einer Alge neben Wachstum auch Zoosporenbildung ja sogar geschlechtliche Fortpflanzung vorkommen, so bedeutet das keinen Einwand gegen die aus den Experimenten gezogenen Schlußfolgerungen.

2. Geschlechtliche Fortpflanzung der Algen. Soweit heute die Bedingungen für den Geschlechtsprozeß der Algen bekannt sind — es gilt das nur für eine kleine Anzahl — findet sich nicht eine solche Mannigfaltigkeit der wirksamen Bedingungen. Vielmehr scheinen diese im wesentlichen sehr gleichartig zu sein. Setzen wir wieder einen gut ernährten Thallus voraus, so wird auch der Geschlechtsprozeß wie die Zoosporenbildung durch quantitative Aenderungen gewisser Außenfaktoren hervorgerufen. Zwei Aenderungen treten als besonders wesentlich hervor: die Steigerung der Lichtintensität, die eine Vermehrung der C-Assimilate bedingt und eine Verminderung gewisser Nährsalze. Wenn man absieht von den Schwärmern von Protosiphon, die ebenso gut ungeschlechtlich wie geschlechtlich sein können (s. weiter unten), so ist bisher nur eine Alge bekannt, Hydrodictyon, die ihre Geschlechstzellen in Form beweglicher Gameten im Dunkeln auszubilden vermag; diese Ausnahme bestätigt aber nur die Regel. Der einfachste Weg, die Gametenbildung hervorzurufen, besteht in der Kultur der Alge in reinem Wasser bei hellem Licht. Zuckerlösungen befördern den Prozeß, und bei ihrer Anwendung kann er auch im Dunkeln erfolgen. Noch sicherer ist die Anwendung von Maltose und Dulcit-Lösungen, die am besten überhaupt im Dunkeln wirken. Der Prozeß kann selbst nach 10-monatlichem Aufenthalt im Dunkeln in einer Glycerinlösung (2%) auftreten. Die N-freien organischen Stoffe, in erster Linie Zuckerarten, können den Einfluß des Lichtes völlig ersetzen. Bei den meisten anderen Algen, selbst einfachen wie Chlamydomonas media muß das Licht notwendig mitwirken, um den Geschlechtsprozeß zu veranlassen. Zugleich ist dafür eine stärkere Intensität des Lichtes nötig, als für das Wachstum, so daß die Algen in schwächerem Lichte nur wachsen. Zuckerlösungen befördern den Prozeß; sie ermöglichen ihn z. B. bei Vaucheria repens in Versuchen mit künstlichem Licht (Auerlampe) — bei dem Versuch standen die Kulturen in 2% Rohrzucker 50 cm von der Lichtquelle entfernt. In der gleichen Entfernung bleiben Kulturen in Wasser oder verdünnter Nährlösung geschlechtlich steril. Bisher ist es nicht gelungen, den Einfluß des Lichtes völlig durch Zufuhr organischer Stoffe zu ersetzen. Aber aus allem geht hervor, daß eine Aufspeicherung der C-Assimilate für den Prozeß wesentlich ist.

Der zweite wichtige Faktor ist die Verringerung der anorganischen Nährsalze. Selbst Lösungen von 0,05% verhindern die Gametenbildung bei Chlamydomonas, solche von 0,1 bis 0,4% die Zygotenbildung von Spirogyra, Hydrodictyon die Oosporenbildung von Oedogoniumarten. Die Nährsalze in einer Mischung wie der von Knop haben nicht die gleiche Bedeutung. Vielmehr kommt es in erster Linie für Vaucheria, Spirogyra usw. auf die Verminderung der N-haltigen Salze bei Gegenwart des Phosphors an (Benecke 1898, 1908). Nicht immer ist eine absolute Entziehung der Nährsalze nötig, es genügt eine relative Verminderung, die durch besondere Steigerung der C-Assimilation erreicht werden kann. So kann Vaucheria repens selbst in stärkeren

Nährsalzlösungen (0,5 bis 1%) Geschlechtsorgane bilden, wenn auch verspätet im Vergleich zu den Kulturen im Wasser. Wir können annehmen, daß es für die Erregung der Geschlechtsprozesse nicht auf die absoluten Mengen ankommt, sondern auf eine bestimmte Relation von Nährsalzen und C-Assimilaten, die auch bei mäßiger Verringerung der ersteren durch größere Konzentration der letzteren herbeigeführt wird. Bei den Algen wie Chlamydomonas, Vaucheria, Oedogonium, Hydrodictyon läßt sich der Geschlechtsprozeß mit großer Sicherheit hervorrufen. Mit einiger Wahrscheinlichkeit erreicht man es auch bei Spirogyra, Ulothrix, Draparnaldia. Aber bei diesen Algen trifft man manchmal auf große Schwierigkeiten, und die Versuche können erfolglos sein. Das hängt damit zusammen, daß die Reaktionsfähigkeit für den Geschlechtsprozeß in höherem Grade als bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch verschiedenartige oft sehr kleine Aenderungen der Außenwelt verschwindet. Die Algen geraten in einen indifferenten Zustand. Man kann künstlich diese Indifferenz herbeiführen durch ungünstige Ernährung oder durch Zusätze wie Säuren, Alkalien usw. In der freien Natur, wie auch in der Kultur können aber auch unbekannte Einflüsse die Algen indifferent machen. Besonders ist das der Fall bei Algen, deren Lebensbedingungen nicht vollständig genug bekannt sind, um sie jederzeit gut kultivieren zu können, z. B. bei Spirogyraarten oder noch mehr bei Desmidiaceen der Hochmoore, die sich überhaupt noch nicht kultivieren lassen. Hier hängt es dann vom Zufall ab, ob man reaktionsfähiges Material findet oder nicht.

3. Fortpflanzung heterotropher Thallophyten (Pilze, Bakterien, Myxomyceten). Bei diesen Organismen, speziell den Pilzen, findet man eine außerordentliche Mannigfaltigkeit der Fortpflanzungsformen. Um die Uebersicht zu erleichtern, sollen 3 Gruppen von Sporen unterschieden werden, obwohl eine scharfe Trennung unmöglich ist.

1. Paulosporen, d. h. alle Sporen, die durch einen einfachen Umwandlungsprozeß von Zellen oder kernhaltigen Zellteilen zu meist dickwandigen Ruhezellen werden, wie die Cysten der Myxomyceten, die Gemmen und Chlamydosporen vieler Pilze. Sie entstehen im allgemeinen, wenn die Ernährungsverhältnisse sehr ungünstig werden, sei es durch große Trockenheit, starken Mangel an Nährstoffen, Ansammlung schädlicher Stoffwechselprodukte usw. Sie sollen nicht weiter berücksichtigt werden.

2. Die Kinosporen, d. h. alle Sporen, die durch einen einfachen Teilungsprozeß, sei es durch Abschnürung an Trägern, sei es endogen in Sporangien entstehen und die der Vermehrung und Verbreitung dienen.

3. Die Gonosporen, d. h. alle Sporen, die infolge eines verwickelten Bildungsprozesses, häufig vermittelt durch einen geschlechtlichen Vorgang, und oft in besonders gestalteten Früchten, entstehen, wie die Zygoten der Mucorineen, Oosporen von Saprolegnien, Sporen der Ascomyceten- und Basidiomycetenfrüchte.

Der gleiche Pilz kann alle 3 Sporenformen aufweisen, ja er kann Kinosporen in mehreren verschiedenen Formen besitzen (manche Ascomyceten). Ganz allgemein läßt sich sagen, daß die bei den Algen wirksamen äußeren Bedingungen für die Pilze nicht maßgebend sind, daß es sich der Regel nach um Aenderungen in der Ernährung durch organische Substanzen handelt. Da die verschiedenen Sporenformen eines Pilzes von dem gleichen Faktor abhängen, nur in einem für jede charakteristischen Grade, so ist es für eine kurze Darstellung besser an Stelle der Betrachtung der einzelnen Sporenarten die allgemeine Abhängigkeit von der Ernährung an den genauer untersuchten Beispielen zu erläutern. Dagegen unterscheiden sich die Sporenformen oft sehr auffallend durch ihr verschiedenes Verhältnis zu dem Medium, in welchem die Pilze leben, so daß man sie trennen kann je nach dem sie in einer Flüssigkeit oder in Luft ihre Sporen ausbilden (Klebs 1900).

3a) In flüssigen Medien fruktifizierende Pilze, Bakterien, Myxomyceten. Das einfachste Beispiel ist die Sporenbildung gewisser Bakterien (Bacillus subtilis, anthracis u. a.), sowie der Hefearten (Saccharomyces cerevisiae u. a.). Der entscheidende Grund für das Eintreten des Prozesses ist die Verminderung der für sie notwendigen organischen Nahrung: Am schnellsten wirkt nach vorhergehender guter Ernährung eine völlige Nahrungsentziehung durch Ueberführung in reines Wasser (für Bakterien s. Buchner 1890, Schreiber 1896) oder auf feuchte Gipsblöcke (Hefe s. Hansen 1902). Selbst auf einem Nährboden mit Agar oder Gelatine tritt die Sporenbildung ein, nachdem eine Bakterien- oder Hefekolonie eine Zeit lang gewachsen ist. Durch die Tätigkeit der Organismen wird der Nahrungsgehalt an der Stelle vermindert, ohne daß bei der langsamen Diffusion von anderen Stellen frische Nahrung zugeführt werden kann. Auch berühren zahlreiche Zellen in den Kolonien überhaupt nicht mehr direkt den Nährboden und bilden dann Sporen. Der Prozeß hört auf und ausschließlich vegetatives Wachstum stellt sich ein, sowie man die Zellen in frische Nährlösung überführt. Die anaeroben Bakterien verhalten sich

im sauerstofffreien Raume ganz entsprechend, indem sie ihre Sporen bei Verminderung der Nahrung bilden. Aber sie können selbst bei kaum veränderter Nahrung die Sporen erzeugen, sobald Sauerstoff zutritt, der wahrscheinlich die Nahrungsaufnahme verhindert (Matzuschita 1902).

Am deutlichsten zeigt sich die Bedeutung der Nahrungsverminderung für die Fortpflanzungsprozesse von Saprolegnia, und man kann hier gerade sehr klar das verschiedenartige Verhältnis der Zoosporen- und Oosporenbildung zum gleichen Faktor erkennen. Die Sporangien treten stets auf, wenn die wachsenden Enden eines Myceliums in ihrer nächsten Umgebung von einem Nahrungsmangel betroffen werden. Der Anlaß liegt in der Verminderung der Konzentration eines wesentlichen organischen Nährstoffes bis zu einem gewissen Minimum, von dem ab jede weitere Verdünnung, den Prozeß immer intensiver erregt. Den höchsten Grad erreicht dieser, wenn der Nährstoff völlig entfernt wird. Dagegen hat die Verminderung des osmotischen Druckes keine Bedeutung (Horn 1904). Das Konzentrationsminimum hängt von dem Nährwert ab, den die betreffende Substanz für den Pilz besitzt und liegt um so tiefer, je höher der Nährwert ist. Für Saprolegnia mixta liegt das Minimum z. B. bei 0,005% Pepton, 0,01 Hämoglobin, 0,05 Leucin, 0,1 Asparaginsäure, 0,5 Asparagin. Solange eine Saprolegnia im Leibe einer Fliege kräftig ernährt wird, andererseits die Mycelhyphen in das nahrungsarme Wasser hineinwachsen, geht die Zoosporenbildung ununterbrochen vor sich.

Mit gleicher Sicherheit läßt sich bei Saprolegnia mixta und anderen Arten (Horn 1904, Kaufmann 1908) die Bildung der Geschlechtsorgane der Oogonien und Antheridien durch eine Aenderung der Ernährung herbeiführen. Hierbei kommt es nicht auf den Nahrungsmangel der wachsenden Enden an; vielmehr muß eine allmähliche Einschränkung in der Ernährung des ganzen Myceliums erfolgen. Durch Kultur in gewissen Lösungen z. B. von Hämoglobin (0,05%), Leucin (0,1%), in denen Zoosporenbildung nicht eintritt, kann man ausschließliche Oogonienbildung hervorrufen. Der Geschlechtsprozeß erfordert im allgemeinen eine stärkere vorhergehende Ernährung als es für die Zoosporenbildung nötig ist. In Lösungen der einfacheren Aminosäuren resp. ihrer Amide, Glykokoll, Alanin, Asparagin, kann das Mycel wachsen und bei genügender Abnahme der Konzentration Zoosporen bilden, aber der Ernährungszustand reicht nicht für die Oogonienbildung aus. Auch für andere Pilze ist die Bedeutung des Nahrungsmangels für die Entstehung von Carposporen nachgewiesen worden, so für die Zygoten von Basidiobolus (Raciborski 1896), für die Asci des einfachen Ascomyceten, Ascoidea, ferner auch für die Pycniden von Pestalozzia palmarum (Leininger 1911).

3b) Die in der Luft fruktifizierenden Pilze, Bakterien, Myxomyceten. Den Uebergang von der vorigen zu dieser Gruppe machen jene Organismen, die ihre Sporen sowohl innerhalb der Flüssigkeit wie in der Luft ausbilden. Die eben genannte Ascoidea vermag ihre Asci auch dann hervorzubringen, sobald die Hyphen aus der Nährlösung in die Luft kommen. Die Plasmodien von Didymium effusum, die jahrelang fortwachsen können, wenn man Stücke von ihnen immer wieder auf frische Nährsubstrate bringt, erzeugen ihre Früchte in kurzer Zeit, sobald man sie in nahrungsarme Umgebung bringt. Dabei entstehen die Früchte innerhalb des Wassers wie in der Luft. Der Einfluß des Nahrungsmangels zeigt sich aber ebenso bei jenen Pilzen, die ihre Sporen nur in der Luft ausbilden. Ascophanus carneus wächst auf einem Kultursubstrat quer über die ganze Fläche und erzeugt bei Erschöpfung der Nahrung seine Früchte (Ternetz 1900). Ebenso verhält sich Sclerotinia sclerotiorum bei der Bildung der Sclerotien. Bei anderen Pilzen treten die Sporenträger auf, solange das Mycelium am Rande weiterwächst; aber sie entstehen an den älteren Teilen, die sich bereits in einer durch den Pilz selbst veränderten Umgebung befinden. Auch bei höher differenzierten Pilzen, z. B. Coprinus beobachtet man in Kulturen auf Agar mit Vicia Faba-Stengeln, daß die ersten dabei sehr zahlreichen Fruchtanlagen dort entstehen, wo das Mycelium vom Nährsubstrat entfernt auf die Glaswand gekrochen ist. Ein kräftig ernährtes Mycelium von Coprinus schreitet in wenigen Tagen zur Anlage von Früchten, wenn es in eine nahrungsarme Umgebung versetzt wird. Gegenüber den einfachen Pilzen muß aber eine solche Fruchtanlage von Coprinus längere Zeit neue Nahrung zugeführt erhalten, wenn sie zur Reife gelangen soll. Bei völliger Nahrungsentziehung entwickeln sich die jungen Anlagen nicht weiter. Selbst bei Sporodinia vermag ein Mycelium in nahrungsfreier Umgebung nicht Zygoten zu bilden (Celakowsky 1906). Man muß annehmen, daß die der jungen Frucht zugeführte Nahrung beim Durchgange durch die älteren Mycelteile in ihrer Zusammensetzung verändert und für die Frucht geeignet gemacht wird. Diese Annahme beruht auf der Tatsache, daß eine frische unveränderte Nährlösung die junge Fruchtanlage zu einem Rückfall in das vegetative Wachstum zwingt. Auf weiter vorgeschrittene Fruchtanlagen (ebenso auf Früchte an-

derer Pilze, selbst auf junge Oogonien von Saprolegnia usw.) wirkt eine frische Nährlösung wie ein Gift, das die Anlagen rasch tötet — ein besonders deutlicher Beweis, daß eine Aenderung der Ernährung der wesentliche Faktor für den Fortpflanzungsprozeß ist.

Bei der Bedeutung, die die organischen Stoffe für die Fortpflanzung besitzen, muß auch bei den in der Luft fruktifizierenden Pilzen die Qualität und Quantität dieser Substanzen im Substrat eine Rolle spielen. Besonders tritt sie hervor bei der Entstehung der Gonosporen. Die Ascusfrüchte von Ascophanus carneus entstehen nur auf einem sehr N-reichen Substrat zur Zeit, wenn dieses durch das Mycelwachstum allmählich erschöpft ist. Auf reinem Brot wächst der Pilz nur steril, eine Nahrungsverminderung hat keinen Erfolg. Sobald dem Brot Mistdekokt zugesetzt wird, entstehen in ca. 10 Tagen die Früchte (Ternetz 1900). Andere organische Stoffe verlangen die Mucorineen, wie die genauer untersuchte Sporodinia (Klebs 1898.) Bei genügender Menge der nötigen anorganischen Elemente hängt die Zygotenbildung von der chemischen Qualität der dem Mycelium dargebotenen Stoffe ab. Auf N-reichen organischen Stoffen wie Albumin, Pepton vermag der Pilz zu wachsen und Sporangien, aber nicht Zygoten, zu bilden. Es müssen Kohlehydrate dem Pilz zur Verfügung stehen. Aber auch unter diesen sind nicht alle gleich geeignet. Am besten wirken Traubenzucker, Lävulose, Rohrzucker, weniger Galaktose, Glycerin, gar nicht Milchzucker, Raffinose, Inulin. Auch bei den günstigen Stoffen kommt es auf die Quantität an und zwar weniger auf die absolute Menge als vielmehr auf die Konzentration. Eine Menge von 0,25 g Traubenzucker aufgelöst in 10 ccm Gelatine (d. h. einer Konzentration von 2,5%) ruft Zygotenbildung hervor, während die gleiche Menge von 0,25 g aufgelöst in 50 ccm Gelatine (d. h. einer Konzentration von 0,5%) nicht mehr dazu ausreicht. Das Konzentrationsminimum eines Kohlehydrates richtet sich nach dem Grade seiner Verarbeitung durch das Mycelium von Sporodinia; es liegt für Traubenzucker zwischen 0,5 und 1%, für Lävulose zwischen 1 bis 2%, für Rohrzucker zwischen 3 bis 4%, für Galaktose zwischen 4 bis 5%. Die Unwirksamkeit solcher Stoffe wie Milchzucker beruht anscheinend darauf, daß sie zu schlecht verarbeitet werden, vielleicht zu wenig von dem wesentlichen Traubenzucker liefern, so daß schließlich doch der Einfluß der Qualität sich auf den der Quantität zurückführen ließe. Aber es könnte auch Bedingungen geben, unter denen auf Milchzucker die Zygoten entstehen, sobald sie eine bessere Verarbeitung von ihm bewirken. Auch das Konzentrationsminimum der geeigneten Stoffe ist veränderlich. So hat Celakovsky (1906) beobachtet, daß Sporodinia im Eiskasten (6 bis 10°) auf 1% Rohrzucker Zygoten entwickelte.

Die für die Zygotenbildung ungeeigneten Substrate können aber ausreichen für die Sporangienbildung von Sporodinia, die bei geringerer Konzentration z. B. 0,1% Traubenzucker oder bei ungünstigerer Qualität des Stoffes erfolgen kann, wie es entsprechend für Saprolegnia nachgewiesen wurde. Für die geschlechtliche Fortpflanzung resp. die Fruchtbildung höherer Pilze ist eine höhere Konzentration der wesentlichen Nährstoffe Bedingung. Wenn andererseits eine Nahrungsverminderung den Prozeß veranlaßt, wie es tatsächlich der Fall ist, so besteht darin kein Widerspruch. Die Nahrungsverminderung oder völlige Entziehung bewirkt eine Einschränkung des Wachstums; dadurch wird der Verbrauch der bereits aufgenommenen Stoffe eingeschränkt und es findet eine Stauung von diesen statt, die dann die Fortpflanzung veranlaßt. Diese Konzentrierung wird um so stärker sein, je konzentrierter die vorher aufgenommene Nahrung war; sie wird von einer gewissen Grenze ab zur geschlechtlichen Fortpflanzung führen, unterhalb der Grenze zur ungeschlechtlichen. Es besteht aber auch die Möglichkeit, daß durch den Stoffwechsel des Myceliums eine qualitative Aenderung des Nährsubstrates bewirkt wird, die ihrerseits die Fortpflanzung wesentlich begünstigt. Eine solche Wirkung von Stoffwechselprodukten ist vielfach angenommen worden. Aber bisher sind diese Produkte unbekannt geblieben, und es fehlt überhaupt der sichere Nachweis ihrer Wirkung. Dagegen kennt man gewisse Stoffwechselprodukte, die hemmend auf die Fortpflanzung einwirken. Saprolegnia mixta wächst ausgezeichnet auf Gelatine mit Pepton, kommt aber niemals zur Fortpflanzung, weil das entstehende Alkali sie verhindert. Ein Mycel, das einige Zeit seinem Einfluß ausgesetzt ist, gerät dabei in einen indifferenten Zustand, wie wir ihn schon bei Algen kennen gelernt haben; es reagiert auch nach Entfernung von dem Substrat nicht mehr auf die für die Fortpflanzung wirksamen Aenderungen. Ebenso können Säuren als Stoffwechselprodukte hemmend wirken. Wenn z. B. Hypocrea rufa in Traubenzucker (2%) mit etwas Ammonnitrat kultiviert wird, vermag das Mycelium keine Conidien zu bilden, weil der Pilz durch Wegnahme des Ammons die Salpetersäure frei macht (Medisch 1911). Man kann auch durch künstliche Zusätze z. B. von sehr verdünnten Metallsalzen usw. die Sporenbildung von Bakterien und Pilzen völlig unterdrücken, während das Wachstum erfolgen kann.

Das gleiche Resultat erhält man, wenn ein für das Leben notwendiges Element in zu starker Verdünnung vorhanden ist. Wenn z. B. Sporen von Aspergillus niger auf einer kaliumfreien Lösung kultiviert werden, so kann die in ihnen vorhandene Kalimenge noch ausreichen zu einem Wachstum, aber nicht mehr zur Conidienbildung (Benecke 1896). Die Erfahrungen lehren, daß Wachstum, ungeschlechtliche (Kinosporen) und geschlechtliche Fortpflanzung (Gonosporen) in einem verschiedenen Verhältnis zur Ernährung stehen und daß die drei Lebensprozesse in der genannten Reihenfolge immer größere Ansprüche an die Qualität und Quantität der Nährstoffe machen.

Mit der Nahrungsänderung im Substrate kombiniert sich bei zahllosen Pilzen der Einfluß der Luft, um die Fortpflanzungsorgane zur Ausbildung zu bringen. Das Problem von der Art der Luftwirkung tritt in einfachster Form bei jenen Pilzen entgegen, deren Kino- oder Gonosporen sich sowohl innerhalb des flüssigen Mediums wie in der Luft entwickeln. In vielen Fällen wirkt dann die Luft auf die Gestaltung der Träger resp. der Früchte ein, während die Sporen selbst überall gleich sind. Unter Wasser bilden die Plasmodien von Didymium effusum kleine Früchte mit Spuren eines Kapillitiums und ohne Kalkbekleidung; erst in der Luft bilden sich beide Merkmale aus. Dictyostelium mucoroides erzeugt unter Wasser eine einfache Sporenkugel, in der Luft einen aus Zellen zusammengesetzten Stiel, an welchem das Sporenköpfchen sitzt (Potts 1902). Ebenso bildet Volutella innerhalb der Flüssigkeit einfache Conidienträger, in der Luft büschelige Träger mit charakteristischen sterilen Haaren (Werner 1898). Es ist in allen diesen Fällen sehr wahrscheinlich, daß die Transpiration in der Luft der auf die Gestaltung wirkende Faktor ist. Für Dictyostelium wies Potts nach, daß nicht der flüssige Aggregatzustand als Grund für die Hemmung der Stielbildung anzusehen ist, da gestielte Früchte auch innerhalb von Oelen entstehen können. Bei stärkerer Oelschicht (ca. 2 mm) wird nur der Stiel aber nicht das Sporenköpfchen gebildet, wahrscheinlich weil die Sporen größere Ansprüche an den Sauerstoff machen. Da andererseits im Wasser die Sporen und nicht der Stiel gebildet wird, würde daraus folgen, daß die Unterdrückung des Stieles im Wasser nicht auf Sauerstoffmangel zurückzuführen sei. Schwieriger wird die Frage für den Fall, daß die Luft notwendig bei der Entwickelung der Fortpflanzungsorgane mitwirken muß, wie bei der Mehrzahl der Landpilze. Kräftig ernährte Mycelien von Schimmelpilzen wie Sporodinia, Penicillium, Aspergillus usw. bleiben unter Wasser steril, erzeugen aber sogleich ihre Conidien in feuchter Luft. Der Uebergang aus dem flüssigen Nährmedium in Luft bedingt eine Reihe von Aenderungen, neben der Transpiration einen leichteren Zutritt des Sauerstoffs, eine Aenderung der Stoffaufnahme, da die Pilzhyphen in der Luft Nahrung nur mit kleiner Basis, im flüssigen Medium mit der ganzen Oberfläche aufnehmen. Die letzte Möglichkeit können wir für viele Fälle ganz ausschließen, in denen der Uebergang aus reinem Wasser in Luft die Fortpflanzung bewirkt. Am wahrscheinlichsten bleibt auch hier, daß die Transpiration der entscheidende Faktor ist. Allerdings vermögen Pilze wie Mucorarten, Penicillium usw. ihre Conidien in feuchtgesättigter Luft auszubilden, aber bei der lebhaften Atmung solcher Pilze kann ihre Temperatur sich über die der Umgebung erhöhen und zum Anlaß einer Ausscheidung von Wasserdampf werden. Sehr deutlich tritt der Einfluß der Transpiration bei der Sporangienbildung von Sporodinia hervor. Alle Mittel, welche Transpiration herbeiführen, eine Luft von 60—70% relativer Feuchtigkeit, Durchleiten von Luft, Licht, höhere Temperatur erregen den Prozeß selbst auf solchen Substraten, die ihrer chemischen Zusammensetzung nach Zygoten erzeugen sollten. Der Geschlechtsprozeß verlangt einen höheren Grad der Luftfeuchtigkeit, 85 bis 95%, man kann sagen, einen geringeren Grad der Transpiration. Manche Pilze wie die Helminthosporiumarten bilden ihre Conidien überhaupt nur aus, wenn die Luft nicht feuchtgesättigt ist (Ravn 1901). Besonders beweisend für den Einfluß der Transpiration sind die Versuche von Celakovsky (1906). Wenn bei Sporodinia, ebenso Mucor racemosus die Hyphen statt in Luft in Paraffinöl wachsen, das wasserhaltig ist, so findet keine Sporangienbildung statt. Nimmt man trockenes Paraffinöl, so bleiben die Hyphen, solange sie noch kräftig ernährt werden, auch steril. Sehr bald nach Veränderung der Nahrung im Substrat entstehen aber Sporangien, weil für die durch den Nahrungsmangel bereits stark reizbaren Hyphen die Entziehung von kleinen Wassermengen durch das trockene Oel völlig ausreicht. Ein Unterschied im Sauerstoffgehalt kann nicht dabei entscheidend sein, weil Celakovsky durch besondere Versuche nachgewiesen hat, daß feuchtes und trockenes Paraffinöl für Sauerstoff gleich permeabel sind. Die Wirkung der Transpiration kann zunächst in einer Entziehung von Wasser bestehen, wodurch eine stärkere Konzentration der organischen Substanzen herbeigeführt wird. Sie kann in gleichem Sinne wirken wie die Nahrungsänderung. Aber es wäre möglich, daß in

manchen Fällen die Transpiration auch dadurch wirkt, daß der gesamte Gaswechsel, die Aufnahme des Sauerstoffs, die Entfernung der Kohlensäure befördert wird. Die Amöben von Dictyostelium können in einer feuchtgesättigten Luft nicht zur Bildung von Plasmodien kommen, sondern sterben nach einiger Zeit ab. Sowie für Transpiration gesorgt wird, gelangen sie zur Fruktifikation. Da die Amöben auch auf der Oberfläche der Flüssigkeit von dieser bedeckt sind, können sie selbst nicht transpirieren. Den Einfluß der Wasserverdunstung kann man nur so verstehen, daß bei der fortgesetzten Verdunstung der die Amöben bedeckenden Wasserschicht die Zellen ständig mit Sauerstoff enthaltendem Wasser versorgt werden (Potts 1902). Allerdings handelt es sich hier um ein Vorstadium, die Plasmodienbildung, nicht um die eigentliche Fruchtbildung.

Die Bedeutung der Transpiration als Bedingung der Sporenbildung vieler Pilze tritt auch in Versuchen über den Einfluß des Lichtes hervor. Es ist bemerkenswert, daß das Licht keinen Einfluß auf die Fortpflanzung jener Pilze ausübt, die ganz in der Flüssigkeit leben. Dagegen fördert das Licht, ohne notwendig zu sein, die Sporangienbildung von Sporodinia, weil es die dafür nötige Transpiration erhöht. Wenn Schimmelpilze auf Agarkulturen dem Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzt werden, so zeigen sie die Erscheinung der „Hexenringe“, d. h. abwechselnd konzentrische Schichten mit lebhafter Conidienbildung und solche mit geringer oder völlig unterdrückter Conidienbildung. Munk (1912) hat gezeigt, daß das Licht des Tages die Fortpflanzung befördert, die Nacht sie einschränkt. Man kann das Licht ersetzen, wenn man im Dunkeln mit Hilfe eines Luftstromes zeitweise für Transpiration sorgt oder wenn man die Kulturen einem Wechsel von höherer und niederer Temperatur aussetzt. In anderen Fällen bei einigen höheren Pilzen erscheint das Licht direkt notwendig für die normale Ausbildung der Früchte, so für Coprinus-Arten nach Brefeld (1889), für Lentinus nach Buller (1905). Durch Lakon (1901) wurde aber nachgewiesen, daß, wenn durch starke Luftbewegung im Dunkeln für Transpiration gesorgt wird, das Mycelium des Coprinus normale Früchte ausbildet. Dagegen ist noch nicht erklärt, warum Coprinus nycthomerus, Ascophanus carneus im Dunkeln nicht einmal die ersten Fruchtanlagen auszubilden vermögen.

4. Einfluß von Temperatur und Sauerstoff auf die Fortpflanzung der Thallophyten. Die Temperatur muß als allgemeine Lebensbedingung die Fortpflanzungsprozesse beeinflussen; nur in selteneren Fällen bei einigen Algen (s. S. 279) kann ein Wechsel direkter bei der Erregung des Prozesses mitwirken. Dagegen in der Mehrzahl der Fälle entstehen die Organe bei einer mittleren Temperatur (15 bis 20°) auf Grund der früher besprochenen Aenderungen. Erst wenn die Temperatur sich der unteren oder oberen Grenze nähert, kann sie sehr wesentlich mitwirken, weil das Wachstum wie die einzelnen Formen der Fortpflanzung ein verschiedenes Verhältnis zur gleichen, höheren oder niederen Temperatur besitzen. Man kann daher gerade die Temperatur als ein sehr bequemes Mittel anwenden, um z. B. verschiedene Fortpflanzungsweisen des gleichen Pilzes zu trennen. So kann man bei Eurotium repens durch eine Temperatur von 27 bis 28° die üppigste Perithecienbildung hervorrufen meist mit Ausschluß der Conidienbildung, während diese auf den gleichen Substraten bei 15° allein herrscht. Jedenfalls ist es eine Aufgabe der Physiologie, die Kardinalpunkte der Temperatur für das Wachstum, sowie die verschiedenen Fortpflanzungsformen festzustellen. Einige wenige Beispiele sind in der Tabelle angegeben, sie beziehen sich auf Pilze, da die Algen noch wenig genau untersucht sind. Auch für die Pilze sind die Zahlen nicht als konstant zu betrachten, da die Kardinalpunkte je nach den Ernährungsbedingungen etwas schwanken können (Klebs 1900).

Temperatur-Minima und -Maxima.

Species	Wachstum		Kinosporen		Gonosporen	
	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.
Eurotium repens	7—8°	37—38°	8—9°	35—36°	?	33—34°
Sporodinia grandis	1—2°	31—32°	5—6°(?)	29—30°	5—6°(?)	27—28°
Saprolegnia mixta	0—1°	36—37°	1—2°	32—33°	1—2°	26—27°

Im allgemeinen zeigt sich aus diesen und anderen Zahlen (bei Bakterien, Hefe usw.) daß entsprechend der früher ausgesprochenen Regel (s. S. 277) die Temperaturgrenzen für das Wachstum weiter sind als für die Fortpflanzung und daß ferner die Temperatur-

grenzen für die Gonosporen wieder enger sind als für die Kinosporen, obwohl gerade in dieser Beziehung Ausnahmen vorkommen können. In selteneren Fällen kann auch eine Temperatur nahe der oberen Grenze die Gestalt der Fortpflanzungsorgane verändern. So bildet der zierliche Fruchtträger von Thamnidium elegans bei einer Temperatur von 27 bis 30° keine Endsporangien aus, so daß nur die seitlichen Sporangiolen auftreten (Bachmann 1895). Mucor mucedo bildet bei 27 bis 28° statt der langen unverzweigten Sporangienträger niedrige, stark verzweigte Fruchthyphen aus.

Auch der Sauerstoff als Erreger der Atmung ist eine allgemeine Lebensbedingung und als solche indirekt für die Fortpflanzung notwendig, abgesehen von jenen anaeroben Bakterien, die im Vakuum wachsen und Sporen bilden können. Sie sind das einzige bisher bekannte Beispiel, wo der Zutritt des Sauerstoffs direkt die Sporenbildung erregen kann (s. S. 282). Bei einigen Algen scheint eine Sauerstoffverminderung als Reiz der Zoosporenbildung zu wirken (s. S. 278). Genau wie für die Temperatur gibt es auch für den Sauerstoff (seinen Partiärdruck) eine untere und obere Grenze, die nach den wenigen vorliegenden Untersuchungen für das Wachstum und die verschiedenen Fortpflanzungsformen verschiedene Werte besitzen. So kann das Mycelium von Mucor racemosus noch wachsen bei 3 bis 5 mm Luftdruck; bei 6 mm beginnt die Anlage von Sporangien, bei 10 mm entstehen reife Sporen. Sporodinia bildet bei 3 bis 6 mm ein steriles Mycelium; bei 15 mm können bereits normale Sporangien entstehen, die Zygotenbildung verlangt 40 bis 60 mm und geht dabei noch meist anormal vor sich. Auch die Alge Vaucheria repens kann noch bei 3 mm Luftdruck wachsen, beginnt aber erst bei einem Luftdruck von 20 mm Zoosporen und bei 80 mm die allerersten Anlagen von Geschlechtsorganen zu bilden. So zeigt sich, daß im allgemeinen für die Fortpflanzung ein höherer Partiärdruck des Sauerstoffs nötig ist als für das Wachstum und daß die geschlechtlichen Organe bei Sporodinia und Vaucheria einen höheren Druck verlangen als die ungeschlechtlichen. Uebereinstimmend damit haben Untersuchungen bei anderen Organismen, aerobe Bakterien, ferner Hefearten (Hansen 1902) gezeigt, daß eine erhöhte Sauerstoffzufuhr fördernd auf die Sporenbildung einwirken kann.

5. Wechsel der Fortpflanzung; Generationswechsel. Die frühere Annahme, daß bei Thallophyten ein regelmäßiger Wechsel ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Generationen vorkommt, hat sich für die Mehrzahl der genauer untersuchten Arten als unrichtig erwiesen. Hat man einen gut ernährten Thallus, so besitzt dieser die Fähigkeiten (Potenzen) für das Wachstum und alle für die Spezies charakteristischen Fortpflanzungsformen. Die Entscheidung, welche der Potenzen zur Verwirklichung gelangt, hängt von den äußeren Bedingungen ab. Dort wo diese Bedingungen für die einzelnen Lebensprozesse deutlich verschieden sind, läßt sich sicher die gewünschte Fortpflanzung erreichen und die beliebige Aufeinanderfolge von Wachstum, ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung herbeiführen, so bei Vaucheria, Oedogonium, Saprolegnia Sporodinia usw. In anderen Fällen läßt sich die eine Fortpflanzung leichter von der anderen trennen als diese von jener. So läßt sich Eurotium repens zur ausschließlichen Conidienbildung bringen; bei den Versuchen Ascusfrüchte hervorzurufen, sind die Conidien nicht immer ausgeschlossen. Bei Algen wie Hydrodictyon entscheiden oft kleine Differenzen der äußeren Faktoren, welche Fortpflanzung eintritt. Das Verhältnis kompliziert sich, je reicher eine Art an Fortpflanzungsformen ist, aber es bleibt immer die Aufgabe, die Bedingungen für jede so genau kennen zu lernen, daß jede für sich zur Entfaltung kommt. Bei Fumago entsteht ein steriles Mycelium in einer Peptonlösung, ein solches mit braunen Paulosporen bei der Kultur auf Agar-Agar mit weinsaurem Ammoniak. Einfache Conidienträger erscheinen auf Pepton mit Nährsalzen (0,5% Knop), aus mehreren Trägern bestehende Conidienbüschel auf Glyzerin mit Salzen. Bei stärkerer Ernährung auf Pepton (0,05%) und Rohrzucker (10%) entstehen die aus vielen Fruchtträgern verwachsenen Conidienbündel und bei längerer Ernährung auf günstigen Substraten Pykniden. Schließlich können unter nicht näher bekannten Bedingungen Ascusfrüchte gebildet werden (Schostakowitsch 1895). Wenn in der freien Natur ein periodischer Wechsel von Wachstum und Fortpflanzung beobachtet wird, so muß man nach den Resultaten der Versuche schließen, daß dieser Wechsel auf periodischen Aenderungen in der Außenwelt beruht (vgl. für Spirogyra Benecke 1908). Es bleibt aber die Frage offen, ob es nicht doch Thallophyten gibt, die einen in ihrer spezifischen Natur festgelegten Generationswechsel besitzen, entsprechend wie bei Moosen und Farnen. In der Tat sprechen dafür die Beobachtungen an Dictyota und einigen Florideen (vgl. den Artikel „Algen").

Dagegen verhalten sich die Cutleriaarten mit ihrem viel besprochenen Generationswechsel wesentlich wie die vorhin erwähnten Algen und Pilze. Allerdings existiert bei diesen Meeresalgen ein auffallender Unterschied der geschlechtlichen Cutleria- und der

ungeschlechtlichen krustenartigen Aglaozoniaform. Die Zoosporen der letzteren erzeugen die Cutleria, die Oosporen von dieser die Aglaozonia. Aber nach den Untersuchungen von Kuckuck, Church, Sauvageau (Literatur bei Oltmanns 1904) können aus Aglaozonia-Zoosporen sowohl Cutleria wie Aglaozonia entstehen und ebenso aus Cutleria die eine wie die andere Form. Daraus folgt, daß irgendwelche äußeren Bedingungen darüber entscheiden, welche Entwickelung die Zoo- oder Oosporen einschlagen. Für den Einfluß der Außenwelt spricht die Tatsache, daß die geschlechtliche Cutleria sich bei Neapel in den Wintermonaten findet und vom April ab mit steigender Temperatur und Lichtintensität verschwindet, während sie bei Plymouth im Hochsommer, bei Helgoland überhaupt sehr selten vorkommt. Die widerstandsfähigere Aglaozoniaform findet sich das ganze Jahr bei Neapel, Plymouth und Helgoland. Nun hat Sauvageau (1908) bei Cutleria adspersa unter angeblich gleichen Bedingungen aus Zoo- und Oosporen geschlechtliche und ungeschlechtliche Pflanzen erhalten. Das weist darauf hin, daß bei dieser Art relativ kleine Unterschiede in den Kulturbedingungen ev. auch in den vorhergehenden Ernährungsverhältnissen der Mutterpflanzen Einfluß auf das Schicksal der Sporen haben. Doch kann erst eine genauere Untersuchung Aufschluß bringen.

6. Geschlechtsdifferenzierung. Parthenogenesis. Innerhalb der Thallophyten finden wir die allerverschiedensten Formen des Geschlechtsprozesses von sehr einfachen bis zu hochentwickelten Vorgängen. Selbst bei Arten mit anscheinend nicht differenziertem Geschlecht kann eine scharfe Diöcie existieren wie es Blakeslee 1904 für Rhizopus nigricans u. a. nachgewiesen hat. Die beiden Mycelformen (+ und —), deren Zusammentreffen erst den Geschlechtsprozeß ermöglicht unterscheiden sich in manchen Fällen z. B. bei Phycomyces durch die Art des Wachstums, Zahl der Sporangien und Größe der Sporen. Unterschiede zeigen sich gegenüber der Temperatur und der chemischen Zusammensetzung des Nährmediums bei den Mycelformen von Mucor miemalis u. a. (Korpatschewska 1910). Eine Umwandlung der Mycelform in die andere ist nie bisher gelungen. Bei einigen Spirogyren zeigt sich der Anfang der Differenzierung, indem die Zellen des einen Fadens aktiv zu den mehr passiven Zellen des anderen Fadens hinüberwandern. Bei solchen Arten scheint der Reiz für die Bildung des Kopulationskanals zunächst von einem Faden auszugehen, der dann seinerseits den anderen Faden dazu veranlaßt (Haberlandt 1890, ferner Chodat 1910). Die Natur dieser Reize ist bisher unbekannt. Nur für einige Saprolegniaarten konnte ein Einfluß äußerer Bedingungen auf die Geschlechtsbildung nachgewiesen werden. Wenn durch die Nahrungsänderung das Mycelium geschlechtsreif wird, so entstehen zuerst die Oogonien, die dann ihrerseits durch einen unbekannten Reiz die Antheridienbildung hervorrufen. Kultiviert man Saprolegnia mixta in Hämoglobin, so treten nur Oogonien auf, während die Antheridien fehlen. Man kann aber ihre Bildung veranlassen, wenn man der Lösung Salze, speziell Phosphate zufügt (bei Saprol. hypogyna nach Kaufmann 1908 auch Nitrate). Die antheridienfreien Oogonien erzeugen aber normale Oosporen ohne Befruchtung. Auch bei anderen Thallophyten erscheint der Befruchtungsprozeß mehr oder weniger fakultativ, nicht notwendig (vgl. den Artikel „Apogamie und Parthenogenesis"). Von besonderem Interesse ist in dieser Beziehung Protosiphon, dessen Schwärmer ebenso gut Zoosporen wie Gameten sein können. Wenn die Zellen von einer Lehmkultur in Wasser bei Gegenwart des Lichtes übergeführt werden, so kopulieren die entstehenden Schwärmer äußerst lebhaft. Sobald man den Versuch bei 26 bis 27° im Dunkeln ausführt, ist die Fähigkeit zur Kopulation völlig verschwunden, die Schwärmer kommen für sich zur Ruhe. Die Temperatur muß im letzten Stadium des Bildungsprozesses einwirken und ihr Einfluß läßt sich später nicht beseitigen. Dasselbe Resultat erreicht man, wenn die Zellen in einer Nährsalzlösung (0,4 bis 1%) kultiviert und dann ohne Wechsel des Mediums ins Dunkle versetzt werden. Die Schwärmer sind dann rein ungeschlechtlich, sie können aber geschlechtlich gemacht werden, wenn die Nährlösung, in der sie sich befinden, durch reines Wasser ersetzt wird. Die Parthenosporen, glatte Kugeln, sind gleich keimfähig, die Zygoten mit sternartigen Auswüchsen brauchen eine Ruheperiode. Die Fähigkeit, Parthenosporen zu bilden, zeigt sich auch bei Spirogyra varians, wenn die Fäden kurz vor der Kopulation in Zucker oder Nährsalzlösung gebracht werden. Die Erhöhung des osmotischen Druckes verhindert die Kopulation, und beide Geschlechtszellen, männliche wie weibliche, werden zu Parthenosporen, die normal keimfähig sind. Ebenso können die Gameten von Ulothrix, Draparnaldia zu Parthenosporen werden, und die gleiche Fähigkeit besitzen die Geschlechtszellen von Sporodinia. Durch verschiedenartige Mittel, Trockenheit der Luft, höhere Temperatur, helles Licht, niederen Luftdruck kann man den Befruchtungsprozeß hindern,

es bilden sich beide Geschlechtszellen zu Parthenosporen um (Klebs 1896, 1898).

Zahlreiche andere Fälle der Parthenogenesis sind bei Algen bekannt, z. B. bei Chara crinita, Dictyota dichotoma, Ectocarpus siliculosus u. a., wenn auch die Bedingungen dafür noch wenig erforscht sind. Wahrscheinlich spielt die Außenwelt eine Rolle dabei. Die Eizellen der Cutleria multifida keimen unter den Bedingungen Neapels nur nach vorhergehender Befruchtung, an der englischen Küste dagegen parthenogetisch. Auch bei Cutleria adspersa keimen die Eizellen ohne Befruchtung; selbst bei der Gegenwart männlicher Zellen konnte Sauvageau eine wirkliche Befruchtung nicht beobachten, obwohl sie doch wahrscheinlich vorkommt.

II. Cormophyten. (Moose, Farne, Phanerogamen).

Da die Bedingungen der Fortpflanzung für Moose und Farne noch wenig untersucht sind und soweit es der Fall ist, nicht prinzipiell verschieden sind von denen der Phanerogamen, soll das darüber Bekannte in die Betrachtung von diesen einbezogen werden. In dem Entwickelungsgang der Moose (vgl. den Artikel „Moose") erscheint das Sporogonium als ungeschlechtliche Generation, deren Verhältnis zur Außenwelt, abgesehen von dem allgemeinen Einfluß der Ernährung, unbekannt ist. Das gleiche gilt für die ungeschlechtliche Generation der Farnkräuter, (vgl. oben „Fortpflanzung der Farne") obwohl bereits einige Tatsachen darauf hinweisen, daß die Sporangien in einem anderen Verhältnis zu den äußeren Bedingungen stehen als die vegetativen Organe. So beobachtete Raciborski (1900) bei Acrostichum Blumeanum, daß die Pflanze am Boden nur sterile Blätter bildete, daß sie aber fertile erzeugte, wenn das Rhizom an einem Baume in die Höhe klettern konnte. Hier wird wohl weniger die Schwerkraft entscheidend sein, wie Raciborski vermutet, als die größere Lichtintensität und relative Trockenheit. Aspidium filix mas, das im Winter in Buitenzorg (Java) kultiviert wurde, bildete nur sterile Blätter; eine andere Pflanze, die gleichzeitig in dem kühleren Bergklima von Tjibodas (1400 m) wuchs, erzeugte Sporangien (Klebs 1911). Nähere Untersuchungen über diese Verhältnisse fehlen noch. Das Hauptinteresse knüpft sich an die geschlechtliche Fortpflanzung der Phanerogamen in Form der Blüten (vgl. den Artikel „Blüte" und oben „Fortpflanzung der Phanerogamen, Gymnospermen, Angiospermen").

Der verwickelte Bau der Blüten, ihre Korrelationen zu den ebenfalls stark differenzierten vegetativen Organen, die lange Dauer der Entwickelung und die oft so fest bestimmte Blütezeit, die technischen Schwierigkeiten die einzelnen Außenfaktoren längere Zeit für sich auf den Prozeß einwirken zu lassen, alles vereinigt sich das Problem schwer angreifbar zu machen und die Resultate selten eindeutig erscheinen zu lassen. In der Literatur gibt es eine sehr große Anzahl gelegentlicher Beobachtungen über den Einfluß der Außenwelt auf die Blütenbildung (vgl. Möbius 1897). Aber sie sollen nur selten hier berücksichtigt werden, das Hauptgewicht wird auf die experimentell festgestellten Tatsachen gelegt. Soweit diese heute ein Urteil gestatten, zeigt sich eine prinzipielle Uebereinstimmung der Phanerogamen mit den C-assimilierenden Algen. Setzen wir eine Pflanze voraus, die sich kräftig ernährt und gut wächst, so müssen besondere innere Veränderungen tätig sein, die die Blütenbildung herbeiführen. Der Uebergang vom vegetativen Wachstum zur Fortpflanzung kann wie bei einjährigen Gewächsen anscheinend sehr schnell stattfinden. In anderen Fällen z. B. bei zweijährigen Pflanzen, Sempervivumarten, führen die inneren Veränderungen zunächst zu einem blühreifen Zustand, in welchem alles für die Blütenbildung vorbereitet ist, ohne daß aber mikroskopisch erkennbare Anlagen vorhanden sind. Bei Bäumen, Zwiebelgewächsen schiebt sich zwischen der ersten Anlage und der eigentlichen Entfaltung eine Ruheperiode ein. Auf die allgemeine Frage, ob die inneren, für die Blütenbildung wesentlichen Bedingungen in einem notwendigen Zusammenhange mit gewissen Außenfaktoren stehen, lautet die Antwort, daß wie bei den Algen in den genauer untersuchten Fällen quantitative Aenderungen solcher äußeren Bedingungen die entscheidende Rolle spielen, vor allem die Steigerung der C-Assimilation unter dem Einfluß des Lichtes und die Einschränkung gewisser anorganischer Nährsalze. Unter fortdauernden günstigen Bedingungen für das Wachstum kann die geschlechtliche Fortpflanzung nicht eintreten. Der Nachweis ist für eine Reihe von Phanerogamen, z. B. Glechoma hederacea, Rumex acetosa, Sempervivumarten geliefert worden. Ebenso wachsen Lebermoose wie Fegatella conica (Bolleter 1906), ~~Mouhontia~~ polymorpha (Dachnowski 1907) jahrelang rein vegetativ im feuchten warmen Gewächshaus. Sie bilden Geschlechtsorgane erst wenn die äußeren Bedingungen dafür geändert werden. Diese sollen jetzt einzeln behandelt werden.

1. Einfluß des Lichtes. Nimmt man einen für die Entwickelung einer Pflanze genügend nährsalzreichen Boden bei mittlerer Temperatur und Feuchtigkeit, so hängt

die Blütenbildung in erster Linie von der Intensität des Lichtes ab, die die nötige Speicherung der organischen Stoffe herbeiführt. An und für sich kann die Blütenbildung im Dunkeln erfolgen, z. B. bei Zwiebel- und Knollengewächsen, die im vorhergehenden Jahre die C-Assimilate in großer Menge aufgespeichert haben. Bei chlorophyllfreien Schmarotzern z. B. Lathraea, Orobanche kann die Blütenbildung vom Licht erfolgen (Göckl 1898). Aber auch bei Pflanzen, die vor und während der Blütenbildung assimilieren müssen, kann der Prozeß im Dunkeln erfolgen, sobald nur die Assimilationsorgane, die Blätter, einer genügenden Lichtintensität ausgesetzt sind. So hat Sachs (1864) bei den in einen Dunkelkasten eingeführten jungen Infloreszenzen von Petunia, Antirrhinum, Cucurbita normale Blütenbildung nachweisen können. Allerdings kann bei solchen Versuchen (z. B. mit lange blühenden Infloreszenzen von Digitalis, Veronica) die Bildung offener Blüten schließlich aufhören. Aber das liegt wohl nur daran, daß das starke Etiolement der Infloreszenzachse einen Teil der C-Assimilate in Anspruch nimmt. Wenn solche Pflanzen, namentlich einjährige, ganz ins Dunkle gestellt werden, so hört die Blütenbildung sehr bald auf. Aber dieses geschieht auch bei einer Schwächung der Lichtintensität, deren wirksamer Grad verschieden ist, je nach den spezifischen Eigenschaften der Pflanze (Vöchting 1893, Curtel 1898). Nach Wiesner (1907) blüht Lepidium sativum nicht mehr wenn der Lichtgenuß unter 1—$^1/_{10}$ sinkt. In einem solchen schwächeren Licht können Pflanzen, wie z. B. Mimulus Tillingii (nach Vöchting) jahrelang fortleben und wachsen; sie verhalten sich genau so wie Vaucheria, Oedogonium u. a. Algen oder Lebermoose (Dachnowski 1907) unter gleichen Umständen. Die gleiche Wirkung erreicht man auch durch eine Veränderung in der Zusammensetzung des Lichtes. In Versuchen mit Häuschen aus weißem, rotem und blauem Glas zeigte sich, daß die rotgelben und blauvioletten Strahlen keine spezifische Wirkung auf die Blütenbildung ausüben, sondern nur insofern sie eine Schwächung der C-Assimilation in verschiedenem Grade bewirken. Hinter dem optisch hell durchsichtigen, blaugrünen Glas (hauptsächlich Durchtritt der kurzwelligen Strahlen $\lambda = 570$ bis 400) verhalten sich die bereits blühenden einjährigen Pflanzen, wie Anagallis, Specularia, Lobelia u. a., als würden sie einem geschwächten Licht ausgesetzt. Sie hören mit der Bildung von Blüten auf und wachsen langsam vegetativ weiter. Im roten Licht (hauptsächlich Durchtritt der langwelligen Strahlen $\lambda = 720$ bis 580) können die gleichen Arten monatelang fortblühen, wenn auch die Zahl der Blüten viel geringer ist als im weißen Lichte. Nimmt man zu den Versuchen Pflanzen mit einer gewissen Quantität von Reservestoffen, so hängt die Wirkung des blauen und roten Lichtes wesentlich von dem Zeitpunkte ab, in dem der Versuch angestellt wird. Das perennierende Sedum spectabile (Klebs 1905), dessen Triebe regelmäßig im Spätsommer zum Blühen kommen, wächst in dem blauen Licht des betreffenden Häuschens rein vegetativ, sobald der Versuch im März oder April beginnt; macht man ihn erst im Juni, so gelangen die Triebe zur Blütenbildung.



Fig. 1. Sempervivum Funkii. 3 blühreife Rosetten von gleicher Herkunft und gleichem Alter am 18. März 1909 in je einen Topf auf das weiße, rote und blaue Gewächshaus verteilt. Resultat am 8. Juni 1909; links reichlich blühend im weißen Haus, in der Mitte ärmlich blühend im roten Haus, rechts ohne Blüten rein vegetativ im blauen Haus.

Pflanzen, die im März in das rote Häuschen gestellt wurden, blühen an der etiolierten Infloreszenz, aber wieder schwächer als im weißen Licht. Ganz entsprechende Resultate lieferten die Versuche mit blühreifen Sempervivumarten (Fig. 1).

Die chemische Untersuchung der in weißem, rotem, blauem Licht gewachsenen Pflanzen macht die verschiedene Wirkung dieser Lichtarten auf die Blütenbildung sehr verständlich. Die Tabelle gibt die Werte für Sedum spectabile.

Zusammensetzung der Blätter von 3 Topfexemplaren seit 6. Juni bis 19. Juli in den 3 Häuschen kultiviert, auf 100 g Trockensubstanz.

Substanz	Weiß	Rot	Blau
Lösliche Asche	11,08	15,2	23,7
Zucker	10,2	4,95	3,01
Lösliche N-Verb.	0,44	0,87	1,78
Stärke	6,68	3,5	2,25

Beim Vergleich der Pflanzen in Weiß, Rot, Blau zeigt sich unzweifelhaft 1. eine steigende Abnahme der Kohlehydrate (Zucker und Stärke), 2. eine steigende Zunahme der löslichen Asche und speziell der N-Verbindungen. Es sind in den Pflanzen wesentliche Verschiebungen der Konzentrationsverhältnisse eingetreten, die das starke Blühen im Weiß, das schwache im Rot, die Unterdrückung des Blühens im Blau erklären (Klebs 1907; die gleichen Resultate auch für Sempervivum Funkii).

Die Abhängigkeit der Blütenbildung von einer gegenüber dem Wachstum gesteigerten Assimilation durch intensiveres Licht scheint für alle Phanerogamen zu gelten; die höhere Konzentration bestimmter organischer Stoffe erscheint als eine entscheidende Bedingung (Klebs 1904). Wie Loew (1905) betont hat, kommt es vor allem auf den Zucker an, dessen Bedeutung auch bei den Algen hervortritt; unter Umständen könnten auch bei gewissen Pflanzen neben den Kohlehydraten andere N-freie Stoffe wirksam sein.

2. Die anorganischen Nährsalze. Auch in dieser Beziehung verhalten sich die Phanerogamen wie die Algen, obwohl der Nachweis nicht so einfach zu führen ist. In der praktischen Garten- und Feldkultur sind vielfach Beobachtungen gemacht worden, nach denen starke Bodendüngung das Blühen der Pflanzen behindert, eine Einschränkung sie fördert. Methodische Versuche sind bisher in geringer Zahl gemacht worden. Die Vermutung, daß wie bei den Algen eine Verminderung der N-haltigen Salze für die Blütenbildung maßgebend ist, wurde mehrfach ausgesprochen (H. Fischer 1905, Benecke 1906). In einigen Versuchen (Loew 1905) mit Gartenpflanzen, bei welchen steigende Mengen von Stickstoff in Form von Ammonnitrat gegeben wurden, trat eine starke Verzögerung der Blütenbildung ein. Mit Torenia Fournieri, Solanum nigrum hat Montemartini (1910) Versuche gemacht, in denen die Pflanzen alle 4 bis 5 Tage in frische Nährsalzlösung (alle nötigen Elemente enthaltend) versetzt wurden. Sie entwickelten sich kräftig, kamen aber nicht zur Blüte. Wenn aber solche vorher normal ernährten Pflanzen in eine N-freie Nährsalzlösung gebracht wurden, so entstanden die Blüten. Andererseits kann auch das Blühen verhindert werden in einer Lösung ohne Phosphor, während eine einseitige Düngung mit Calciumphosphat eine frühzeitige Entwickelung der Blüten hervorrufen kann. Es scheint demnach, daß eine Steigerung des Phosphorgehaltes für die Blütenbildung förderlich ist. Noch auf einem anderen Wege läßt sich eine Einsicht in das Verhältnis der Nährsalze zur Blütenbildung gewinnen, indem man die chemische Zusammensetzung von Pflanzen in vegetativem und blühendem Zustande untersucht. Allerdings gibt es bisher wenige Arbeiten, die von dieser Fragestellung ausgehen. Doch gehören hierher die Beobachtungen, daß bei Getreidepflanzen der Nährsalzgehalt von der Keimung ab stetig zunimmt bis zu einem Maximum kurz vor der Blütenbildung, von wo ab eine sehr deutliche Verminderung eintritt. Sie kann anscheinend nur durch eine Ausscheidung der Salze ganz besonders des Kaliums und Stickstoffs erklärt werden. Gleichzeitig erfolgt in der Pflanze eine starke Speicherung der C-Assimilate in Form von Stärke (Wilfahrt 1905, Vageler 1908). Aus den Untersuchungen von Berthelot (1899) u. a. geht hervor, daß der höchste Phosphorgehalt zur Zeit der Blütenentwickelung erreicht wird; das spricht für die besondere Rolle des Elementes bei der Blütenbildung (Montemartini 1910). Wenn man bei Sempervivum vegetative und blühreife oder im Anfang der Infloreszenzbildung begriffene Rosetten chemisch untersucht, indem man den Preßsaft analysiert, so enthält der Saft der blühreifen stets mehr reduzierenden Zucker als der der vegetativen; andererseits ist die Menge der Aschenbestandteile vor allem der N-Verbindungen absolut und relativ größer bei den vegetativen Rosetten (s. Tabelle S. 290; ferner weitere Analysen von Klebs 1909). Wenn man berücksichtigt, daß es auf ein bestimmtes Konzentrationsverhältniss der C-Assimilate und gewisser Nährsalze ankommt, so wird man auch die Tatsache verstehen, daß eine starke Einschränkung der Nährsalzaufnahme nicht immer nötig ist, sofern nur durch lebhafte

Assimilation der Ueberschuß an ihren Produkten erreicht wird. Bei der Kultur im Freiland wird man selbst bei sehr reicher Düngung des Bodens Blütenbildung an ein- und mehrjährigen Pflanzen beobachten. In speziellen Untersuchungen mit blühreifen Rosetten von Sempervivum konnte die Blütenbildung nicht verhindert werden, obwohl die Rosetten seit März auf Nährlösungen, sogar relativ konzentrierten (bis 2 %), kultiviert wurden, vorausgesetzt, daß helles Licht mitwirkte. Eine Pflanze kann auch bei höherem Nährsalzgehalt des Bodens doch nur eine begrenzte Menge Salze aufnehmen und andererseits unter sonst günstigen Bedingungen den nötigen Ueberschuß an C-Assimilaten gewinnen. Von diesem Standpunkt aus lassen sich die Resultate jener Methoden verstehen, die in der Praxis der Obstbaumzucht vielfach angewendet werden, um sterile Bäume zur Blüten- und Fruchtbildung zu bringen. Eine Reihe Methoden geht darauf aus, die Aufnahme der Nährsalze einzuschränken, z. B. mehrfaches Verpflanzen, durch das die Wurzeln beschädigt werden, direktes Beschneiden der Wurzeln, geringe Bodenbearbeitung, dichtes Pflanzen der Bäume. Wie Poenicke (1912) richtig hervorhebt, sind diese Methoden, obwohl sie unter Umständen Erfolg haben, nicht empfehlenswert, weil der Baum dadurch geschwächt wird. Geeigneter sind die Methoden, die zu einer Stauung und damit zu einer Aufspeicherung der C-Assimilate führen, durch die dann die Blütenbildung hervorgerufen wird. Das geschieht durch die Ringelung, bei der ein ringförmiger Streifen der Rinde entfernt wird. Da in ihr die Ableitung der C-Assimilate nach den Wurzeln stattfindet, so muß eine Unterbrechung die gewünschte Stauung bewirken. Noch weniger schädlich und wirksamer ist die Anwendung einer Drahtschlinge und am besten nach Poenicke der „Fruchtgürtel", d. h. ein dünner Zinkstreifen, der mit Hilfe eines Drahtes fest an den Stamm, bei stärkeren Bäumen um die einzelnen Hauptäste gebunden wird.

3. Der Einfluß des Wassers. Zahlreiche praktische Erfahrungen in der Kultur haben nachgewiesen, daß eine hohe Feuchtigkeit der Blütenentwickelung entgegenwirkt, während das vegetative Wachstum sehr gefördert wird. Dieses kann geschehen, wenn sowohl der Wassergehalt des Bodens wie der Wasserdampfgehalt der Luft sehr hoch ist. In erster Linie fördernd auf die Blütenbildung wirkt eine relative Trockenheit der Luft, durch die die Transpiration gesteigert wird. Man kann Pflanzen, die einen mit Wasser gesättigten Boden ohne Schaden ertragen, wie z. B. Lysimachiaarten darin kultivieren oder in Wasser direkt stellen: sie blühen, sofern für Licht und lebhafte Transpiration gesorgt ist. Aus den Versuchen von Gain (1895) ergab sich, daß für das Blühen ein Optimum der Transpiration existiert bei relativ feuchtem Boden und relativ trockener Luft. Bei vergleichenden Experimenten ergab sich folgende Reihenfolge vom begünstigenden zum hemmenden Einfluß auf das Blühen: trockene Luft sehr günstig, feuchter Boden günstig, trockener Boden ungünstig, feuchte Luft sehr ungünstig. Durch einfache Entfernung der Wurzeln an den Knollen von Begonien ließen sich diese zu einem frühzeitigen Blühen bringen (Doposchny-Uhlar 1912). Da das Licht eine wesentliche Förderung der Transpiration bedingt, so spielt es auch in dieser Richtung eine große Rolle bei der Erregung der Blütenbildung. Bei allen Versuchen, diesen Prozeß bei Pflanzen durch Kultur in ganz feuchtem Raum zu verhindern, was bei einjährigen Gewächsen gelingt, wirkt eine gewisse Schwächung der Lichtintensität mit, da ohne diese die Transpiration nicht gehindert werden kann.

Allerdings kann man die Transpiration auch bei Gegenwart hellen Lichtes verhindern, wenn man die Pflanzen unter Wasser kultiviert. Läßt man Pflanzen wie Myriophyllum spicatum, Isnardia Ludwigii, Jussiaea repens, Mentha aquatica in einem Bassin untergetaucht wachsen, das der vollen Sonne ausgesetzt ist, so blühen sie niemals. Es gibt überhaupt ganz wenige untergetaucht lebende Gewächse, wie Najas, Ceratophyllum, die unter Wasser blühen. Selbst die Mehrzahl der Wasser- und Sumpfgewächse vermag es nicht. Wir stehen hier vor dem gleichen Problem wie bei der Fortpflanzung der Landpilze (s. S. 284). Neben der Transpiration, die sicher eine Rolle dabei spielt, könnte die leichtere Zufuhr des Sauerstoffs, der Kohlensäure, ebenso auch die gewisse Einschränkung der Nährsalzaufnahme, die Blütenbildung in der Luft befördern. In der freien Natur, wo die Wasserpflanzen oft steril sind (vgl. Goebel 1893), läßt es sich schwer entscheiden, ob die Sterilität auf zu reichlicher Ernährung bei lebhafter Aufnahme der Nährsalze beruht oder ob andere Faktoren das Wachstum in der Luft verhindern sei es durch zu geringe oder zu hohe Intensität. Gerade bei den Wasserpflanzen tritt wieder die entscheidende Wirkung der Lichtintensität hervor. Denn wenn die Pflanzen in einer gewissen Wassertiefe wachsen, vermögen sie nicht mehr ihre Infloreszenzen in der Luft auszubilden, weil mit der Tiefe die Intensität des Lichtes zu sehr abnimmt (Glück 1905). Die Tiefengrenze, bei der dieses geschieht, hängt von den spezifischen Eigenschaften der Pflanzen sowie von der Durchsichtigkeit des Wassers ab.

4. Der Einfluß der Temperatur und anderer Faktoren (Sauerstoff, Kohlensäure). Als allgemeine Lebensbedingung muß die Temperatur die Blütenbildung beeinflussen, da auch alle anderen Funktionen, die mit ihr zusammenhängen, wie Assimilation, Transpiration, Wasser- und Nährsalzaufnahme von der Temperatur abhängen. In bezug auf die Nährsalze hat Montemartini (1910) den Nachweis geführt, daß die Aufnahme der Phosphorsäure durch steigende Temperatur vermehrt wird bis zu einem Optimum, welches zu gleicher Zeit dem Optimum der Temperatur für die Blütenbildung entspricht. Auffallender sind die Wirkungen einer Temperatur, die sich der unteren oder oberen Grenze nähert oder auch einer mittleren Temperatur (ca. 20°), sobald sie bei manchen Pflanzen zu gewissen Zeiten der Entwickelung eingreift. Die zweijährige Zuckerrübe kann unter gewissen Umständen bereits im ersten Jahre blühen; es hängt dieses „Schießen" der Rübe zum Teil von Rassecharakteren ab, zum Teil sicher von verschiedenen äußeren Bedingungen. Unter diesen wirkt besonders niedere Temperatur nahe bei 0° im Frühjahr bei früher Aussaat (Rimpau 1880). Man kann sich vorstellen, daß die Hemmung des Wachstums, vielleicht auch der Nährsalzaufnahme bei Nacht, andererseits die C-Assimilation am Tage die inneren Bedingungen für die Blütenbildung herbeiführen. Die im Herbst mit Reservestoffen gefüllte Zuckerrübe blüht der Regel nach im folgenden Sommer. Wenn aber die Rübe während des Winters in einem Warmhaus bei 15 bis 20° gehalten wird, so verliert sie die Fähigkeit im nächsten Sommer zu blühen; man kann den Versuch mehrere Jahre durchführen. Es handelt sich hier um eine sehr verbreitete Reaktion mitteleuropäischer Gewächse, sie wurde nachgewiesen bei anderen zweijährigen Gewächsen (Cochlearia, Digitalis, Verbascum), bei perennierenden Pflanzen, wie Glechoma, Rumex acetosa u. a. (Klebs 1906). Die Wirkung der an und für sich nicht hohen Temperatur zeigt sich aber nur, wenn der Versuch von Oktober bis Ende Dezember angestellt wird. Vom Januar ab hat die gleiche Temperatur nur den Erfolg, die Rübe zu einem frühzeitigen Treiben der Infloreszenz zu bringen. Die nächsten Gründe für die Wirkung der Temperatur liegen wohl darin, daß sie neben Förderung der Atmung ein fortdauerndes vegetatives Wachstum veranlaßt, während die Assimilationstätigkeit im Winter sehr geringfügig ist. Durch den starken Verbrauch der organischen Assimilate wird das Konzentrationsverhältnis zugunsten des Wachstums verändert; es bleibt aber ganz unerklärt, daß dieses später nicht mehr zugunsten der Blütenbildung umgewandelt wird, was wohl unter besonderen Bedingungen gelingen müßte. Einen entsprechenden Einfluß hat eine mittlere Temperatur auf blühreife Sempervivum-Rosetten. Kultiviert man diese bei einer Bodentemperatur von 15 bis 20° gleichzeitig in reich gedüngter feuchter Erde, so verwandeln sich alle blühreifen Rosetten in lebhaft vegetativ wachsende. Aber der Versuch muß im März gemacht werden; im Mai angestellt hat er keinen Erfolg. Man kann die Düngung weglassen und selbst bei geringer Feuchtigkeit die Rosetten vegetativ machen, wenn sie März bis April im Dunkeln einer Temperatur von 26 bis 28° ausgesetzt werden. Auch hier ist der Zeitpunkt entscheidend; von Ende April ab verhindert weder hohe Temperatur, noch Dunkelheit, noch starke Düngung die Entwickelung der Infloreszenz. Dann sieht es so aus, als ob der ganze Prozeß sich unabhängig von der Außenwelt aus rein inneren Gründen vollziehe, während in Wirklichkeit die wesentlichen Vorbereitungen von der Außenwelt abhängig sind und nur der erregte Vorgang, einmal ins Rollen gebracht, ruhig abläuft. Die Erfahrungen über solche Wirkungen der Temperatur, namentlich in Verbindung mit Feuchtigkeit und Nährsalzen machen es auch verständlich, daß manche europäischen Pflanzen in dem feuchtwarmen Klima der Tropen nicht zur Blüte kommen, wie es für die zweijährigen Gewächse Kohl, Petersilie (Fritz Müller 1882), Symphytum (Wettstein 1902) und auch für Bäume (Möbius 1897) bekannt ist (vgl. Klebs 1904, 1911).

Neben den bisher besprochenen Faktoren gibt es noch andere, die in ihrer Wirkung auf die Blütenbildung kaum untersucht sind, wie die Aufnahme organischer Nahrung aus dem Boden, die im Boden lebenden Bakterien, die von den Pflanzen selbst ausgeschiedenen Substanzen und ähnliches. Auch der Einfluß des Sauerstoffs, sei es direkter oder indirekter Art, ist nicht untersucht worden. Dagegen gibt es einige Angaben über den Einfluß einer Steigerung des CO_2-Gehaltes der Luft. Nach Brown und Escombe (1902) zeigten Cucurbita, Impatiens usw. keine Blütenbildung in einer CO_2-reichen Luft (11 l CO_2 auf 10 000 l Luft). Da aber das Trockengewicht der Pflanzen verringert war, müssen wohl andere Faktoren hemmend eingewirkt haben. Denn eine Steigerung des CO_2-Gehaltes bis zu einer gewissen Grenze, die aber höher liegt als in den Versuchen genannter Forscher, sollte durch eine Steigerung der C-Assimilation und damit des Trockengewichts für die Blütenbildung günstig wirken. In der Tat zeigen Versuche von H. Fischer (1912), daß in Gewächshäusern in denen zeitweise eine lebhafte Entwickelung von CO_2 künstlich her-

vorgerufen wurde, sowohl das Trockengewicht zunahm als auch die Blütenbildung gesteigert wurde.

5. Der Einfluß des Alters; Blütezeit. Verteilung der Geschlechter. Bisher wurde die Voraussetzung gemacht, daß die Pflanzen sich vor den Versuchen über die Blütenbildung gut ernährt hatten und kräftig gewachsen waren. Die Reaktion auf die Bedingungen der Blütenbildung ändert sich, wenn der vorhergehende Ernährungszustand ein anderer ist. Allerdings sobald die für den Prozeß nötigen Substanzen sich im richtigen Konzentrationsverhältnis befinden, so kann ihre absolute Menge geringe Werte erreichen, ohne hemmend zu wirken. Bei der Zuckerrübe, die gewöhnlich große Mengen organischer Stoffe für die Blütenbildung gespeichert hat, kann diese eintreten bei ganz kleinen ärmlichen Pflänzchen (Keimlingen z. B. einer im Herbst gemachten Dichtsaat im nächsten Frühjahr). Viel tiefer greift eine Aenderung des Mengenverhältnisses der Substanzen ein; ein zu geringer Gehalt an gewissen organischen Stoffen muß nach den früheren Darlegungen ohne weiteres hemmend wirken. Aber das gleiche kann durch eine zu starke Verminderung der anorganischen Salze bewirkt werden. Wenn man wenige Wochen alte Rosetten von Sempervivum Funkii in Sand pflanzt, so kommen sie auch nach Jahren nicht zur Blüte, sondern wachsen nur langsam. Es gibt demnach ein Konzentrationsminimum, das für die Fortpflanzung höher liegt als für das Wachstum. Dabei ist dieses Minimum für die einzelnen Elemente N, P usw. verschieden und hängt ferner von der Natur der Pflanze ab. Sobald diese Minima überschritten werden und der nötige Ueberschuß an Kohlehydraten gegeben ist, sollte man erwarten, daß das Alter der Pflanze d. i. die Zeit des vorhergehenden Wachstums keine entscheidende Bedeutung hat und daß ebenso junge wie alte Pflanzen je nach den Umständen zur Blüte kommen können. In der Tat hat Diels (1906) für zahlreiche Pflanzen nachgewiesen, daß sie in relativ sehr früher Jugend ohne langes vorhergehendes Wachstum Blütenbildung zeigten. Selbst eine Baumart wie die Eiche, die gewöhnlich nach 60 Jahren zum ersten Male blüht, kann im 1. bis 3. Jahre ihres Lebens blühen (Möbius 1897). Auch andere Tatsachen lehren, daß der Einfluß des Alters unter gewissen Umständen beseitigt werden kann. Eine Rosette von Sempervivum Funkii blüht gewöhnlich im 3. Jahre und erzeugt dann nur eine Infloreszenz. Bei sehr guter Ernährung im vorhergehenden Jahre bildet die blühreife Rosette im Frühjahr Tochterrosetten, die nach geringem Wachstum sogleich zur Blütenbildung schreiten. Der blühreife Zustand der Mutterrosetten wird demnach auf die Tochterrosetten direkt übertragen und führt zum Ziele, trotz des ganz jugendlichen Alters und geringer absoluter Menge der Nährstoffe in den kleinen Rosetten. Nach einer Mitteilung von Irmisch ist der gleiche Vorgang sogar bei der Agave beobachtet worden, deren Rosetten erst nach Jahrzehnten zur Blüte gelangen, während Tochtersprosse der blühreifen Rosette sofort blühen. Die Bedeutung des blühreifen Zustandes geht ferner aus den Versuchen von Sachs (1892) mit Begonia hervor; Blätter von blühreifen Pflanzen bilden an den Adventivsprossen schneller Blüten als Blätter von nicht blühreifen Exemplaren. Sogar bei dem gleichen Exemplar von Achimenes entstehen nach Goebel (1898) aus Blättern der Blütenregion Sprosse, die früher blühen als solche der Blätter aus der basalen Region, während nach Winkler (1903) abgeschnittene Blätter von Torenia bald blühende Adventivsprosse bilden, gleich an welchem Orte die Blätter entwickelt waren. Die Abhängigkeit der Blütenbildung vom Ort tritt bei zahlreichen Pflanzen hervor, bei denen die Blütentriebe am oberen Teil des Stengels, die Laubsprosse am unteren Teil entstehen. Der Grund liegt wahrscheinlich darin, daß an dem oberen Stengelteil nebst Blättern, die dem Licht am nächsten stehen, das Konzentrationsverhältnis von Kohlehydraten und anorganischen Salzen am stärksten zugunsten der ersteren verschoben ist, während an den basalen Teilen, die der das Wasser und die Nährsalze aufnehmenden Wurzel am nächsten stehen, die letztern überwiegen (vgl. die Versuche an Circaea bei Dostal 1911). Es gelingt durch geeignete Veränderung der äußeren Bedingungen den Ort der Blütenbildung zu verschieben, so daß diese ebenso an der Basis wie in der Mitte, wie an der Spitze des Stengels entstehen und andererseits überall durch vegetative Sprosse (Rosetten) ersetzt werden können (Sempervivum Klebs 1905).

Mit der Frage nach dem Einfluß des Alters hängt auch die Frage nach der Blütezeit zusammen. In dieser Beziehung herrscht eine sehr große Mannigfaltigkeit, die auf spezifischen Eigenschaften der Pflanzen beruhen. Es gibt Pflanzen, die zu allen Zeiten des Jahres blühen (z. B. Bellis perennis), es gibt solche, bei denen das gleiche Individuum jahrelang fortblühen kann (Versuche mit Parietaria erecta), wie es wahrscheinlich ebenso für manche Tropenpflanzen gilt (Klebs 1911). Auf der anderen Seite kennen wir Pflanzen mit sehr bestimmter Blütezeit, sei es im Frühjahr, Sommer oder Herbst, wie bei unseren Bäumen, ebenso bei einjährigen oder perennierenden Gewächsen. Manche Pflanzen blühen überhaupt nur einmal, um

dann abzusterben. Besonders merkwürdig sind gewisse Bambusarten, bei denen auf einmal in weiten Gebieten gleichzeitig alle Individuen blühen. Alle diese Fälle sind noch wenig genau erforscht worden, obwohl es nicht zweifelhaft sein kann, daß die Außenwelt wesentlich mitwirkt. Dafür sprechen die häufigen Beobachtungen über ein zweites Blühen unserer Bäume (Kastanie, Flieder usw., besonders zahlreich nach dem sehr heißen und trockenen Sommer 1911).

Zahlreiche Probleme der Fortpflanzungsphysiologie harren noch der Untersuchung. Eine Blüte ist ein sehr kompliziertes Gebilde, in deren Struktur neben der rein morphologischen Beschreibung die von Günthart zuerst in Angriff genommene physikalisch-kausale Untersuchung eine vertiefte Einsicht gewährt. Die experimentell erzeugten pathologischen Veränderungen (z. B. bei Sempervivum, Klebs 1906) weisen darauf hin, daß die äußeren Bedingungen für die Entstehung und Ausbildung der einzelnen Organe wie Kelch-, Blumen-, Staub-, Fruchtblätter verschieden sind, daß jedes dieser Organe von einer besonderen Kombination von äußeren Faktoren abhängig ist (vgl. Goebel 1908). Aber eine klare Einsicht in diese Verhältnisse ist bisher nicht gewonnen. Auch die physiologischen Fragen, die sich auf die Bestäubung, Befruchtung, Ausbildung des Embryo beziehen, sind kaum in Angriff genommen (vgl. die vorausgehenden Artikel „Fortpflanzung der Angiospermen" und „Folgen der Bestäubung und Befruchtung"). Am häufigsten untersucht ist die Frage nach den Bedingungen der Geschlechterverteilung (vgl. den Artikel „Geschlechterverteilung"). Für die Prothallien der Farne mit weiblichen (Archegonien) und männlichen (Antheridien) Organen ist der Nachweis geliefert worden, daß die beiden Organe von verschiedenen äußeren Bedingungen abhängen und zwar so, daß die männlichen allgemein geringere Ansprüche an die Ernährung machen, als die weiblichen. Die ersteren bilden sich noch bei einer geringen Lichtintensität als die letzteren (Heim 1896). Die Archegonien bedürfen eines höheren Nährsalzgehaltes, so daß z. B. Prothallien von Equisetum in Sandkulturen nur Antheridien bilden (Buchtien 1887). Unter den Nährsalzen bedürfen die Archegonien eines höheren N-Gehaltes, da bei seiner Verminderung nur noch Antheridien auftreten (Prantl 1881). Schon vielfach ist behauptet worden, daß auch die Geschlechterverteilung bei diöcischen Phanerogamen von ähnlichen Ernährungsverhältnissen abhängt. Indessen ist es nie sicher gelungen, den Nachweis zu führen, und es scheint, daß die Verteilung entschieden wird bei dem eigentlichen Befruchtungsprozeß (vgl. den Artikel „Vererbung").

6. Schlußwort. Als Gesamtresultat der Untersuchungen ergibt sich, daß die Blütenbildung der Phanerogamen wie die geschlechtliche Fortpflanzung der Thallophyten in einer notwendigen Abhängigkeit von der Außenwelt steht. Die äußeren Faktoren sind die allgemeinen Bedingungen, denen jeder Lebensprozeß unterworfen ist. Für die Blütenbildung ist charakteristisch die besondere Kombination und Intensität dieser Faktoren, wie Licht, Nährsalze, Kohlensäure, Sauerstoff, Wasseraufnahme und Abgabe in Dampfform, Temperatur und vielleicht noch solcher ganz unbekannter Art. Es erscheint kaum möglich, in dem ständigen verwickelten Zusammenwirken aller dieser Faktoren die Wirkung der einzelnen genau zu erkennen. Indessen berechtigen die bis jetzt bekannten Tatsachen doch zu der Auffassung, daß in erster Linie eine Steigerung der C-Assimilation und eine absolute oder relative Verminderung gewisser Nährsalze besonders der N-haltigen die Blütenbildung herbeiführen. Die Nährsalze kommen nicht allein als solche in Betracht, sondern vor allem in organischer Verbindung (Eiweißstoffe u. dergl.). Jedenfalls ist die Annahme erlaubt, daß ein gewisses Konzentrationsverhältnis der genannten Substanzen in den teilungsfähigen Zellen der Pflanzen die notwendige innere Bedingung der Fortpflanzung vorstellt. Jeder Versuch, dieses Verhältnis genauer nachzuweisen und zu bestimmen, erscheint vorläufig aussichtslos, da der verwickelte Chemismus der Zellen viel zu unbekannt ist. Die chemische Analyse kann mit ihren heutigen Methoden nur die grobe Stoffverteilung angeben; sie ist unfähig, ein Bild der feineren Vorgänge zu geben, vor allem der mannigfaltigen Tätigkeit der Fermente, die bei allen Stoffwechselprozessen, folglich auch bei denen der Fortpflanzung wirksam sind. Schon Sachs hat auf die Bedeutung der Fermente hingewiesen, er nahm aber spezifische Fermente für Blüten, Wurzeln usw. an. Wir kennen nirgends solche spezifisch gestaltenden Fermente, sie sind auch sehr unwahrscheinlich. Dagegen ist es sehr wohl möglich, daß die Außenfaktoren indirekt einwirken, indem die Aenderung der Konzentrationsverhältnisse der genannten Substanzen Aenderungen der fermentativen Tätigkeit: Aktivierung oder Steigerung der einen, Hemmung oder Einschränkung der anderen Fermente hervorrufen und daß dadurch der Chemismus der Zellen in jene Bahnen gelenkt wird, die zur Fortpflanzung hinführen.

Literatur. *Allgemeines:* ***M. Möbius,*** *Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung. Jena 1897.* — ***G. Klebs,*** *Probleme der Entwickelung,*

I bis III. Biologisches Centralblatt, 1904. — **L. Jost,** Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1908. — Thallophyten: **G. Klebs,** Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896. — Algen: **F. Oltmanns,** Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904/05. — **G. Klebs,** Zur Physiologie der Fortpflanzung von Vaucheria sessilis. Naturf. Ges. Basel, X, 1892. — **Derselbe,** Ueber die Vermehrung von Hydrodictyon utriculatum. Flora, 1890. — **H. Freund,** Neue Versuche über die Einwirkung der Außenwelt usw. Flora 1908. — **A. Ernst,** Siphoneenstudien. Botan. Centralblatt. Beihefte, 16, 1904. — **R. Gerneck,** Zur Kenntnis der niederen Chlorophyceen. Bot. Centralbl., 21, 1907. — **W. Benecke,** Ueber Kulturbedingungen einiger Algen. Bot. Zeitg., 1898. — **Derselbe,** Ueber die Ursachen der Periodizität im Auftreten von Algen. Int. Rev. Hydrob., 1908. — Pilze: **G. Klebs,** Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze I, Sporodinia II, Saprolegnia III. Allgemeine Betrachtungen. Jahrb. f. wiss. Biol., Bd. 32, 33, 35, 1898 bis 1900. — **H. Buchner,** Ueber die Ursache der Sporenbildung bei Milzbrandbazillen. Centralbl. f. Bakt., 8, 1890. — **Schreiber,** Ueber die physikalischen Bedingungen der Sporenbildung bei Bacillus anthracis usw. Inaug.-Dissertation. Basel 1896. — **E. Ch. Hansen,** Recherches sur la physiologie et morphologie des ferments alcooliques, XI. Compt. Rend. Lab. de Carlsberg, 1902. — **T. Matzuschita,** Zur Physiologie der Sporenbildung der Bazillen. Inaug.-Diss. Halle 1902. — **Horn,** Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Achlya. Inaug.-Diss. Halle 1904. — **Kaufmann,** A contribution to the physiology of Saprolegnia. Ann. of Bot., 22, 1908. — **H. Leininger,** Zur Morphologie und Physiologie der Fortpflanzung von Pestalozzia Palmarum. Centralbl. f. Bakt., 29, 1911. — **Ch. Ternetz,** Protoplasmabewegung und Fruchtkörperbildung bei Ascophanus. Jahrb. f. wiss. Bot., 35, 1900. — **M. Raciborski,** Ueber den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise von Basidiobolus. Flora 1896. — **M. Medisch,** Beiträge zur Physiologie der Hypocrea rufa. Jahrb. f. wiss. Bot., 48, 1911. — **W. Benecke,** Die Bedeutung des Kaliums und Magnesiums. Bot. Zeitg., 1896. — **G. Potts,** Zur Physiologie des Dictyosteliums. Flora 1902. — **C. Werner,** Die Bedingungen der Conidienbildung bei einigen Pilzen. Inaug.-Diss. Basel 1898. — **L. Celakovsky,** Beiträge zur Fortpflanzungsphysiologie der Pilze. Kgl. Böhm. Gesellsch. d. Wiss., 1906. — **K. Ravn,** Ueber einige Helminthosporiumarten. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten, 11, 1901. — **M. Munk,** Bedingungen der Hexenringbildung. Centralbl. f. Bakt., II, Bd. 32, 1912. — **O. Brefeld,** Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, III, Leipzig 1877, VIII, 1889. — **R. Buller,** Lentinus lepideus. Ann. of Bot. 19, 1905. — **G. B. Lakon,** Die Bedingungen der Fruchtkörperbildung von Coprinus. Ann. Myc., 1907. — **J. Bachmann,** Einfluß der äußeren Bedingungen auf die Sporenbildung von Thamnidium elegans. Bot. Zeitg., 1895. — **Schostakowitsch,** Ueber die Bedingungen der Conidienbildung bei Rußthaupilzen. Flora 1895. — **Fr. Blakeslee,** Zygosporeformation a sexual processus. Science N. S. 19, 1904. — **J. Korpatschewska,** Sur le dimorphisme physiologique de quelques Mucorinées. Inst. Bot. Genève 1910. — **G. Haberlandt,** Zur Kenntnis der Konjugation bei Spirogyra. Wiener Akademie, 99, 1890. — **R. Chodat,** Études sur les Conjugées. Bull. Soc. bot. de Genève 1910. — **C. Sauvageau,** Nouvelles observations sur lutheria adspersa. C. R. Soc. Biol. 1908. — Cormophyten: **M. Raciborski,** Morphogenetische Versuche. Flora 1900. — **E. Bolleter,** Fegatella conica. Bot. Centralbl. 18, 1906. — **A. Dachnowski,** Zur Kenntnis der Entwickelungsphysiologie von Marchantia polymorphe. Jahrb. f. wiss. Bot. 44, 1907. — **G. Klebs,** Ueber die Rhythmik in der Entwickelung der Pflanzen. Heidelb. Akad., 1911. — **J. Sachs,** Wirkung des Lichtes auf die Blütenbildung, 1864. Gesammelte Abh., I. — **Derselbe,** Ueber die Wirkung der ultravioletten Strahlen, 1887. Ges. Abh., I. — **H. Vöchting,** Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Jahrb. f. wiss. Botanik, 25, 1893. — **G. Curtel,** Recherches physiologiques sur la fleur. Ann. sc. nat. Ser. VIII, T. 6, 1898. — **J. Wiesner,** Der Lichtgenuß der Pflanzen. 1907. — **G. Klebs,** Ueber Variationen der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot., 42, 1905. — **Derselbe,** Studien über Variation. Arch. f. Entwickelungsmechanik, 1907. — **Derselbe,** Ueber künstliche Metamorphosen. Abh. d. Naturf. Gesellsch. Halle 1906. — **Derselbe,** Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie. Ber. bot. Ges., 18, 1900. — **L. Montemartini,** Intorno all' influenza dei raggi ultravioletti. Abh. d. bot. Inst. Pavia, IX, 1903. — **O. Loew,** Zur Theorie der blütenbildenden Stoffe. Flora 1905. — **Derselbe,** Stickstoffentziehung und Blütenbildung. Flora 1905. — **H. Fischer,** Ueber die Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Licht usw. Flora 1905. — **W. Benecke,** Einige Bemerkungen über die Bedingungen des Blühens. Bot. Zeitg., 1906. — **L. Montemartini,** Sulla nutrizione e riproduzione nelle piante. Atti Inst. bot. Pavia. Part. I bis IV, 1910. — **M. Berthelot,** Chimie végétale et agricole. Paris 1899. — **H. Wilfahrt, H. Römer und Wimmer,** Ueber die Nährstoffaufnahme der Pflanzen in verschiedenen Zeiten ihres Wachstums. Landw. Vers., 1905. — **P. Vageler,** Die mineralischen Nährstoffe der Pflanzen. Leipzig 1908. — **G. Klebs,** Ueber die Nachkommen künstlich veränderter Blüten. Heidelb. Akad., 1909. — **W. Poenicke,** Die Fruchtbarkeit der Obstbäume. Stuttgart 1912. — **E. Gain,** Recherches sur le rôle physique de l'eau dans la végétation. Ann. sc. nat., Ser. VII, T. 20, 1895. — **J. Doposchny-Uhlár,** Frühblüte bei Knollenbegonien. Flora 1912. — **K. Goebel,** Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Marburg 1893. — **H. Glück,** Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse, I. Jena 1905. — **W. Rimpau,** Ueber das Aufschießen der Runkelrüben. Landw. Jahresber., IX, 1880. — **H. Brown und F. Escombe,** On the influence of varying amounts of carbondioxide etc. Roy. Soc. Proc., 70, 1903. — **H. Fischer,** Pflanzenernährung mittels Kohlensäure. Gartenflora 1912. — **S. Diels,** Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. Berlin 1906. — **J. Sachs,** Notiz über Begonia-Stecklinge, 1892. Ges. Abh. II. — **K. Goebel,** Organographie der Pflanzen, I. Jena 1898. — **Derselbe,** Experimentelle Morpho-

logie der Pflanzen. Leipzig 1908. — **H. Winkler,** *Ueber regenerative Sproßbildung. Ber. bot. Ges.,* 21, *1903.* — **R. Dostal,** *Zur experimentellen Morphogenesis bei Circaea. Flora 1911.* — **Günthart,** *Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie. Jena 1910.* — **K. Prantl,** *Beobachtungen über die Ernährung der Farnprothallien. Bot. Zeitg., 1881.* — **C. Heim,** *Untersuchungen über Farnprothallien. Flora 1896.* — **O. Buchtien,** *Entwickelung des Prothalliums von Equisitum. Kassel 1887.*

G. Klebs.

Fortpflanzung der Tiere.

I. Allgemeines.

Jedem pflanzlichen oder tierischen Organismus ist eine gewisse Grenze seiner Existenz gesteckt. Wenn diese auch für die einzelnen Individuen verschieden ist und durch mannigfache äußere und innere Faktoren bestimmt wird, so kann sie doch schließlich von keinem auf die Dauer überschritten werden, vielmehr ist das Individuum früher oder später dem Untergange geweiht. Wie bald dieser normalerweise eintritt oder wie lange er hinausgeschoben werden kann, hängt von der Organisation der betreffenden Pflanzen- oder Tierart ab. Bei den Tieren ist die Lebensdauer im allgemeinen eine beschränktere; nur wenige erreichen ein Alter von hundert oder gar einigen Hundert Jahren, wie dies bei manchen Wirbeltieren der Fall sein kann (einzelne Vogelarten: Raben, Steinadler, Geier 100 Jahre und mehr, Falken, Papageien 164 Jahre und darüber, Elephant 150 bis 200 Jahre, Schildkröten 200 Jahre, vielleicht sogar 300 Jahre), während manche Pflanzen, besonders die Koniferen eine weit beträchtlichere Lebensdauer zeigen, Eiben (Taxus baccata) schätzungsweise bis 3000, die riesigen Wellingtonien Kaliforniens (Sequoia gigantea) bis 4000 und die mexikanische Wassercypresse (Taxodium distichum) sogar bis 6000 Jahre, wie man annimmt. Wenn diese Schätzungen möglicherweise zu hoch gegriffen sind, so geht doch immerhin daraus hervor, daß gewisse Pflanzen ein sehr bedeutendes Alter erlangen. Ihnen stehen die vielen kurzlebigen Organismen gegenüber, die nur einen Sommer überdauern oder gar nur einen Teil dieser Zeit, manche sogar nur wenige Tage oder Stunden, leben, wie letzteres für gewisse niedere tierische und pflanzliche Organismen gilt.

Man sieht daraus, daß die dem individuellen Leben bestimmten Grenzen bei den einzelnen Organismen sehr verschiedene sind, doch kommt es hierauf bei unserer Betrachtung weniger an, vielmehr handelt es sich darum, daß solche Grenzen vorhanden sind und daß, wenn die betreffende Tierart erhalten bleiben soll, auf andere Weise dafür gesorgt sein muß. Dies geschieht durch die allen Organismen zukommende Fähigkeit der Fortpflanzung oder Zeugung (Generatio, Propagation).

Kurz gesagt besteht die Fortpflanzung darin, daß gewisse Teile eines Individuums für sein Fortdauern verwendet werden. Ein, wenn auch gegenüber dem Umfang des ganzen Organismus unter Umständen recht unbeträchtlicher Teil von ihm bleibt erhalten, wenn der Stammorganismus selbst zugrunde geht.

Es findet also eine Isolierung gewisser Teile vom übrigen Körper statt, worauf in den neueren auf die Erklärung des Zustandekommens der Fortpflanzung gerichteten Untersuchungen von Child ein besonderes Gewicht gelegt wird. Die Zeugung erscheint hier als Folge dieser Isolation, welche ihrerseits in ihrem Verhältnis zur Korrelation der Teile des Körpers untersucht wird. Der isolierte Teil stand vorher in engen Wechselbeziehungen zu den übrigen Teilen des Körpers. Mit der Isolierung gehen diese verloren und das isolierte Stück kann auch die jenen entsprechenden Strukturen verlieren; hingegen kann es die Fähigkeit besitzen, diese und andere wieder aus sich zu reproduzieren. Die Potenzen hierfür müssen also in ihm niedergelegt sein. Worauf dies beruht ist die Hauptfrage, auf welche die Antwort zu suchen ist. Die Ursachen hierfür wie für die Isolierung der betreffenden Teile können recht verschiedenartiger Natur sein; zur wirklichen Erklärung der Fortpflanzungsvorgänge erscheinen die geltend gemachten Faktoren vorläufig noch nicht genügend, doch ist es zweifellos erwünscht, den Erscheinungen derart nachzugehen, wie es durch Child in scharfsinniger Weise geschieht.

Insofern bei niederen Tieren und besonders bei den Protozoen die zur Fortpflanzung verwendeten Teile in Vergleich mit dem ganzen Körper von sehr erheblichem Umfang sein

können und dieser zumal bei der Teilung vollständig in sie übergeht, hat man von einem Erhaltenbleiben des Körpers und somit von einer „Unsterblichkeit" dieser Tiere (speziell der Einzelligen) gesprochen.

Im allgemeinen pflegen die Tiere erst dann zur Fortpflanzung zu schreiten, wenn sie eine gewisse Ausbildungsstufe erlangt haben, womit dann der Umfang erreicht ist, welcher sie als vollständig entwickeltes Tier schon äußerlich erkennen läßt. Indem sich mit dem Eintritt der Fortpflanzung das Wachstum des Körpers noch fortzusetzen scheint, hat man den zur Erzeugung eines neuen Organismus führenden Vorgang auch als ein „Wachstum über das individuelle Maß" bezeichnet (C. E. v. Bär). Sieht man eine Amöbe sich bei der Teilung in die Länge strecken oder ein Infusor durch Ansetzen eines neuen Peristomfeldes, einen Ringelwurm durch Vorbuchtung des neugebildeten Rüssels umfangreicher werden, so scheint diese Ausdrucksweise manches für sich zu haben, doch wird man sich dabei immer vergegenwärtigen müssen, daß es sich mehr um Anwendung eines Bildes handelt und zwar insofern, als die zum Zweck der Fortpflanzung dienenden Körperteile (Fortpflanzungskörper) in den meisten Fällen eine besondere, mit ihrer Umgebung und Ursprungsstelle durchaus nicht immer gleichartige Beschaffenheit haben, so daß dann von einem bloßen Wachstum um so weniger die Rede sein kann, als sie zu diesem gar keine Beziehung mehr erkennen lassen.

Im Hinblick auf die Verschiedenheit der Teile des Körpers, durch welche die Fortpflanzung erfolgt, lassen sich verschiedene Formen der Fortpflanzung unterscheiden. Vor allen Dingen kommt dabei in Betracht, ob größere, bei Metazoen demnach vielzellige (somatische) Partien des Körpers zur Fortpflanzung verwendet werden, die vorher in seine Verrichtungen einbezogen waren oder ob einzelne, von vornherein oder doch sehr früh abgesonderte und für die Fortpflanzung bestimmte (propagatorische) Zellen dazu dienen. Im ersteren Fall spricht man von einer vegetativen, im letzteren von einer cytogenen Fortpflanzung (Cytogonie), wie es besonders von seiten R. Hertwigs und M. Hartmanns geschah. Diese Unterscheidung fällt ungefähr zusammen mit derjenigen einer ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Fortpflanzung, von denen man die erstere, weil sie von nur einem Individuum ausgeht, als Monogonie (Monogenesis), die letztere hingegen als Amphigonie (Amphigenesis) bezeichnet hat, weil bei ihr im allgemeinen zwei Individuen als Elterntiere (daher auch Elternzeugung, Tokogonie) zur Erzeugung der Nachkommen zusammenwirken.

Beide Arten der Fortpflanzung finden sich sowohl bei Protozoen wie bei Metazoen, doch bietet die Zurückführung aufeinander große Schwierigkeiten, die dadurch bedingt sind, daß sich die Vorgänge dort an einer Zelle, hier aber an einem vielzelligen Organismus abspielen und daß Uebergänge zwischen den beiden großen, so verschiedenartigen Abteilungen des Tierreichs, welche uns ein Verständnis auch dieser Erscheinungen ermöglichten, gänzlich fehlen.

Rein äußerlich betrachtet verlaufen die Vorgänge der Fortpflanzung bei Protozoen und Metazoen in auffallend übereinstimmender Weise, so daß es sehr naheliegend erschien, sie aufeinander zu beziehen, wie es häufig geschah. Um dies besser beurteilen zu können, müssen wir jedoch erst die einzelnen Formen der Fortpflanzung kennen lernen, die man bei den Protozoen und Metazoen unterschieden hat. Es sind folgende:

I. Fortpflanzung der Protozoen.

1. Teilung.
2. Knospung.
3. Multiple Teilung.
4. Sporenbildung.
5. Gametogonie.
   a) Isogamie.
   b) Anisogamie.
   c) Generationswechsel.
6. Konjugation.

II. Fortpflanzung der Metazoen.

A. Durch Zellkomplexe (vegetative Fortpflanzung, ungeschlechtliche Fortpflanzung, Monogonie).
   1. Teilung.
   2. Knospung.
   3. Stolonisation, Frustulation, Laceration, Fragmentation.
   4. Sonderung vielzelliger Teilstücke im Körperinneren (Gemmulae der Poriferen, Statoblasten der Bryozoen).

B. Durch Einzelzellen (Cytogonie):
   1. Durch Agametocyten (Einzelzellen ohne Keimzellcharakter).
   2. Durch Eier und Spermatozoen (mit Befruchtung, Amphigonie, geschlechtliche Fortpflanzung).
   3. Durch Eizellen ohne Hinzutreten männlicher Zellen (ohne Befruchtung, Parthenogenesis).
   4. Generationswechsel.
      a) Metagenesis.
      b) Heterogonie.

Aus dieser Aufzählung wie aus den vorstehenden Ausführungen ergibt sich, daß die verschiedenen Fortpflanzungsweisen der Tiere nicht scharf auseinander zu halten sind.

So geht bei der ungeschlechtlichen Vermehrung sowohl der Protozoen wie Metazoen die Knospung in die Teilung über und zuletzt sind es nur quantitative Differenzen, d. h. solche in der Größe der Teilstücke, welche eine Unterscheidung gestatten. Auch zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung kann sich beim Mangel der Befruchtungsbedürftigkeit der Eizellen die Grenze verwischen und es kann unsicher erscheinen, ob es sich um weibliche Keimzellen oder um Agametocyten handelt. Indem auch die Zurückführung von Knospen und mehrzelligen Fortpflanzungskörpern (Gemmulae und Statoblasten) auf Einzelzellen versucht wurde, wäre auch für sie die obige Unterscheidung nicht aufrecht zu erhalten.

Vor allen Dingen ist aber hervorzuheben, daß die verschiedenen Fortpflanzungsweisen nicht nur innerhalb größerer Abteilungen des Tierreichs oder bei verwandten Tierformen, sondern bei ein und derselben Tierart vorkommen. Bei den Hydroidpolypen sehen wir dasselbe Individuum sich auf geschlechtlichem Wege wie durch Teilung und Knospung vermehren (Fig. 34); bei den Schwämmen findet man ebenfalls Knospung, Gemmulabildung und geschlechtliche Fortpflanzung bei denselben Individuen, wie sich überhaupt das Vorkommen verschiedener Fortpflanzungsweisen innerhalb der Grenzen der Spezies bei vielen und ganz verschiedenartigen Tieren, von den Protozoen und niedersten Metazoen bis hinauf zu den Tunicaten feststellen läßt. Gewöhnlich sind aber die verschiedenen Fortpflanzungsweisen nicht nebeneinander vorhanden, sondern zeitlich getrennt oder auf verschiedene Generationen verteilt. Im letzteren Falle handelt es sich also um eine Aufeinanderfolge von Generationen, die durch eine differente Fortpflanzungsweise und meist auch mehr oder weniger abweichende Gestaltung ausgezeichnet sind, um einen sogenannten Generationswechsel. Besteht dieser aus einem Wechsel von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen, so nennt man ihn echten Generationswechsel, Metagenesis, während man von Heterogonie dann spricht, wenn rein geschlechtliche (durch den Besitz von Männchen und Weibchen bezw. Hermaphroditen ausgezeichnete) Generationen mit parthenogenetischen abwechseln. Generationswechsel wird nicht nur bei den Abteilungen des Metazoenreichs mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung, sondern auch bei den Protozoen gefunden.

Die große Verschiedenheit der Organisations- und Fortpflanzungsverhältnisse bei den einzelligen und mehrzelligen Tieren läßt eine getrennte Behandlung von vornherein als wünschenswert erscheinen; wir schicken die Protozoen mit ihren naturgemäß weit einfacheren Fortpflanzungsverhältnissen voraus, ohne dabei jedoch, ebensowenig wie bei den Metazoen, auf die einzelnen Gruppen eingehen zu können, vielmehr sei in letzterer Hinsicht auf die einzelnen Abteilungen des Protozoen- und Metazoenreichs verwiesen.

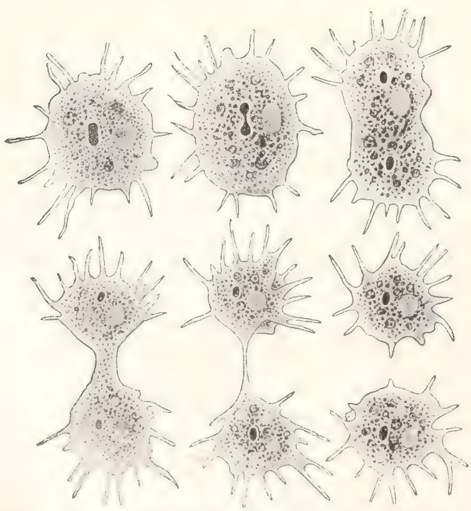


Fig. 1. Verlauf des Teilungsvorgangs von Amoeba polypodia in 6 aufeinander folgenden Stadien. Nach F. E. Schulze. Aus A. Langs Lehrbuch.

II. Die Fortpflanzung der Protozoen.

1. Teilung. Die denkbar einfachste Form der Fortpflanzung besteht darin, daß sich die Protozoenzelle nach erfolgter Teilung des Kerns in der Mitte durchteilt, so daß zwei ungefähr gleich große Teilstücke entstehen. Hierfür wieder ist die Amöbenteilung das gegebene Beispiel (Fig. 1), welches am ehesten geeignet erscheint, C. E. v. Bär's Satz von der Auffassung der Fortpflanzung als ein Wachstum über das individuelle Maß hinaus zu erläutern. Soweit wir sehen, scheint bei diesen einfach organisierten und ihre Gestalt wechselnden Tieren eine Vorbereitung zur Fort-

pflanzung kaum oder nur im geringen Maße nötig zu sein; sie dürfte in der Hauptsache den Zellkern (in Abänderung seiner Struktur) betreffen. Bei höher organisierten Protozoen verhält sich das insofern anders, als gewisse Vorbereitungen am Körper getroffen werden können, welche schon vor dem Vollzug der Teilung diese anzeigen. In dieser Beziehung verhalten sich die einzelnen Protozoen recht verschieden, indem bei manchen von ihnen diese Vorbereitungen weitergehende, bei anderen hingegen recht unerhebliche sind. Ehe darauf eingegangen wird, ist noch die Teilungsrichtung zu erwähnen, da sie sowohl quer zur Längsachse des Tieres oder in dieser, aber auch schräg zu ihr erfolgen kann. Beispiele dafür sehen wir in den Figuren 2 und 3 für ein Infusor und ein Flagellat gegeben. Der Vollzug der Teilung und die sich am Körper vollziehenden Vorbereitungen werden am besten durch die Figuren selbst erläutert.

Zumeist verläuft die Teilung in der angegebenen mehr oder weniger regelmäßigen Weise, wobei die Teilstücke ungefähr gleich groß zu sein pflegen, doch braucht letzteres nicht der Fall zu sein und die Teilungsebene kann schräg zur Längs- oder Querachse gerichtet sein. Hierfür gibt das von dem bekannten im Enddarm des Frosches lebenden Infusor (Opalina ranarum) mitgeteilte Bild (Fig. 4) ein anschauliches Beispiel. Bei ihm kann die Teilung in der Längsrichtung, aber auch quer und in schräger Richtung erfolgen, (Fig. 4, A bis D). Die Teilstücke können ungefähr gleich groß, aber auch an Umfang verschieden sein, wodurch die Teilung in Knospung übergeht (Fig. 4, E und F). Zuweilen werden von einem Tier gleichzeitig mehrere Teilstücke oder Knospen abgeschnürt.

Daß bei der hier besprochenen Form der Fortpflanzung gewisse Teile des Körpers neu gebildet, ersetzt (regeneriert) werden müssen, braucht nicht besonders erwähnt zu werden; bei der Querteilung sind es vordere und hintere, bei der Längsteilung seitliche Partien des Körpers (Fig. 2 u. 3). Diese Regeneration kann größtenteils nach, in anderen Fällen aber auch schon vor der Teilung erfolgen, wie bereits vorher erwähnt wurde. Bis zu einem gewissen Grade ergibt sich dies schon aus den erwähnten Beipielen (Fig. 2 u. 3), indem gewisse Teile der Körperoberfläche, des Mund- und Geißelapparates vor oder während des Teilungsvorgangs zur Ausbildung gelangen (Fig. 3). Weit deutlicher tritt dieses Verhalten bei der Teilung des weitverbreiteten sogenannten Trompetentierchens, Stentor, hervor, bei dem man die Wimperzone des Mundapparates für das neu zu bildende Tier schon längst vor der Trennung angelegt sieht und verfolgen kann, wie das Peristom allmählich auf die dem

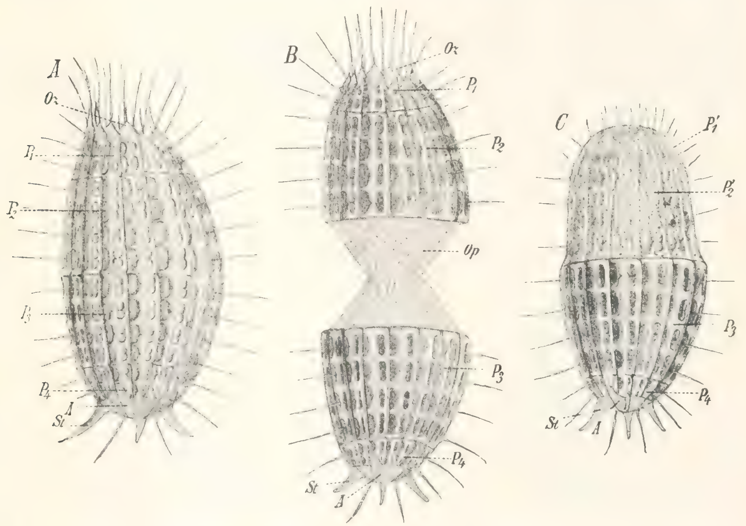


Fig. 2. Querteilung von Coleps hirtus in 3 Stadien. A Analende, op nacktes Plasma an den zuwachsenden Teilen, oz Oralzahn, P_1 bis P_4 die 4 Plattenreihen, St Stacheln. Nach Doflein.

neu zu bildenden Individuum mitzugebenden Teile verschoben wird (Fig. 5, A bis C).

Derartige Individuen sind kurz vor Ablauf der Teilung häufig nur noch durch eine dünne

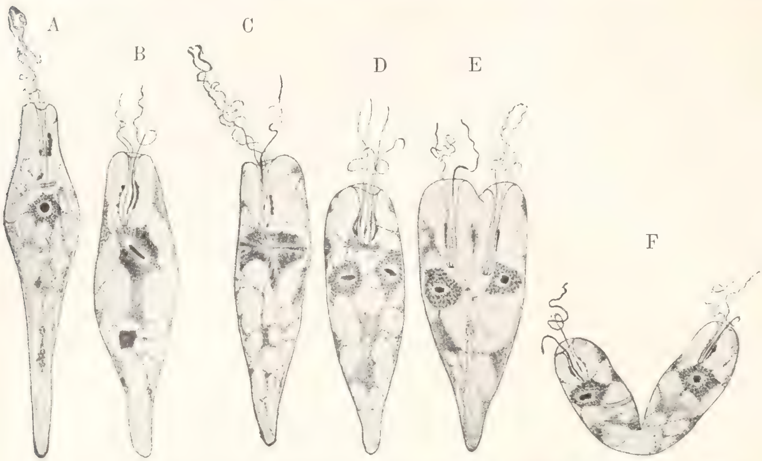


Fig. 3. Längsteilung von Eutreptia viridis in 6 aufeinander folgenden Stadien. Nach Steuer. Aus Langs Protozoenkunde.

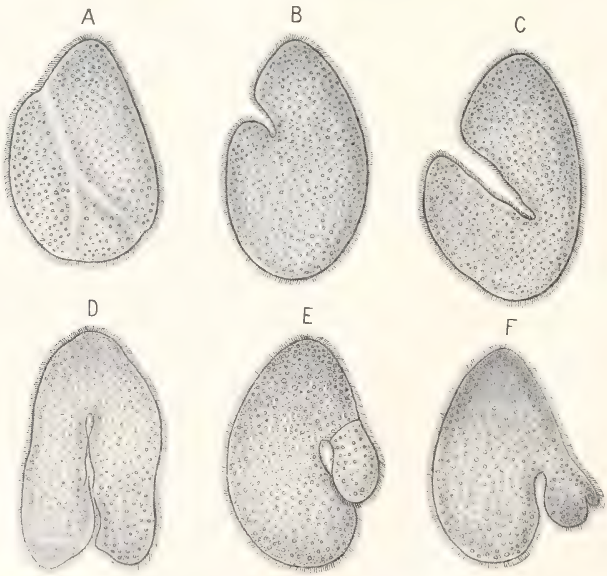


Fig. 4. Opalina ranarum in verschiedenen Teilungs- und Knospungszuständen. A bis C Schräg-, D Längsteilung, E und F Abschnürung eines kleinen Teilstückes (Knospung) bei 60-maliger Vergrößerung. Nach C. Tönniges.

Protoplasmabrücke verbunden und jedes von ihnen zeigt sich schon fast vollständig ausgebildet, indem das vordere Individuum die hinteren, das hintere die vorderen Körperpartien zur Ausgestaltung gebracht hat.

Derartige Teilungsvorgänge mit nachfolgender und vorhergehender Regeneration, die man als Architomie und Paratomie bezeichnet hat, werden wir auch bei den Metazoen kennen lernen.

2. Knospung. Wenn beim Teilungsvorgang der Protozoen das eine Teilstück bei zunehmender Größe des anderen immer kleiner wird und schließlich nur noch buckelförmig über dessen Oberfläche vorragt, so geht die Teilung von selbst in die Knospung über (Fig. 4). Zwischen beiden Vorgängen sind also nur graduelle Unterschiede vorhanden und sie lassen sich kaum recht voneinander trennen, was jedoch nicht hindert, daß die extremen Fälle ein recht verschiedenartiges Bild darbieten.

Die Knospen treten in der Ein- oder Mehrzahl am Körper des Protozoons als mehr oder weniger umfangreiche Erhebungen auf, nachdem der Kern durch einen im einzelnen Fall verschiedenen Teilungsakt den für die betreffende Knospe bestimmten Kernteil geliefert hat. Solche Knospungsvorgänge finden sich von den niedersten bis zu den höchsten Protozoen. Hier wird in Fig. 6 das Beispiel eines Sonnentierchens, in Fig. 7 und 8 dasjenige zweier Infusorien mitgeteilt, bei denen das Verhalten des Kernes bei der Knospung besonders deutlich hervortritt.

Nachdem die Knospen ausgebildet und durch teilweise Erlangung der Organisation des Muttertiers selbständig existenzfähig geworden sind, können sie sich von dessen Körper ablösen (Fig. 6), um fortan ein freies Leben zu führen. Häufig bleiben sie jedoch dauernd mit dem Muttertier und untereinander verbunden, wodurch es zur Bildung einer Kolonie oder eines Stockes kommt (Fig. 9). Solche Kolonien sind von den Wurzelfüßern bis zu den Infusorien hinauf unter den Protozoen eine recht verbreitete Erscheinung (vgl. den Artikel „Tierstöcke").

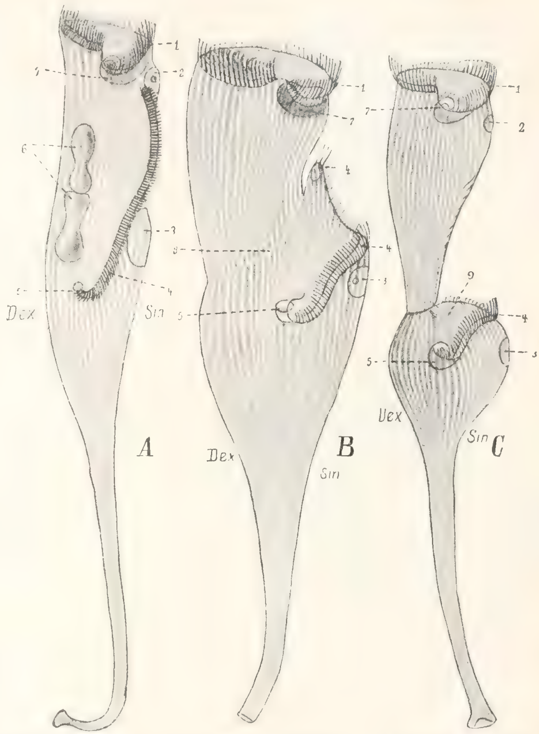


Fig. 5. Stentor caeruleus in Teilung. Dex rechte, Sin linke Körperseite, 1 adorale Wimperzone, 2 und 3 pulsierende Vakuole, 4, 5, 7 und 9 Mundspirale, Cytostom und Cytopharynx, 6 Makronucleus, 8 Trennungslinie beider Tiere. Nach Johnson. Aus A. Langs Vergleichender Anatomie.

3. Multiple Teilung. Bei Amöben und anderen Rhizopoden, sowie bei Sporozoen tritt eine besondere Form der Fortpflanzung in der Weise auf, daß sich der Kern mehrfach teilt und eine größere oder geringere Zahl von Kernen gebildet wird. Indem sich um diese das Protoplasma in kleine Komplexe von entsprechender Anzahl sondert, kommt es zur Bildung je nachdem weniger oder vieler Teilstücke (Fig. 10 und 13). Diese trennen sich später voneinander und bilden sich zu neuen Individuen aus. Letztere Art der Fortpflanzung steht häufig mit einer Encystierung (Umgeben der betreffenden Protozoen mit einer Hülle oder Kapsel) in Verbindung (Fig. 14). Werden die Teilstücke an der

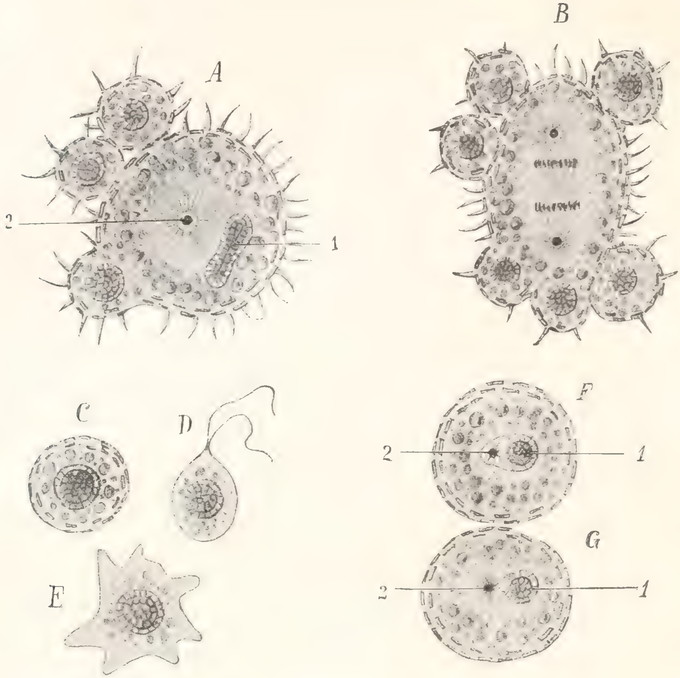


Fig. 6. Acanthocystis aculeata in Knospung und Kernteilung. 1 der Kern in direkter Teilung, 2 Centrosoma. Nach Schaudinn. Aus A. Lang.

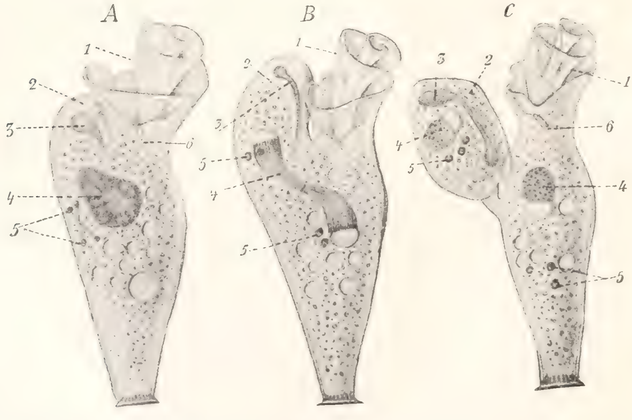


Fig. 7. Knospung von Spirochona gemmipara. 1 Spiraltrichter, 2 Knospe, 3 Peristomanlage der Knospe, 4 Makronucleus, 5 Mikronucleus, 6 Cytopharynx. Nach R. Hertwig Aus A. Lang.

Oberfläche abgeschnürt und sind sie hier in größerer Anzahl vorhanden, so spricht man von einer multiplen Knospung (Fig. 11).

4. Sporenbildung. Die Sporenbildung läßt sich ohne weiteres an die vorherige Fortpflanzungsart anschließen, denn auch bei ihr folgt auf mehrfache Teilungen der Kerne eine Sonderung des Protoplasmas um diese und dadurch die Bildung von Fortpflanzungskörpern, welche zunächst in ihrer Gestalt recht verschiedenartig von den ausgebildeten Tieren sein können und deshalb mit einem besonderen Namen belegt, als Sporen bezeichnet werden. Ihre Umwandlung in die endgültige Form und ihre Einfügung in den Entwicklungsgang der betreffenden Spezies kann recht verwickelter Natur sein, worauf hier des näheren nicht eingegangen werden soll. Durch diese Art der Fortpflanzung in Verbindung mit anderen Formen der Vermehrung sind besonders die Sporozoen ausgezeichnet und diese umfangreiche Abteilung des Protozoenreichs erhielt davon ihren Namen.

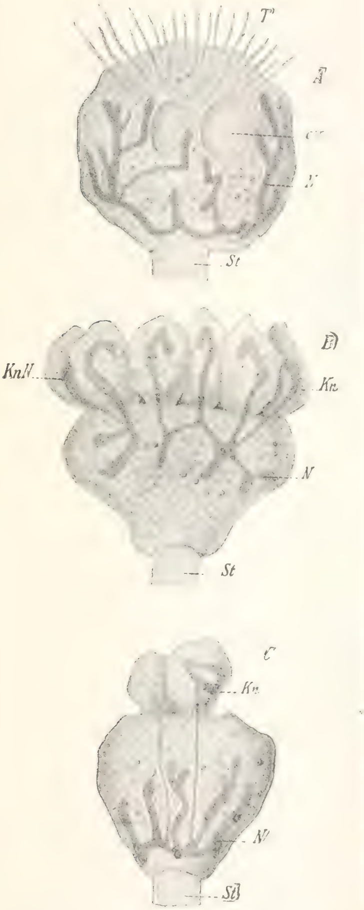


Fig. 8. Podophrya gemmipara in Knospung. A Kern in Vorbereitung. B mit vielen Knospen, C mit 2 Knospen. T Saugnäpfchen, cv kontraktile Vakuole, St Stiel, Kn Knospen, N Kern. Nach R. Hertwig. Aus Dofleins Protozoenkunde.

Um von den vielen Beispielen eines herauszugreifen, so sei dasjenige der Coccidien gewählt, welche den Darm und andere Organe vieler Wirbellosen und Wirbeltiere bewohnen. Nach Art der vorher besprochenen multiplen Teilung zerfällt der Kern in eine Anzahl von Teilstücken (Fig. 14, V und VI), die man als Sporen bezeichnet. Zu spindelförmigen Zellen geworden, besorgen sie bei diesen Zellparasiten die Neuinfektion der Wirtszellen (des Darmkanals, der Leber, Niere oder wo sie sonst leben) und wachsen zu der Kugel- oder Eiform des ausgebildeten Tieres heran. Ihr Auftreten, ihre Umbildung und ihr weiteres Schicksal ist ein recht verschiedenes in den einzelnen Abteilungen der Sporozoen, in welcher Hinsicht auf den letzteren Artikel verwiesen sei.

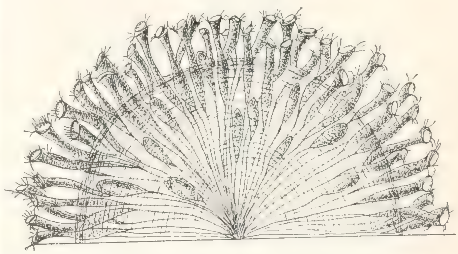


Fig. 9. Ophrydium Eichhorni, Kolonie mit vorgestreckten Individuen. Nach S. Kent. Aus A. Lang.

5. Gametogonie. Wie bereits aus dem Vorhergehenden zu entnehmen ist, lassen sich die verschiedenen Fortpflanzungsarten nicht voneinander trennen; vielmehr gehen sie in der einen oder anderen Weise ineinander über. Wenn die auf dem Wege der multiplen Teilung entstandenen Teilstücke sich schwärmerartig ausbilden, so hat man es mit sogenannten Gameten zu tun; sind diese von gleicher Gestaltung (Isogameten) und

ist jeder von ihnen befähigt, ein neues Individuum zu liefern, so liegen die Verhältnisse ungefähr so, wie wir sie vorher bei der Sporenbildung kennen lernten. Es handelt sich um Schwärmer, welche nicht zur Vereinigung mit anderen gelangen, sich also

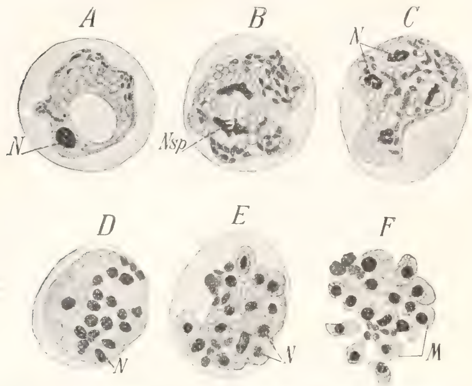


Fig. 10. Plasmodium vivax der Malaria tertiana in multipler Teilung und Sporenbildung. N Kern, Nsp Kernteilungsspindel, M Teilstücke. Nach Schaudinn. Aus Doflein.

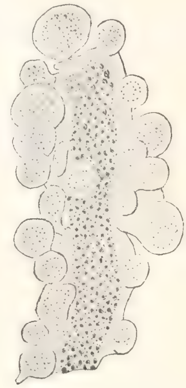


Fig. 11. Myxidium Lieberkühni in multipler Knospung. Nach L. Cohn. Aus A. Lang.

ohne einen Befruchtungsakt weiter ausbilden, um sogenannte Agameten. Ob eine Befruchtungsfähigkeit früher vorhanden war und (wie bei der Parthenogenese der

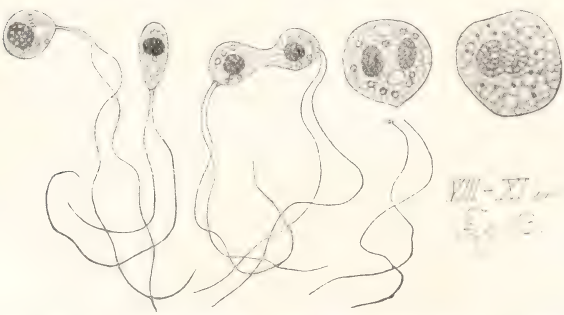


Fig. 12. Kopulation der Isogameten von Trichosphaerium. Nach Schaudinn. Aus Doflein.

Metazoen) unterdrückt wurde, ist eine andere Frage. Gewöhnlich geht die Bildung von Gameten (Schwärmern) mit einem Befruchtungsakt einher; es findet also eine Kopulation gleichartiger (Isogameten Fig. 12) oder ungleichartiger Schwärmer (Anisogameten) statt. Die Erscheinungen, unter denen dies geschieht, sind bei den einzelnen Abteilungen der Protozoen sehr verschieden; hier können wir zur Orientierung über diese Vorgänge nur einige Stichproben geben, im übrigen muß auf die Artikel „Rhizopoda", „Flagellata", „Infusoria" und „Sporozoa" verwiesen werden.

5a) Isogamie. Das Auftreten von Isogameten ist im allgemeinen weniger häufig als dasjenige von Anisogameten, findet sich aber immerhin bei Rhizopoden und Flagellaten nicht selten; wir wählen als Beispiel dafür das von Schaudinn eingehend studierte Trichosphaerium, einen marinen Wurzelfüßer (Fig. 13). Die infolge einer multiplen Teilung entstandenen, mit zwei Geißeln versehenen Schwärmer kopulieren miteinander, wobei sie durch Verschmelzung ihrer Plasmakörper und Kerne nach Abwerfung der Geißeln eine einkernige „Zygote" bilden (Fig. 12 und 13). Von dem Verhalten der letzteren soll bei Besprechung des Generationswechsels noch die Rede sein (Fig. 13).

5b) Anisogamie. Zur Erläuterung sei ein recht extremes Beispiel herausgegriffen,

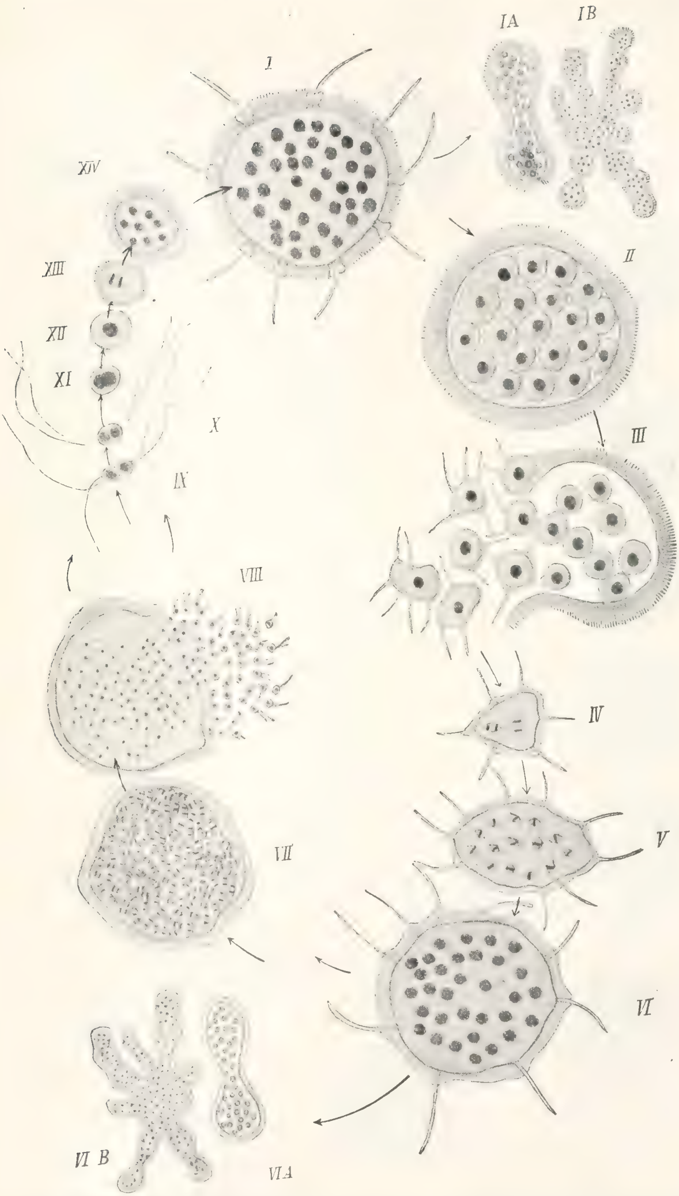


Fig. 13. Zeugungskreis von Trichosphaerium Sieboldi. In schematischer Darstellung. Erklärung im Text. I A und I B, VI A und VI B ambulante Vermehrung des Agamonten und Gamonten. Nach Schaudinn. Aus A. Lang.

wie es sich bei den Sporozoen nicht selten findet, nämlich dasjenige der Coccidien. Durch multiple Teilung entsteht eine größere Zahl von Geißelschwärmern (Fig. 14, XII b

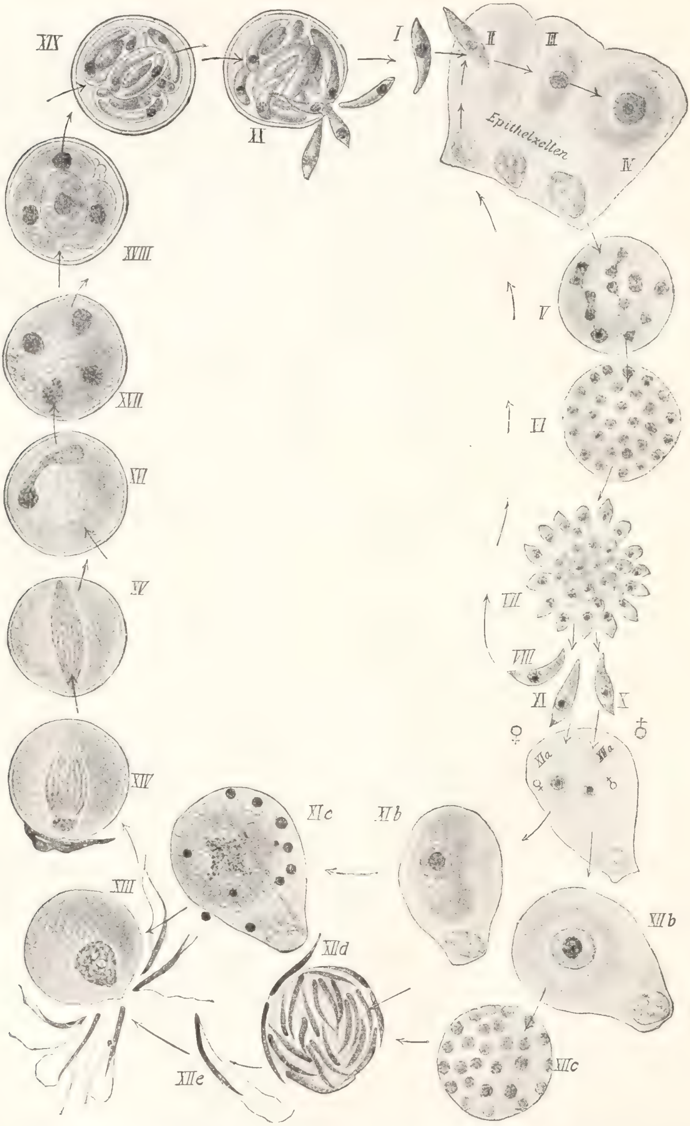


Fig. 14. Zeugungskreis von Coccidium (Eimeria) Schubergi. Nach Schaudinn. Aus Lang und Hartmann.

bis XII e), welche den Spermien der Metazoen außerordentlich ähnlich sind. Wie diese suchen sie die bedeutend umfangreichere weibliche Zelle auf und durch Kopulation des Mikro- und Makrogameten kommt es auch hier zur Bildung der Zygote, des Ookineten, der Oocyste oder wie dieser Zustand der befruchteten weiblichen Zelle sonst noch genannt wird. Diese Befruchtungserscheinungen und die weitgehende geschlechtliche Differenzierung der Zellen sind unter den Protozoen weit mehr verbreitet, als man vor den zahlreichen im Verlauf des letzten Jahrzehnts ausgeführten Untersuchungen anzunehmen geneigt war; jedenfalls finden sie sich von den Wurzelfüßern bis hinauf zu den Infusorien.

5c) Generationswechsel. Mit den letzteren Betrachtungen streiften wir bereits wiederholt an den Wechsel von ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Generationen, da solche bei den betreffenden Protozoen aufeinander folgen. Auch von dieser Art der Fortpflanzung ist festzustellen, daß sie sich von den niedersten bis zu den höchsten Protozoenformen findet, wobei nicht unerwähnt bleiben darf, daß unsere Kenntnis dieser Vorgänge besonders durch die Untersuchungen des viel zu früh gestorbenen ausgezeichneten Protozoenforschers Schaudinn die weitgehendste Förderung erfahren hat. Hier seien zur Erläuterung zwei hauptsächlich auf seinen Untersuchungen beruhende Fälle herausgegriffen und zwar von zwei, im System recht weit voneinander entfernt stehenden Protozoen, einem meeresbewohnenden Wurzelfüßer, dem schon vorher erwähnten Trichosphaerium, und einer parasitischen Form, dem Coccidium (Eimeria) Schubergi, einem im Darmkanal von Tausendfüßen (Lithobius) lebenden Sporozoon.

Trichosphaerium sei vorausgeschickt, weil bei ihm Isogamonten auftreten, wie schon vorher erwähnt wurde (Fig. 12). In dem von einer Gallerthülle umgebenen, mit Stäbchen besetzten und mit Oeffnungen zum Durchtritt der Pseudopodien versehenen Tier entstehen durch multiple Teilung um die zahlreichen Kerne die Agameten (Fig. 13, I bis III). Diese wachsen zu einem, dem „Agameten“ ähnlichen, aber des Stäbchenbesatzes entbehrenden Tier, dem „Gamonten“ heran (Fig. 13, IV bis VI). In ihm entwickeln sich infolge starker Kernvermehrung wieder durch Zerfallteilung die zahlreichen Isogameten (VII bis VIII), welche nach Platzen der Hülle frei werden, zur Kopulation schreiten und die Zygote liefern (Fig. 13, VIII bis XII), die dann ihrerseits zu dem agametischen Individuum (Agamonten) heranwächst (XII bis XIV, I), von welchem wir ausgingen. Damit ist der aus einer „ungeschlechtlichen“ und „geschlechtlichen“ Generation bestehende Entwickelungscyclus geschlossen.

Coccidium (Eimeria) Schubergi dringt in die Darmepithelzellen des Tausendfüßers ein und wächst hier zu einem kugelförmigen Gebilde heran (Fig. 14, I bis IV). Durch Zerfallteilung (Schizogonie) entstehen aus ihm die Schizonten (V bis VIII), welche von neuem in Epithelzellen einwandern, um denselben Entwicklungsgang durchzumachen (I bis VIII) oder aber zu Geschlechtsindividuen bezw. Gametocyten (VIII bis XII) heranzuwachsen. Aus ihnen gehen die Makro- und Mikrogameten hervor; nach geschehener Befruchtung und Ausscheiden einer Membran um den Makrogameten entsteht die Oocyste (XIII und XIV). Alsbald erfolgt die Teilung des Kopulationskernes (XIV bis XVI) und indem sich die Teilung wiederholt, werden 4 Zellen, die sogenannten Sporoblasten, gebildet (Sporogonie). Indem auch um die Sporoblasten feste Hüllen ausgebildet werden, entstehen die Sporocysten (XVII bis XIX). Darin werden dann durch Teilung in 2 Zellen und einen Restkörper die Sporozoiten gebildet, welche mit den Exkrementen aus dem Darmkanal des Tausendfußes nach außen gelangen und später, wenn sie mit der Nahrung in ein neues Wirtstier überführt werden, dort die Neuinfektion der Darmzellen besorgen (Fig. 14 XIX, XX, I). Damit wären wir wieder beim Ausgangspunkt angelangt und der Entwickelungsgang ist geschlossen.

Wie bei den Metazoen haben wir also auch hier bei den Protozoen eine Aufeinanderfolge geschlechtlicher und ungeschlechtlicher, nicht nur durch ihre verschiedene Fortpflanzungsweise, sondern auch durch differente Gestaltung voneinander unterschiedener Generationen vor uns. Die völlig abweichende Organisation bringt es mit sich, daß die Verhältnisse im einzelnen trotzdem aber völlig verschiedene sind.

6. Konjugation. Von den bisher besprochenen Formen der geschlechtlichen Fortpflanzung unterscheidet sich die Konjugation der Infusorien dadurch sehr wesentlich, daß bei ihr im allgemeinen die miteinander kopulierenden Individuen nicht vereinigt bleiben, sondern sich nach Verlauf einer gewissen Zeit wieder trennen. Allerdings kann derselbe, hinsichtlich der im Innern sich abspielenden Veränderungen unter dem gleichen Bild verlaufende Vorgang unter Umständen auch zu einer dauernden Vereinigung der konjugierenden Tiere führen und in dieser Beziehung also mit dem Vollzug der geschlechtlichen Fortpflanzung, wie wir sie vorher kennen lernten, noch mehr übereinstimmen. Insofern im letzteren Fall eine

geschlechtliche Differenzierung hinzukommt, kann man on einer isogamen und anisogamen Konjugation sprechen.

Die Konjugation der Infusorien gehört zu den am längsten bekannten Erscheinungen der geschlechtlichen Fortpflanzung bei den Protozoen, da sie sich in besonders auffälliger Weise vollzieht. Einmal sind es gewöhnlich nicht besondere, für den Vollzug des Geschlechtsakts vorbereitete Individuen, also keine eigentlichen Gameten wie bei den übrigen Protozoen, vielmehr vereinigen sich Individuen miteinander, welche anscheinend ganz die gleiche Organisation wie alle anderen zeigen. Wenn die richtige Zeit dafür gekommen ist, geschieht dies häufig in großer Menge, d. h. in einer Infusorienkultur, deren Individuen sich sonst durch Teilung vermehren, treten gleichzeitig sehr viele Konjugationspärchen auf und man hat in solchen Fällen von sogenannten Konjugationsepidemien gesprochen.

Die Konjugation pflegt auf die Weise zu erfolgen, daß sich die beiden Individuen mit der Mundöffnung aneinander legen und bis zu einem gewissen Grade in dieser Gegend miteinander verschmelzen, wobei der Mundapparat undeutlich wird und eine weitgehende Rückbildung erfährt. Das Wichtigste dabei sind die am Kernapparat sich vollziehenden, sehr bedeutenden Veränderungen. Dabei ist vorauszuschicken, daß die Ciliaten im Besitz von zweierlei Kernen, nämlich eines Makro- und Mikronucleus (Haupt- und Nebenkernes) sind, wobei der erstere den letzteren an Größe sehr bedeutend übertrifft. Der Großkern verhält sich während des Konjugationsvorganges ziemlich passiv, nur erleidet er allerdings eine Veränderung in der Richtung, daß er einem allmählichen Zerfall und schließlich einer vollständigen Auflösung unterliegt (Fig. 15, I bis VII). Der aktive und wichtigste Faktor bei diesen Vorgängen ist der Mikronucleus, den man deshalb auch mit Recht als Geschlechtskern bezeichnet hat, während der Makronucleus gewiß mehr zu den sonstigen Verrichtungen der Zelle in Beziehung steht.

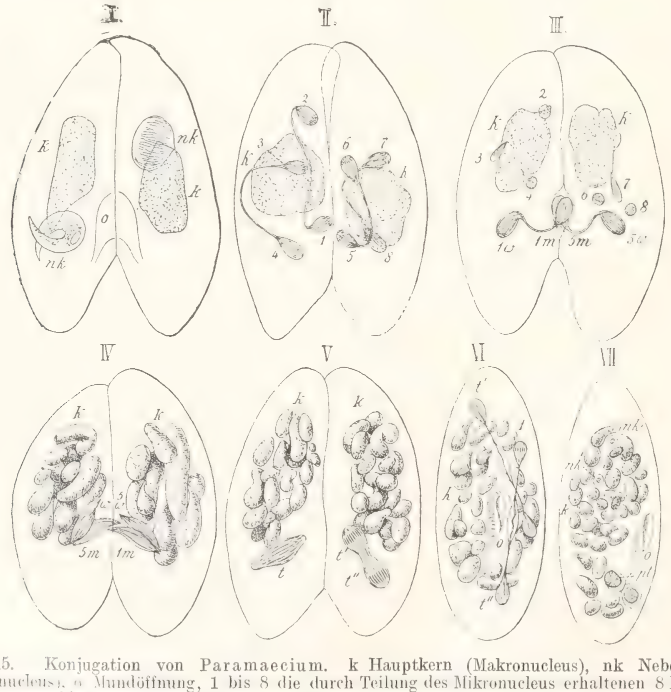


Fig. 15. Konjugation von Paramaecium. k Hauptkern (Makronucleus), nk Nebenkern (Mikronucleus), o Mundöffnung, 1 bis 8 die durch Teilung des Mikronucleus erhaltenen 8 Kerne, von denen 2 bis 4 und 6 bis 8 zugrunde gehen, 1w, 5w und 1m, 5m weiblicher und männlicher (stationärer und Wanderkern), t, t′, t″, nk′, pt die Teilspindel und ihre Produkte, der neue, in Entstehung begriffene Neben- und Hauptkern (pt). Nach R. Hertwig.

Die Mikronuclei beider Individuen wandeln sich zu Kernspindeln um und machen rasch nacheinander zwei Teilungen durch (Fig. 15, I und II). Von den so gebildeten 4 Kernen gehen 3 zugrunde, was man mit den 3 ebenfalls verloren gehenden 3 Richtungskörpern, also mit dem Reifungsvorgang des Metazoeneis (vgl. die Artikel „Befruchtung" und „Eibildung") verglichen hat. Die übrig bleibende Kernspindel stellt sich in der Gegend der Mundöffnung und der protoplasmatischen Verbindungsbrücke beider Individuen ungefähr vertikal zur Oberfläche ein und von den aus ihrer Teilung resultierenden Kernen geht je einer in das andere Individuum (als sogenannter „Wander-" oder männlicher Kern) über, während der andere Kern (als sogenannter stationärer oder weiblicher Kern) in dem betreffenden Individuum zurückbleibt (Fig. 15, III). Die ausgetauschten verschmelzen mit den zurückgebliebenen Kernen zur Bildung der Teilungsspindel (IV, V), welcher Vorgang mit der Vereinigung des Sperma- und Eikerns (männlichen und weiblichen Vorkerns) bei der Befruchtung des Metazoeneis und der Bildung der Furchungsspindel in diesem verglichen wird (vgl. den Artikel „Befruchtung"). Durch mehrfache Teilung der Befruchtungsspindel erfolgt abermals die Bildung einiger Kerne (Fig. 15, V bis VII), welche zur Erneuerung des Kernapparates, d. h. zur Ausbildung eines neuen (an Stelle des verloren gegangenen) Makronucleus, sowie eines Mikronucleus verwendet werden. Der Kernapparat hat also eine vollständige Um- und Neubildung erfahren, aber auch mit dem übrigen Körper ist dies wenigstens teilweise der Fall, denn abgesehen davon, daß die in ihm verlaufenden Kernteilungen nur in Verbindung mit Aenderungen in der Protoplasmastruktur denkbar sind, findet auch eine Rekonstruktion des vorher zurückgebildeten Mund- und Schlundapparates statt. Es sind also Verjüngungsprozesse, welche sich während der Konjugation vollziehen und für sie ist der Austausch der Kernsubstanz gewiß besonders bedeutungsvoll. Jedenfalls ist darin überhaupt die Bedeutung der Konjugation zu suchen. Nachdem die geschilderten Vorgänge abgelaufen sind, trennen sich die beiden Tiere voneinander, um wie vorher jedes für sich ein freies Leben zu führen.

In letzterer Beziehung abweichend verhalten sich diejenigen Infusorien, bei welchen wie bei den Peritrichen (Vorticelliden) kleinere mit größeren Individuen konjugieren (Fig. 16). Nicht nur durch den Größenunterschied, sondern auch durch die hier eintretende dauernde Verschmelzung wird in diesen Fällen die Uebereinstimmung mit dem Befruchtungsvorgang der Metazoen noch erhöht, zumal die an den Kernen sich abspielenden Vorgänge mit den vorher für die isogame Konjugation geschilderten Verhältnissen im ganzen übereinstimmen. Man könnte hier also von Mikro- und Makrogameten sprechen



Fig. 16. Ein peritriches Infusor, Epistylis umbellaria, mit großen und kleinen Individuen; letztere (r) zum Teil (k) in Konjugation mit ersteren begriffen Nach Greeff aus R. Hertwig.

und diese den Spermien und Eiern der mehrzelligen Tiere um so eher vergleichen, als die vor der Befruchtung in den männlichen und weiblichen Zellen verlaufenden Reifungsvorgänge ebenfalls vorhanden sind. Wenn zwar auch keine eigentlichen Richtungskörper, sondern nur die ihrer Bildung vergleichbaren Teilungen der Kerne vorkommen, so treten doch andererseits kleine abortive, den Richtungskörpern der Metazoen ohne weiteres vergleichbare Zellen bei anderen Protozoen und sogar schon bei den Rhizopoden (Heliozoen) auf, wodurch der Vergleich dieser Vorgänge mit denen der Eireifung und Befruchtung des Metazoeneis an Anschaulichkeit noch mehr gewinnt. Wir haben es also auch hier wie bei den vorher behandelten Protozoen (Rhizopoden, Flagellaten und Sporozoen) mit einem Generationswechsel zu tun. Nach einer Reihe monogenetisch sich vermehrender Generationen, die oft sehr lang sein kann (man hat Hunderte, bei Paramaecium nicht weniger als 742 Generationen in beinahe 2 Jahren beobachtet [Calkins]), tritt der Geschlechtsakt (die Konjugation) ein, wenn nicht schließlich Degeneration des ganzen Stammes erfolgen soll.

III. Die Fortpflanzung der Metazoen.

Die zuletzt über die Fortpflanzung der Protozoen angestellten Betrachtungen machten eine wiederholte Bezugnahme auf die Fortpflanzung der Metazoen notwendig, denn es ist nicht zu verkennen, daß beide in engen Beziehungen zueinander stehen.

Sucht man eine Verbindung zwischen den Fortpflanzungsarten der Metazoen und Protozoen herzustellen, so ist sie wohl nur bei der Cytogonie der ersteren, also bei ihrer geschlechtlichen Fortpflanzung (Amphigonie) zu finden. Zwar verlaufen die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsarten (Monogonie) äußerlich unter einem ganz ähnlichen Bild wie bei den Protozoen, aber die an einem vielzelligen Körper sich vollziehenden Vorgänge sind so verschieden von der Teilung und Knospung der Protozoen, daß die Durchführung eines Vergleichs geradezu unmöglich erscheint. Nicht die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen erscheint somit als die Fortsetzung der monogonen Fortpflanzungsarten bei den Protozoen, wie es zunächst den Anschein hat und wie man es häufig dargestellt findet, sondern im Anschluß an die von R. Hertwig gegebene Darlegung wird man vielmehr die Cytogonie, also die geschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen, von derjenigen der Protozoen herleiten. Die ungeschlechtliche Vermehrung der Metazoen erscheint dagegen als eine Neuerwerbung, über deren Zustandekommen man recht verschiedener Meinung sein kann (vgl. weiter unten). — Für die Uebersichtlichkeit der hier zu gebenden Darstellung ist es erwünscht, diese unabhängig von der Entstehungsweise der Vorgänge mit den monogenetischen Fortpflanzungsarten zu beginnen.

A. Fortpflanzung durch Zellkomplexe.

1. Teilung. Die Teilung kann sich ähnlich wie bei den Protozoen auf eine ungemein einfache Weise in Form einer bloßen Durchschnürung des Körpers vollziehen, welchen Vorgang man von den niedersten Coelenteraten (Hydroidpolypen) bis zu schon recht hoch organisierten Tieren wie den Anneliden (Ringelwürmern) verbreitet und selbst noch bei den Tunicaten oder doch wenigstens bei deren Jugendstadien findet. Je nachdem, ob dabei eine einfache Durchschnürung des Körpers mit kaum merkbaren, jedenfalls nur sehr unerheblichen Vorbereitungen stattfindet oder aber diese Teilung durch Anlage einer Teilungszone unter Umwandlung und Neuanlage von Organen vorbereitet wird, hat man von einer Teilung mit nachfolgender und vorhergehender Regeneration (Architomie und Paratomie) gesprochen. Ganz Aehnliches hatten wir schon für die Teilung der Protozoen festzustellen und da beim Teilungsakt naturgemäß mehr oder weniger umfangreiche Partien des Körpers dem einen Individuum verloren gehen, indem sie dem anderen zugeteilt werden, so müssen Regenerationsvorgänge hierbei eine wichtige Rolle spielen. Eine gewisse Aehnlichkeit mit den bei den Protozoen obwaltenden Verhältnissen ist auch insofern vorhanden, als die Teilungsrichtung quer oder parallel zur Längsachse des Körpers gerichtet sein kann. Einige dem Reich der Coelenteraten entnommene Beispiele werden diese Verhältnisse am besten erläutern.

Sowohl den niederen wie den höher stehenden Abteilungen der Coelenteraten angehörige Tiere können sich in der Quer- oder Längsrichtung durchteilen, ohne daß anscheinend besondere Vorbereitungen dazu nötig sind. Bei Hydra und Protohydra tritt etwa in der Mitte des walzenförmigen Körpers eine Ringfurche auf, welche immer tiefer einschneidet und den Körper in eine vordere und hintere Hälfte zerlegt. Die vordere in Besitz der Mundöffnung und des Tentakelkranzes befindliche Hälfte hat das Hinterende mit der Fußscheibe, die hintere Hälfte hingegen das Mundfeld mit den Tentakeln neu zu bilden. Indem dies erst nach vollzogener Teilung geschieht, hat man eine Architomie vor sich, doch kennt man auch Beispiele von Paratomie, wie dasjenige einer Seerose (Gonactinia), bei welcher der Tentakelkranz schon vor der Teilung angelegt wird (Fig. 17). Wie dies auch bei

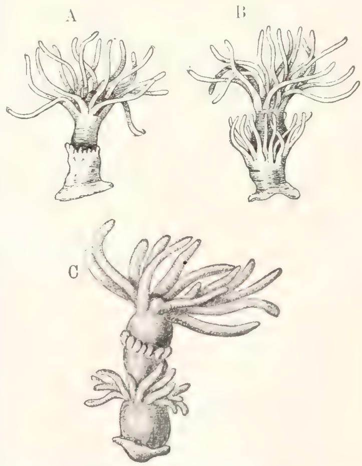


Fig. 17. Querteilung der Gonactinia prolifera. Nach Blochmann, Hilger und Carlgren.

anderen Tieren nicht selten zu beobachten ist, können die durch Teilung entstandenen Individuen alsbald wieder zur gleichen Art der Fortpflanzung übergehen, welcher Vorgang bei Gonactinia an dem oberen der beiden Individuen zu beobachten ist (Fig. 17C).

In ganz ähnlicher Weise, d. h. ebenfalls ohne ersichtliche Vorbereitung kann bei

Hydroiden und Actinien eine Längsteilung dadurch erfolgen, daß der Körper vom Mundpol her nach der Fußscheibe fortschreitend durchgetrennt wird (Fig. 18). Im Effekt

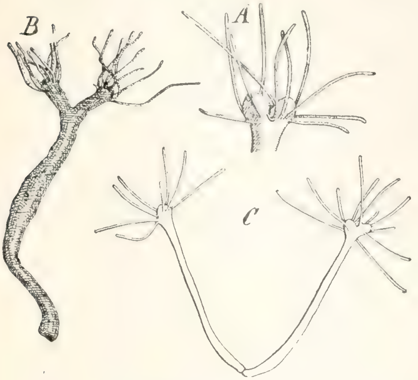


Fig. 18. Längsteilung von Hydra viridis. Nach Leiber.

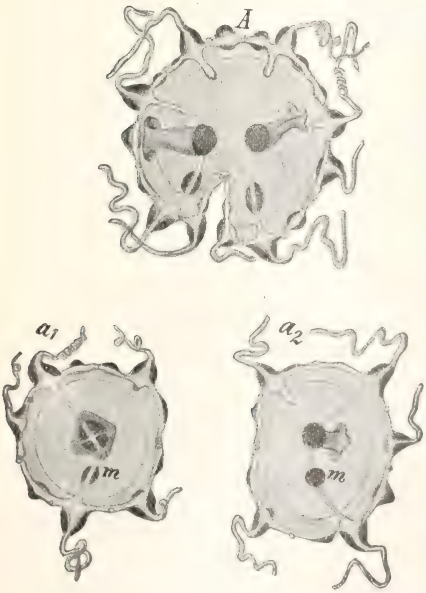


Fig. 19. Teilung der Gastroblasta Raffaeli. a_1 und a_2 die beiden Teilstücke, m die Anlage des neuen Magenschlauches. Nach A. Lang.

damit übereinstimmend, wenn auch unter einem anderen Bilde verlaufend, vollzieht sich der Teilungsvorgang bei den Medusen, indem er auch bei ihnen vom Mundstiel ausgehen und zu dessen Halbierung führen kann, dann aber die Trennungsfurche häufig vom Rande einschneidet (Fig. 19). Solche Teilungen folgen oft mehrere rasch aufeinander, so daß die Gestalt und Größe der Medusen dadurch wesentlich beeinflußt wird; auch können schon einzelne Organe in der Mehrzahl am Körper auftreteen, wodurch die Teilung mehr oder weniger vorbereitet erscheint (Fig. 19). Daß der Verlauf der Teilung nicht immer in jener vorbestimmten Weise erfolgt, geht daraus hervor, daß er bei den Seerosen auch von der Fußscheibe beginnen und sich nach oben fortsetzen kann, so daß die beiden Tiere zuletzt nur noch am oberen Pol zusammenhängen.

Bei den Würmern vollzieht sich die

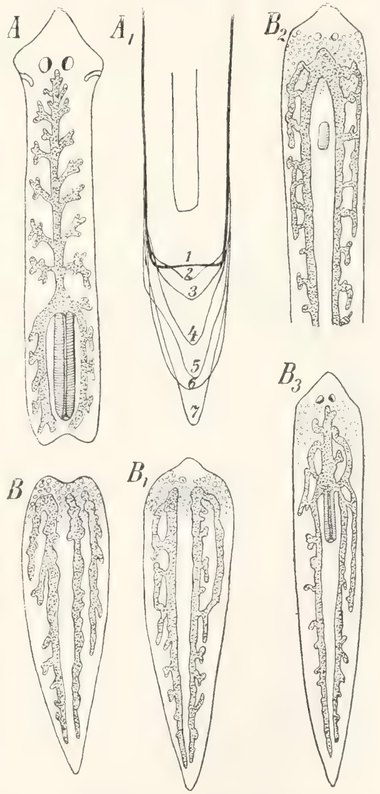


Fig. 20. Zerfall der Planaria maculata in zwei Teilstücke und deren Ergänzung am vorderen (A_1) und hinteren Teilstück (B bis B_3). Nach Curtis.

Teilung, der ganzen Organisation der Tiere entsprechend, unter dem Bild der Querteilung und zwar kann sie sowohl bei den Strudelwürmern wie bei den Ringelwürmern, welchen beiden Gruppen sie vor allen Dingen zukommt, ebenso als Architomie wie als Paratomie auftreten. Im ersteren Fall teilt sich der Körper ungefähr in der Mitte oder mehr in der Nähe des Hinterendes ohne ersichtliche Vorbereitung durch und beide Stücke ergänzen nachträglich die ihnen fehlenden Partien (Fig. 20 A und B, und 21 B). Eine derartige Teilung kann sich auch auf kleinere Stücke erstrecken, so daß aus dem in Vermehrung befindlichen Tier eine ganze Anzahl neuer Individuen hervorgeht (Fig. 21, C bis G).

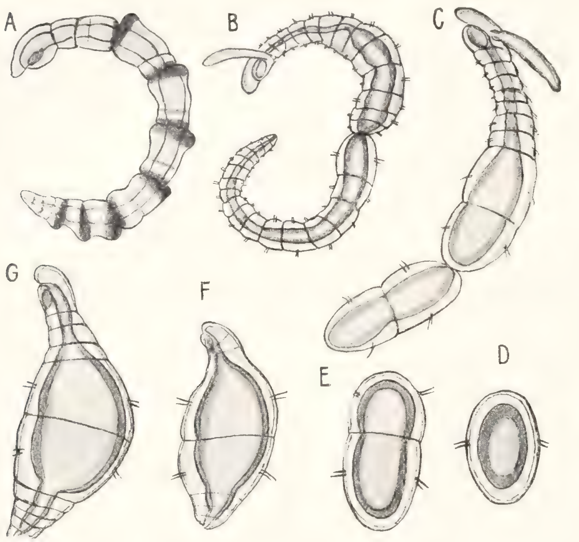


Fig. 21. A Ctenodrilus serratus in paratomischer, B bis G C. monostylos in architomischer Teilung. Nach v. Kennel und Graf Zeppelin.

Bei ganz nahestehenden Tierformen finden sich auch paratomische Teilungen; sie sind ebenfalls von Turbellarien und Anneliden bekannt. Man sieht bei ersteren wie bei letzteren Teilungszonen unter Bildung indifferenten Gewebes und neuer Organanlagen auftreten, wodurch die beiden oder noch mehr neue Individuen angedeutet werden, die dann an den betreffenden Stellen zur Ablösung voneinander gelangen (Fig. 21 A und 22). Wie aus diesen beiden Abbildungen zu erkennen ist, kann die Zahl der gleichzeitig durch Teilung entstehenden neuen Individuen (Zooide) eine recht ansehnliche sein, doch kann sie auch weit beträchtlicher werden und bei gewissen Anneliden (Syllideen) bis zu 30 steigen. Die in kürzeren oder längeren Ketten aneinander hängenden Tiere zeigen eine recht verschiedene Ausbildungsstufe, die sich in bestimmter Weise regelt, so daß die Höhe der Ausbildung nicht nach hinten fortschreitend zunimmt, was allerdings auch der Fall sein kann, sondern die in gewissen Zwischenräumen aufeinander folgenden Individuen eine bestimmte Höhe der Entwickelung zeigen. Daß die auf solche Weise auseinander hervorgehenden Tiere außerdem von verschiedener Größe, Form und Organisation sein können, wird später noch zu erwähnen sein.

Eine Teilungsfähigkeit kommt zuweilen den Jugendzuständen der Tiere, Embryonen wie Larven zu und wird sowohl bei niederen wie bei höher stehenden Tieren gefunden, so bei Coelenteraten, Würmern, Insekten, Bryozoen, Echinodermen und Tunicaten. Besonders bekannt ist diese Erscheinung durch Kleinenbergs Untersuchungen von Lumbricus trapezoides geworden, doch tritt sie wie gesagt auch bei Embryonen und Larven der übrigen genannten Tiere gelegentlich auf. Recht auffallend ist der als Polyembryonie bezeichnete Vorgang bei gewissen Schlupfwespen (z. B. Eucyrtus), deren im embryonalen Gewebe der Schmetterlinge untergebrachte Embryonen dort in frühen Stadien eine Teilung durchmachen (P. Marchal). Aehnliches ist schon länger für die Embryonen der Wirbeltiere, zumal der Säugetiere angenommen worden (Fernandez bei Gürteltieren). Zu einer stehenden Einrichtung ist die Teilung junger Entwickelungsstadien bei Asciden und Dolioliden geworden, bei welchen letzteren zumal die sogenannte Wanderknospen eine mehrfache Teilung durchmachen können.

2. Knospung. Die Knospung ist von der Teilung schwer zu trennen; wohl sind die extremen Fälle beider

Erscheinungen scharf voneinander geschieden, aber in vielen anderen Fällen ist es schwer zu beurteilen, ob man den betreffenden Vorgang der einen oder anderen Klasse von Erscheinungen unterzuordnen hat. Darauf wird noch zurückzukommen sein. Man kann wohl sagen,

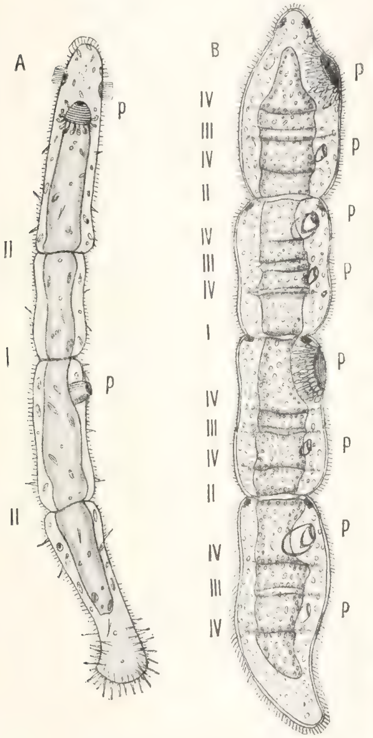


Fig. 22. Zwei Strudelwürmer, Stenostomum Sieboldi und Microstomum lineare in Teilung, I bis IV Teilungsstellen 1. bis 4. Ordnung, p der Pharynx der einzelnen Individuen. Nach v. Graff.

daß die Knospung noch weiter als die Teilung im Metazoenreich verbreitet ist und jedenfalls weit bedeutendere Effekte als diese erzielt; man findet sie von den Schwämmen und Coelenteraten bis zu den Würmern, Bryozoen und Tunicaten, bei denen allen sie zur Stockbildung beiträgt. Hier seien die einfachsten und zugleich charakteristischsten Formen vorausgeschickt, welche außerdem die niederststehenden und einfach organisierten Metazoen, besonders die Coelenteraten, betreffen.

An dem in der Hauptsache aus zwei Epithelschichten bestehenden Körper eines Hydroidpolypen macht sich die Knospe zunächst in Form einer unansehnlichen, bald an Größe immer mehr zunehmenden Vorwölbung bemerkbar, die aus beiden Epithelschichten besteht und in welche hinein der Gastrovascularraum (Leibesraum) des Tieres sich fortsetzt (Fig. 23). Der Auswuchs vergrößert sich; an seiner Spitze kommt unter Verlötung der beiden Blätter die Mundöffnung zum Durchbruch und in

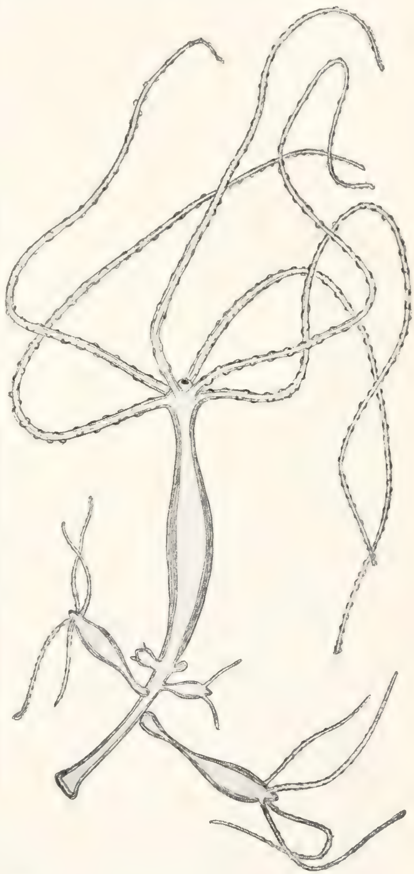


Fig. 23. Brauner Süßwasserpolyp (Hydra oligactis) in Knospung.

ihrem Umkreis entsteht in Form knöpfchenartiger Erhebungen der Tentakelkranz (Fig. 23). So hat sich an dem alten ein neues Individuum gebildet, welches hinter jenem an Umfang wesentlich zurücksteht. Während bei der Teilung die beiden neu entstehenden Individuen an Größe gleich oder doch ziemlich gleich und kaum von einander zu unterscheiden sind, so daß von einem Mutter- oder Tochtertier kaum gesprochen werden kann, ist dies bei der Knospung viel mehr der Fall. Außer diesem Größenunterschied ist für die Knospung ferner noch die Beteiligung beider oder dreier Keimblätter charakteristisch, aus denen sich die betreffenden Tiere zusammensetzen. Wenn letzteres Verhalten auch nicht für alle Knospungsvorgänge gilt, so ist doch gegenüber anderen Fortpflanzungsarten als ein für die Knospung im allgemeinen kennzeichnendes Merkmal festzuhalten.

Die durch Knospung entstandenen Individuen lösen sich (wie bei der Teilung) entweder vom Muttertier ab und führen nach erlangter Ausbildung wie dieses ein freies Leben, wofür unsere Süßwasserpolypen (Hydra; Fig. 23) ein gutes Beispiel liefern, oder aber sie bleiben mit dem Muttertier wie unter sich verbunden. Im letzteren Fall kommt es zur Bildung von Kolonien oder Tierstöcken, die zwar nicht immer (Siphonophoren, Feuerwalzen, Salpen), aber doch zumeist eine festsitzende Lebensweise führen, wie man es ähnlich auch bei Protozoenkolonien findet. Knospung kommt überhaupt mit Vorliebe bei sessilen und weniger beweglichen Tieren vor. Die Zahl der im Stock miteinander vereinigten Individuen, sowie die Art ihrer Verbindung und die sich dabei ergebenden Nebenerscheinungen sind bei den einzelnen Tierformen recht verschieden und finden bei den betreffenden Gruppen (Poriferen, Coelenteraten, Anneliden, Bryozoen, Pterobranchier, Tunicaten) wie in den Artikeln „Polymorphismus“ und „Tierstöcke“ eingehendere Behandlung. Hier sei nur noch erwähnt, daß die zu den vorhandenen neu hinzukommenden Knospen seitlich an den Zweigen zu entstehen pflegen, weshalb man von einer lateralen im Gegensatz zur terminalen Knospung spricht. Die letztere, welche man bei der Strobilisation der Scyphistomen oder auch bei der Kettenbildung der Anneliden und Salpen vor sich hat, dürfte eher als Teilungsakt aufzufassen sein und sie zeigt ebenfalls, wie beide Vorgänge nur schwer auseinanderzuhalten sind.

Bei den sich durch Knospung fortpflanzenden höher organisierten Tierformen (Bryozoen, Tunicaten) komplizieren sich die Vorgänge dadurch ungemein, daß die verwickelteren Organisationsverhältnisse den Verlauf des Knospungsprozesses beeinflussen und dieser bei den einzelnen Gruppen einen recht verschiedenartigen Verlauf zeigt. Besonders erwähnenswert ist dabei, daß die Knospungsvorgänge zumal bei den genannten höheren Formen hinsichtlich der bei ihnen stattfindenden Entwickelungserscheinungen weitgehende Abweichungen von den für die Embryonalentwickelung geltenden Gesetzen zeigen. Bis zu einem gewissen Grade gilt dies übrigens auch schon für die niedrig stehenden Tierformen, denn wir sehen solche Abweichungen schon bei der Knospung der Coelenteraten und ebenso beim Teilungsvorgang der Plattwürmer und Anneliden (wie übrigens auch bei deren künstlicher Teilung und Regeneration) auftreten. Gewisse Organe zeigen eine andere Herkunft als bei der Ontogenie und dies gilt in noch höherem Maße für die Bryozoen und Tunicaten, bei denen man Organsysteme, welche in der Embryonalentwickelung entodermaler Natur sind, aus dem Ektoderm hervorgehen und andererseits solche, die ontogenetisch aus dem äußeren Blatt herstammen, vom inneren Blatt geliefert werden sieht. Es scheint also, daß für die Entwickelungsvorgänge in vielzelligen Fortpflanzungskörpern teilweise andere Gesetze sich herausgebildet haben als sie für die cytogene Fortpflanzung bei der Entwicklung des Organismus aus der Eizelle gelten.

Diesen Betrachtungen schließen sich ungezwungen andere an, welche sich auf die Herkunft der Knospen beziehen. Vorher wurde bemerkt, daß sie im allgemeinen den zwei oder drei Keimblättern ihren Ursprung verdanken, aus denen sich das Muttertier zusammensetzt, doch gilt dies nicht in allen Fällen. Bei den aus drei Keimblättern bestehenden Tieren reduziert sich die Anteilnahme an der Knospenanlage nicht selten auf zwei Blätter und bei zweiblätterigen Tieren kann sie von zweien auf eins herabgehen. So ist durch Chun's Untersuchungen für gewisse Medusen (Margeliden) festgestellt worden, daß deren Knospen ausschließlich vom äußeren Blatt geliefert werden und indem man geneigt war, die Knospenanlage auf einen Komplex weniger Zellen, schließlich vielleicht sogar auf eine einzige Zelle zurückzuführen, würde ein Uebergang zu der cytogenen Fortpflanzung (durch Agameten) gewonnen sein.

Daß Teilungs- und Knospungsvorgänge ineinander übergehen, wurde schon vorher bemerkt und wenn bei rasch aufeinanderfolgenden Teilungen die neu angelegten Individuen verhältnismäßig klein und in ihrer Organisation ziemlich unentwickelt sind, wie es bei gewissen Teilungs- oder Knospungsprozessen der Anneliden und Tuni-

caten der Fall ist, so ist es schwierig, eine Entscheidung zu treffen und in der Tat sind diese Erscheinungen verschieden aufgefaßt und sowohl der Teilung wie Knospung untergeordnet worden. Dies gilt zum Teil auch für eine Reihe am besten hier anzuschließender, recht eigenartiger Fortpflanzungsvorgänge.

3. Stolonisation, Frustulation, Laceration, Fragmentation. Bei manchen Tieren vollzieht sich die ungeschlechtliche Fortpflanzung in bestimmten Körperregionen, welche dann eine dafür besonders geeignete Ausbildung erlangen können. Dies gilt z. B. für die Stolonen, wie man sie als mehr oder weniger umfangreiche Fortsätze bei knospen- und stockbildenden Tieren (Hydrozoen, Scyphozoen, Bryozoen, Pterobranchier, Ascidien, Salpen, Dolioliden usw.) findet. Bei den Hydro- und Scyphopolypen werden die Stolonen als lange Schläuche weit hinaus geschickt und von ihnen sprossen neue Polypen und Zweige des Stockes aus, so daß dessen Vergrößerung dadurch erzielt wird (Fig. 24). Ganz ähnlich verhalten sich die Stöckchen der Bryozoen und Pterobranchier, wie auch bei den Ascidien (Clavellina) längere, schlauchförmige Stolonen mit Knospenbildung vorkommen, während es sich bei den Pyrosomen, Salpen und Dolioliden um einen sogenannten Stolo prolifer, d. h. um einen gewöhnlich nicht zu langen Fortsatz am Körper handelt, welcher sich in eine größere oder geringere Anzahl von Teilstücken, die Anlagen der neuen Individuen (Zooide) gliedert, die entweder längere Zeit kettenartig miteinander verbunden bleiben (Salpenketten) oder sich schon in recht frühem Entwickelungszustand voneinander lösen (Dolioliden), um nach Abtrennung von dem ventral gelegenen Stolo prolifer und Wanderung nach einem zweiten, dorsal gelegenen Fortsatz des Körpers an diesem Rückenfortsatz die Entwickelung zu den fertigen Individuen durchzumachen (Fig. 25).

In allen diesen, besonders aber in den zuletzt erwähnten Fällen tritt die Beziehung der Stolonen zu der ungeschlechtlichen Fortpflanzung recht deutlich hervor; sie kann sich bei den Hydroidpolypen in einer hiermit ziemlich übereinstimmenden Weise dadurch äußern, daß der Stolo von seinem peripheren Ende ausgehend in eine Anzahl kleiner walzenförmiger Teilstücke, die sogenannten Frusteln oder Propagulen zerfällt (Frustelbildung, Frustulation). Dieser Vorgang kann übrigens auch unabhängig

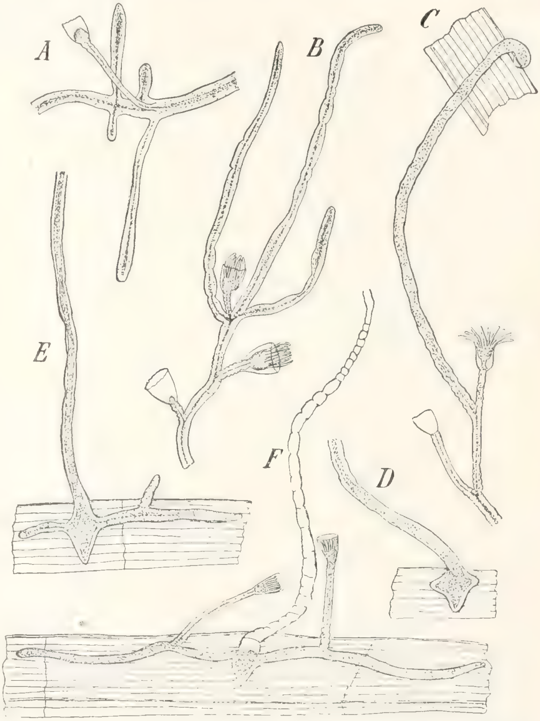


Fig. 24. Stolonenbildung bei Hydroidpolypen in jüngeren und älteren Stadien, Anklammern der Stolonen auf der Unterlage und Bildung von Knospen an ihnen. Nach Billard.

von den Stolonen an dafür geeigneten Stellen, besonders an der Körperbasis erfolgen, von welcher sich dann direkt (Fig. 26) oder nach Ausschicken eines kurzen Fortsatzes (Fig. 27) rundliche Stücke ablösen, welche sich allmählich zu neuen Individuen umbilden (Fig. 26 und 27). Bei diesen als Frustulation, Laceration, Fragmentation, Scissiparation usw. bezeichneten Vorgängen kann man ebenfalls zweifelhaft sein, ob sie der

Teilung oder Knospung näher stehen. Offenbar von der letzteren ausgehend, aber in der Bedeutung mit jenen vergleichbar, sind die als in der Entwickelung zurückgebliebene

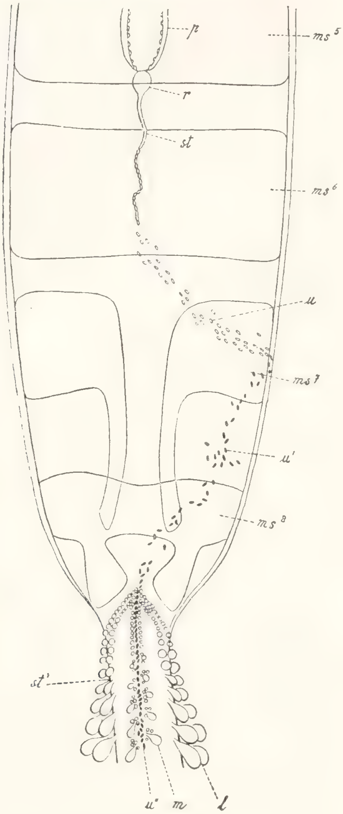


Fig. 25. Hinterer Körperteil einer Doliolum-Amme. p Pericardium, r bis st Ventralstolo, u und u′ Wanderknospen auf dem Wege nach dem Rückenfortsatz am Körperende (st′), u″, m und l die in Ausbildung begriffenen Knospen am Rückenfortsatz, ms^5 bis ms^8 die Muskelstreifen. Nach Barrois.

Knospen aufzufassenden Winter- oder Dauerknospen (Hibernacula) der Bryozoen, welche ebenfalls in Verbindung mit Stolonen oder direkt vom Stock gebildet werden können. Als Dauerknospen scheinen derartige, wenig differenzierte Teilstücke auch bei den Scyphomedusen Verwendung zu finden, so weit dies aus den neueren Beobachtungen von Hérouard zu entnehmen ist.

4. Sonderung vielzelliger Teilstücke im Körperinnern. Im ganzen noch recht

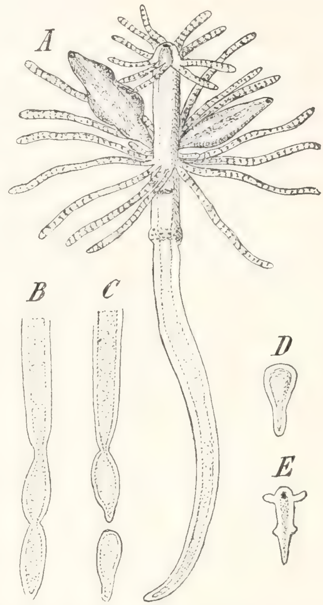


Fig. 26. A Hypolytus peregrinus mit 2 Geschlechtsgemmen zwischen den beiden Tentakelkränzen; Abschnürung von Teilstücken am Hinterende und deren Umbildung zu neuen Polypen (B bis E). Nach Murbach.

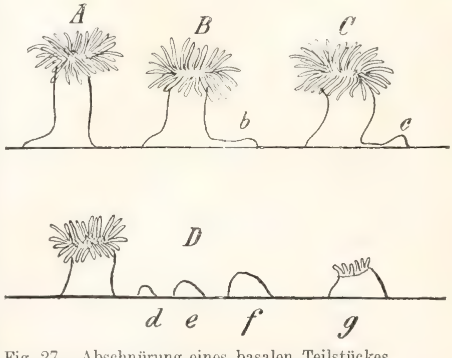


Fig. 27. Abschnürung eines basalen Teilstückes (Laceration) bei einer Seerose und Umwandlung zum neuen Individuum. Nach Andres.

wenig verstanden, als innere Knospung, aber auch in anderer Weise aufgefaßt, sind die Vorgänge, welche zur Bildung der eigenartigen, als „Gemmulae“ und „Statoblasten“ bei Schwämmen und Bryozoen vorkommenden Fortpflanzungskörper führen. Es war zuletzt von Dauerzuständen, Dauerknospen die Rede und um solche handelt es sich offenbar auch hier, was um so näherliegend ist, als sich diese Tiere mit Vorliebe durch Knospung fortpflanzen; so hat man also (mit mehr oder weniger Recht) von inneren Knospen gesprochen. Besonders auffallend sind an ihnen die festen Hüllen, welche sie zur Ausbildung bringen, die aber auch jenen vorerwähnten Dauerknospen schon zukommen können.

Die Gemmulae sind vor allem bei den Süßwasserschwämmen (Spongilliden) verbreitet, kommen aber auch bei einigen marinen Spongien (Suberites, Ficulina) vor. Sie bestehen in der Hauptsache aus einer dotterhaltigen Zellenmasse, welche sich im Parenchym des Schwammkörpers gesondert und mit mehreren festen Hüllen umgeben hat (Fig. 28). Auf einer inneren Cuticularmembran sitzen (meist stabförmige, mit Endplatten versehene) Skeletteile, auf deren nach außen gerichteten Enden wieder eine Cuticularmembran aufliegt (Fig. 28).

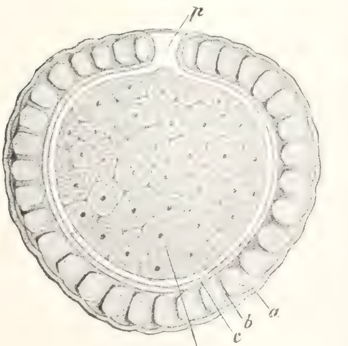


Fig. 28. Gemmula einer Ephydatia fluviatilis. a äußere Cuticularmembran, b Amphidiskenschicht, c innere Cuticularmembran, d Keimkörper, p Porus. Nach Vejdorsky.

Das meist kuglige, seltener ovale oder etwas abgeplattete Gebilde ist gewöhnlich mit einer Oeffnung versehen, welche später zum Austritt des zelligen Inhaltskörpers dient. Die Gemmulae werden gegen Eintritt der ungünstigen Jahreszeit und zwar oft in so großer Menge erzeugt, daß sie fast das gesamte Innere des Schwammes erfüllen, der dann allmählich zugrunde geht. Die Gemmulae selbst durchlaufen eine Ruheperiode, während welcher die vorher ziemlich indifferente Zellenmasse ihre Entwicklung durchmacht, damit beim Eintritt der günstigeren Jahreszeit, also im Frühjahr, aus dem unterdessen durch Strömungen oder sonstwie weiter verbreiteten Fortpflanzungskörper an geeigneter Stelle ein neuer Schwamm hervorgehen kann.

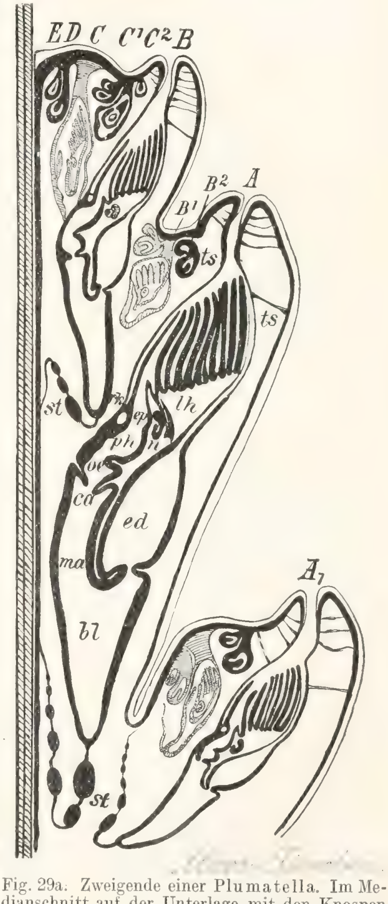


Fig. 29a. Zweigende einer Plumatella. Im Medianschnitt auf der Unterlage mit den Knospen verschiedener Altersstadien (A B B¹ B² C C¹ C² D E) und Statoblasten (st) am Funiculus; bl Blinddarm, ca Cardialfalte des Magens (ma), ep Epistom lh Lophophorhöhle, n Nervensystem, oes Oesophagus, ph Pharynx, rk Ringkanal, ts Tentakelscheide. Nach Braem.

Die Statoblasten der Bryozoen haben eine ganz ähnliche Aufgabe und zeigen auch im ganzen recht übereinstimmende Bauverhältnisse, indem sie ebenfalls aus einer zentralen Zellenmasse (der Keim) und einer diese umgebende Schutzhülle bestehen (Fig. 29b). Ihren Ursprung nehmen sie an dem vom Magenblindsack ausgehenden zelligen Strang, dem sogenannten Funiculus (Fig. 29a), wo sich aus verhältnismäßig wenigen Zellen die aus mehreren Schichten bestehende Zellenmasse herausbildet. Die äußere Schicht scheidet die Chitinhülle ab, welche die innere Zellenmasse allseitig umgibt (Fig. 29b). So liegen die verschieden großen Ausbildungsstadien der Statoblasten in einer Reihe hintereinander am Funiculus (Fig. 29a). Je nachdem die Schutzhülle einfacher oder komplizierter gebaut ist, zeigen auch die Statoblasten eine mehr oder weniger einfache Form. Diese ist linsenförmig, flach ellipsoidisch oder bohnenförmig, die meist braungefärbte Schale glatt oder gefeldert und mehrfach geschichtet, unter Umständen mit einem System lufthaltiger Räume nach Art eines Schwimmrings, sowie mit Haken zum Anheften versehen (Fig. 29b). Durch letztere Vorrichtungen wird die Verbreitung der Statoblasten begünstigt, indem sie leichter schwimmen und im Wasser fortgetrieben oder durch Anhängen an andere Gegenstände oder Tiere weiter transportiert werden. Im Innern des Statoblasten entwickelt sich der Keim zu einem schon mit Knospen versehenen Individuum und dieses tritt nach Platzen der Schale nach außen, um sich an geeigneter Stelle festzusetzen und nach Ausbildung weiterer Knospen einem neuen Bryozoenstöckchen den Ursprung zu geben.

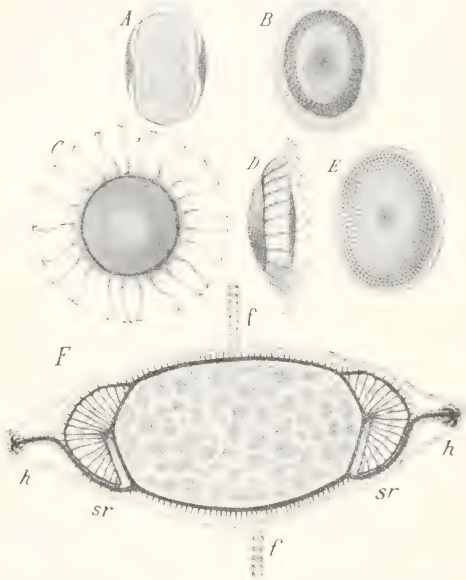


Fig. 29b. Statoblasten verschiedener Bryozoen. A Fredericella sultana, B Plumatella punctata, E Plumatella princeps, C, D u. F Cristatella, letzterer (F) im Durchschnitt am Funiculus (f) mit innerer Keimzellenmasse und äußeren, die Chitinschale mit Schwimmring (sr) und Haken (h) bildenden Zellenlagen. Nach Kraepelin und Verworn.

Wie bei der Knospung war man geneigt, die Statoblasten und Gemmulae auf einige wenige und schließlich nur auf eine Zelle, somit also auf die cytogene, vielleicht parthenogenetische Fortpflanzung zurückzuführen, doch ist dies bisher nicht recht gelungen, so daß man beide Arten der Fortpflanzung als innere Knospung ansieht, ohne damit allerdings für ihre Erklärung viel zu gewinnen.

B. Fortpflanzung durch Einzelzellen (Cytogonie).

Die cytogene Fortpflanzung der vielzelligen Tiere erfolgt zumeist durch geschlechtlich differenzierte und also gewöhnlich durch zweierlei Zellen (Eier und Spermatozoen), seltener nur durch eine dieser beiden Zellenarten (Parthenogenesis). Ehe wir auf die gewöhnliche oder modifizierte Art der geschlechtlichen Fortpflanzung eingehen, ist die Frage aufzuwerfen, ob bei den Metazoen eine nicht geschlechtliche Fortpflanzung durch Einzelzellen existiert und wie sich diese vollzieht. Bei der Darstellung der Knospungserscheinungen wie bei derjenigen der Gemmulae und Statoblasten mußte auf diese Frage schon hingewiesen werden und sie wird bei Behandlung der Parthenogenesis zu wiederholen sein. Einzelzellen ohne Keimzellencharakter werden mit einiger Sicherheit vorläufig nur für die Dicyemiden und Orthonectiden angenommen.

1. Fortpflanzung durch Agametocyten. Diese Art der Fortpflanzung wurde von

Hartmann für die Dicyemiden festgestellt. Der sehr komplizierte Fortpflanzungs- und Entwickelungsgang dieser merkwürdigen Tiere wird eingehend in dem Artikel „Mesozoa" (Bd. VI, S. 819) beschrieben; hier ist nur hervorzuheben, daß im Entwicklungszyklus Individuen auftreten (die sogenannten Nematogenen), welche geschlechtslos sind und Fortpflanzungszellen (Agameten) hervorbringen, die der Befruchtung nicht bedürfen und sich durch das Fehlen der Reifungsteilungen, wie die Struktur ihrer ersten Teilungsspindeln vor den befruchtungsbedürftigen Keimzellen der anderen Individuen unterscheiden (vgl. Bd. VI, S. 819, Fig. 1). — Aehnlich liegen die Verhältnisse bei den ebenfalls zu den Mesozoen gerechneten Orthonectiden, deren als Plasmodien bezeichnete Individuen abgesehen von ihrer vegetativen Vermehrung durch Teilung ebenfalls Fortpflanzungszellen ohne Reifungserscheinungen und ohne Befruchtungsbedürftigkeit (Agametocyten) hervorbringen (Bd. VI, S. 822, Fig. 2). Bezüglich des Näheren sei auch für diese Formen auf den Artikel „Mesozoa" verwiesen.

Bei derartigen Fortpflanzungszellen wird immer wieder die Vermutung auftauchen, daß es sich um solche handeln möchte, welche mit der Befruchtungsbedürftigkeit schließlich den Keimzellencharakter verloren haben, daß sie also früher echte Gametocyten waren, welche erst nachträglich zu „Agameten" wurden. Das wären ähnliche Verhältnisse, wie sie, wenn auch nicht so weit gehend, in der noch zu behandelnden Heterogonie der Trematoden vorliegen, aber gewiß besteht auch die von den neueren Autoren (R. Hertwig, M. Hartmann, E. Neresheimer) angenommene Möglichkeit, daß es sich dabei um ursprüngliche Verhältnisse handelt.

2. Geschlechtliche Fortpflanzung (Amphigonie). Wie wir die Fortpflanzung durch Makro- und Mikrogameten bereits bei den Protozoen recht verbreitet fanden, so kann sie für die Metazoen als die typische, bei allen wiederkehrende Art der Fortpflanzung bezeichnet werden. Auch bei den Mesozoen, denen neben der rein vegetativen eine ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Einzelzellen (Agameten) zugeschrieben wird, treten wie bei der Amphigonie anderer Metazoen Eier und Spermatozoen auf. Diese finden sich als typische geschlechtliche Fortpflanzungskörper von den niedersten bis zu den höchsten mehrzelligen Tieren, d. h. außer bei den eben erwähnten Mesozoen, von den Schwämmen und Coelenteraten bis hinauf zu den Säugetieren und zum Menschen.

Die Fortpflanzungs-, Propagations- oder Keimzellen müssen im Körper des aus einer ungemein großen Zellenzahl bestehenden Metazoons eine Sonderung erfahren, welche bei manchen Tieren schon ungemein früh vor sich geht, indem die Vorstufen der Keimzellen einzeln oder gruppenweise schon während der Eifurchung und vor der Keimblätterbildung oder bald nach dieser von den übrigen (somatischen) Zellen geschieden werden. Von den letzteren pflegen sich die Propagationszellen durch Größe, Form, Lage, Anordnung, besondere Plasma- und Kernstruktur oder andere Eigentümlichkeiten auszuzeichnen (vgl. den Artikel „Ei und Eibildung", sowie im Artikel „Ontogenie" den Abschnitt: „Ausbildung der Urgeschlechtszellen"). Freilich ist dieser Unterschied nicht immer vorhanden und häufig scheinen sich die Keimzellen erst in späteren Entwicklungsstadien, vielleicht auch erst beim ausgebildeten Tier von den übrigen Körperzellen abzusondern. Möglicherweise liegt dies allerdings daran, daß sie sich in diesen Fällen aus irgendwelchen Gründen nicht erkennen lassen. So sollen, um nur ein Beispiel anzuführen, die Keimzellen der Schwämme hier und da im Körper zerstreut aus dessen Parenchymzellen entstehen. Bei Besprechung des Ursprungs der Eier wurde dies als diffuse Eibildung bezeichnet, doch gilt es in ganz entsprechender Weise auch für die männlichen Geschlechtszellen. Bei den Schwämmen und niederen Coelenteraten sieht man dann kleinere oder größere Gruppen von Keimzellen entstehen, was an bestimmten Stellen des Körpers zu geschehen pflegt; damit ist der Anfang zur Bildung von Gonaden (Keimdrüsen), Eierstöcken und Hoden (Ovarien und Testes) gemacht. Diese stellen von da an mehr oder weniger umfangreiche Organe dar, welche zumeist große Mengen von Urkeimzellen und in Ausbildung begriffene Eier oder Spermien enthalten, um sie in die Leibeshöhle oder in einen mit ihnen verbundenen Leitungsapparat (Eileiter, Samenleiter) zu entlassen, von wo die Geschlechtsprodukte direkt oder durch Vermittlung eines Lege- oder Begattungs-(Kopulations-) Apparates nach außen gebracht werden (vgl. den Artikel „Geschlechtsorgane").

Beiderlei Geschlechtsprodukte können in ein und demselben Tier erzeugt werden, in welchem Fall man von Zwittrigkeit oder Hermaphroditismus (Androgynie) spricht. Eier und Spermatozoen können sich sogar in ein und derselben Keimdrüse, der sogenannten Zwitterdrüse, finden, wie dies von einigen Echinodermen, Anneliden, besonders aber von vielen Gastropoden (Opisthobranchiern, Pulmonaten und Pteropoden) bekannt ist. Die beiderlei Geschlechts-

zellen können dann auch noch durch einen gemeinsamen Ausführungsgang (den Zwittergang) von der Keimdrüse abgeleitet werden. Daß dabei keine vorzeitige Befruchtung und Schädigung der Eier eintritt, ist durch die noch nicht vollständige Ausbildung der weiblichen und männlichen Geschlechtsprodukte zu erklären, die durch Trennung des Zwittergangs in einen besonderen Ei- und Samenleiter (Oviduct und Vas deferens) bald eine getrennte Weiterleitung erfahren. Der Hermaphroditismus ist weit verbreitet und findet sich in allen Tierklassen, bei den niederstehenden im ganzen vielleicht mehr als bei den höher organisierten, obwohl sich dafür keine rechte Regel aufstellen läßt. Jedenfalls tritt bei den Wirbeltieren die Zwittrigkeit als Ausnahme und nur bei einigen Fischen (Serranus, Chysophrys, Myxine) als regelmäßiges Vorkommnis auf. Auch die Gliedertiere neigen weniger zum Hermaphroditismus, obwohl einzelne Gruppen der Crustaceen wie die Cirripedien (Rankenfüßer) und gewisse Asseln (Cymothoiden, Cryptonisciden) in Verbindung mit ihrer festsitzenden oder parasitischen Lebensweise zwittrige Geschlechtsorgane aufweisen. Als gelegentliches Vorkommen hingegen ist ebenso wie bei den Vertebraten auch bei den Arthropoden die Zwittrigkeit keine seltene Erscheinung und es ist dabei des merkwürdigen Verhaltens zu gedenken, daß sie sich schon äußerlich als eine halbseitige Bildung zu erkennen geben kann; bei manchen Insekten (Schmetterlingen, Hautflüglern) ist insofern eine sehr eigentümliche Ausbildung des Körpers zu bemerken, als dieser zur Hälfte weiblich, zur Hälfte männlich entwickelt erscheint und die Trennungslinie dabei scharf in der Mediane hindurchgehen kann (Fig. 30). Auffallenderweise allerdings



Fig. 30. Ocneria dispar, links als Weibchen, rechts als Männchen ausgebildet, wie der dickere Leib, die hellen Flügel und schwächeren Fühler der linksseitigen weiblichen Seite gegenüber dem schmäleren Leib, dunklen Flügeln und stärkeren Fühlern des rechtsseitigen Männchens zeigen. Nach Taschenberg. Aus R. Hertwigs Zoologie.

braucht diesem äußeren Hermaphroditismus lateralis kein innerer zu entsprechen, d. h. es finden sich vielleicht nur männliche oder nur weibliche Geschlechtsorgane vor (Gynandromorphie). Man hat es also mit einem Pseudohermaphroditismus zu tun, wie er auch bei den Säugetieren und beim Menschen insofern vorkommt, als die äußere Ausbildung des Körpers dem Verhalten der inneren Organe nicht entspricht. Diese können übrigens in solchen Fällen in der Ausbildung zurückgeblieben oder nach der einen oder anderen Richtung abnorm entwickelt sein.

Einige recht hoch stehende Abteilungen des Tierreichs wie die Manteltiere, unter den Weichtieren die schon vorher genannten Gastropoden und die Moostierchen sind hauptsächlich als Hermaphroditen ausgebildet, wie dies auch für andere Mollusken (manche Muscheln) gilt. Unter den Würmern sind die Oligochäten und Hirudineen, wie besonders die Plattwürmer Zwitter, ebenso die Rippenquallen und manche andere Coelenteraten, z. B. unsere Süßwasserpolypen (Hydra); desgleichen pflegen die Schwämme beiderlei Geschlechtsprodukte in ihrem Körper hervorzubringen.

Aus dem Auftreten des Hermaphroditismus bei sehr niederen Tierformen, seiner weiten Verbreitung und dem gelegentlichen Hervortreten bei getrennt geschlechtlichen Tieren ist auf eine große Ursprünglichkeit dieser Art der geschlechtlichen Fortpflanzung geschlossen worden. Das ursprüngliche Vorhandensein der Fähigkeit zur Hervorbringung der beiderlei Geschlechtsprodukte und die Unterdrückung des einen zugunsten des anderen Geschlechtes ist nicht nur eine sehr nahe liegende, sondern auch durch Tatsachen gestützte Annahme. Auch das Auftreten (regelmäßig) zwittriger Tierformen in Abteilungen des Tierreichs, bei denen Getrenntgeschlechtigkeit die Regel ist, läßt sich mit dieser Annahme ohne weiteres vereinigen, insofern die Anlage (ebenso wie bei dem gelegentlichem Hervortreten) als von früher her vorhanden angenommen wird. Andererseits besitzt aber die Getrenntgeschlechtigkeit bei niederen Metazoen eine weite Verbreitung und wird auch schon bei den Protozoen gefunden, so daß sich eine solche Regel wohl kaum aufstellen läßt; freilich ist die Erwerbung der Fähigkeit zur Hervorbringung des anderen Geschlechts weit schwieriger als das Zurücktreten eines der beiden Geschlechter bei vorherigem Vorhandensein beider zu verstehen. Um eine Erklärung für die einzelnen Fälle und damit schließlich erst die richtige Deutung für die ganze Erscheinung zu finden, ist eine sehr genaue Kenntnis der Lebensverhältnisse der betreffenden Tiere notwendig, weil sie darauf jedenfalls von großem Einfluß gewesen sind.

Hermaphroditen, die Besitzer männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane und Produzenten der beiderlei Geschlechtszellen sind deshalb noch nicht befähigt, sich selbst (unabhängig von einem anderen Individuum) auf geschlechtlichem Wege fortzupflanzen. Zwar kann dies ausnahmsweise der Fall sein,

indem besonders für einige Plattwürmer (rhabdocele Turbellarien, Trematoden und Cestoden) sowie Blutegel (Clepsine) Selbstbegattung und Selbstbefruchtung (Autogamie) angegeben wurde, aber im allgemeinen dürfte dieser Vorgang auch bei Hermaphroditen recht selten und bei vielen von ihnen sogar durch besondere Organisationsverhältnisse oder andere Einrichtungen verhindert sein. Für gewöhnlich pflegen zwei Hermaphroditen die Begattung miteinander auszuführen, sei es nun, daß sie eine gegenseitige ist und jedes Tier als Männchen und Weibchen funktioniert oder daß dies nur mit einem von beiden der Fall ist. Letzteres ergibt sich dann von selbst, wenn die männliche Reife der weiblichen vorangeht (Proterandrie) oder umgekehrt (Protogynie), welche beiderlei Erscheinungen man besonders häufig bei den Tunicaten findet, bei denen zumeist die Reifung der männlichen Geschlechtsprodukte derjenigen der weiblichen vorangeht (Ascidien, Salpen), während Protogynie auch bei ihnen ein selteneres Verhalten darstellt und bei manchen sozialen Ascidien wie bei den Pyrosomen gefunden wird. So neigt der Hermaphroditismus bereits zur Getrenntgeschlechtigkeit hin.

Die Getrenntgeschlechtigkeit (Gonochorismus) ist bei den Tieren bei weitem am meisten verbreitet und findet sich von den allerniedersten bis zu den höchsten Tierformen. Einzelne Abteilungen des Tierreichs, wie die Wirbeltiere und Arthropoden, auch die Echinodermen sind besonders dadurch ausgezeichnet und bringen nur in kleineren Gruppen oder ausnahmsweise Hermaphroditen hervor.

Uebrigens können dann unter Umständen sogar neben den Hermaphroditen noch getrenntgeschlechtige Individuen vorhanden sein, wie dies für die Rankenfüßer (Cirripedien) gilt. Bei ihnen (Scalpellum) kommen sogenannte Ergänzungs- oder Zwergmännchen (die complemental males von Ch. Darwin) vor, welche als zwerghafte Gebilde von recht rudimentärem Bau an den ungleich größeren Hermaphroditen festsitzen. Aehnlich verhalten sich übrigens auch die zu den Anneliden gerechneten Myzostomen, bei denen ebenfalls an den zwittrigen Individuen festsitzende kleine Männchen vorkommen. Beide Tiergruppen, die Myzostomen wie die Cirripedien, sind außerdem dadurch von Interesse, daß es bei ihnen Arten mit völliger Durchführung der Geschlechtstrennung und wieder andere gibt, die zwar getrennt geschlechtlich sind, bei denen aber die Weibchen noch Reste der Zwittrigkeit erkennen lassen. Hermaphroditismus und Gonochorismus gehen also hier durcheinander, wie es überhaupt eine nicht allzu seltene Erscheinung ist, daß innerhalb einer Gattung hermaphroditische und gonochoristische Arten vorkommen, so bei der Kammuschel (Pecten) und bei der Auster (Ostrea), wie auch beim Süßwasserpolypen (Hydra), um eine recht niederstehende Tierart zu nennen. Von anderen Tieren, wie von dem Seestern Asterina gibbosa und dem Ringelwurm Nereis dumerili ist bekannt, daß sie sowohl als Hermaphroditen wie als Gonochoristen auftreten können. Ebenso zeigt sich ein anderer Annelid, Ophryotrocha puerilis, sowohl getrennt geschlechtlich, in Form größerer Weibchen und kleinerer Männchen, wie auch als Hermaphrodit ausgebildet, in welchem letzteren Fall Eier und Spermatozoen sogar aus derselben Keimdrüse hervorgehen. Diese Betrachtungen führen wieder zu den schon vorher über die Ursprünglichkeit des einen oder anderen Zustandes oder seine nachträgliche Entstehung Gesagten zurück und können hier nicht fortgesetzt werden.

Auch bei denjenigen Tiergruppen, welche wie die Mollusken und Würmer in größeren oder kleineren Abteilungen zahlreiche Hermaphroditen enthalten, kommen ebenso viele oder noch weit mehr getrenntgeschlechtliche Tiere vor. Bei so niederstehenden Formen wie den Coelenteraten stellt die Getrenntgeschlechtigkeit das bei weitem überwiegende Verhalten dar. Bei ihnen wie bei den anscheinend mehr hermaphroditischen Schwämmen geschieht die Hervorbringung der Geschlechtsprodukte auf sehr einfache Weise, indem die Keimzellen an verschiedenen Stellen des Körpers entstehen und in ihm ihre Lage verändern können. Allerdings treten bei den Coelenteraten die Keimzellen bereits zur Bildung von Gonaden zusammen, aus denen die reifen Eier direkt oder in den Gastrovascularraum entlassen werden. Mit der Höhe der Organisation steigt auch die Komplikation im Bau der Gonaden und ihrer Ausführungsgänge bezw. des Copulationsapparates bei denjenigen Tieren, bei welchen eine Begattung stattfindet (vgl. den Artikel „Geschlechtsorgane").

Auf die Beziehung der Keimzellen (Eier und Spermatozoen) zum Körper, ihre mehr oder weniger komplizierte Entstehung und Ausbildung in den Gonaden, sowie auf ihre verschiedenartige Gestaltung und ihr Zusammentreffen beim Befruchtungsakt wird in den Artikeln „Ei und Eibildung", „Sperma und Spermatogenese", sowie „Befruchtung" näher eingegangen.

Für die beiderlei Geschlechtsprodukte ist charakteristisch, daß die Eier gegenüber den Spermatozoen ein außerordentlich großes Volumen besitzen (Fig. 31), da sie es sind, welche die gesamte Masse für die Entwickelung des Embryos und die Herausbildung des neuen Organismus enthalten. Dafür werden sie häufig mit Nährsubstanzen stark beladen, während die Spermatozoen entsprechend ihrer Funktion, die Eier zur Ausführung der Befruchtung aufzusuchen, die Form einer aktiv beweglichen Geißelzelle haben und winzig

klein sind. Dagegen werden die Samenfäden in ungeheuren Mengen produziert, denn die allermeisten von ihnen gehen beim Aufsuchen der Eier verloren und wenn von langem Larvenleben. Während viele Tiere bald nach der Begattung oder Eiablage zugrunde gehen, wiederholen sich diese Vorgänge bei anderen mehrere oder viele Male,

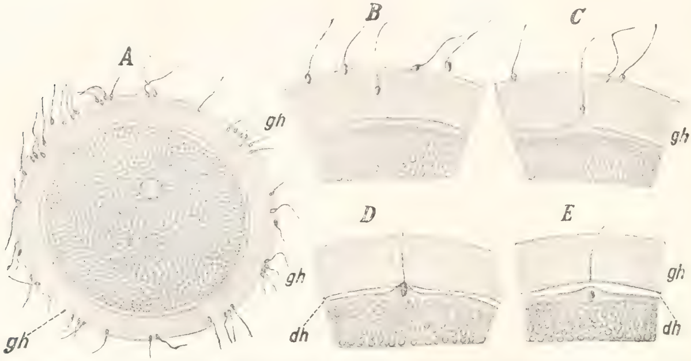


Fig. 31. Seesternei mit Gallerthülle (gh) und umschwärmenden Spermatozoen. B—E Eindringen eines Samenfadens durch die Gallerthülle (gh) in das Eiplasma, Abheben der Dotterhaut (dh).

manchen Tieren verhältnismäßig wenige, vielleicht nur einige Hundert Eier hervorgebracht werden, beträgt die Zahl der von ihnen erzeugten Spermatozoen Millionen und aber Millionen. Auf die Zahl der von den Weibchen produzierten Eier wird im Artikel „Ei und Eibildung" eingegangen.

Zur ungefähren Erläuterung des Unterschiedes in Gestalt und Größe der Eier- und Samenfäden sei auf Fig. 31 verwiesen, doch sind die letzteren verhältnismäßig noch zu groß angegeben und außerdem handelt es sich hier um ein sehr kleines, dotterarmes Ei, welches von den voluminösen dotterreichen Eiern anderer Tiere (Arthropoden, Cephalopoden, Vertebraten u. a.) um das Vielfache übertroffen wird (vgl. die Artikel „Ei", „Sperma" und „Befruchtung"), so daß der Unterschied zwischen dem Volumen des Eies und des Spermatozoons dann noch ein ungleich viel bedeutenderer sein würde.

Die Reifung der Geschlechtsprodukte geht bei den einzelnen Tierformen zu verschiedener Zeit vor sich; gewöhnlich fällt die Erlangung der Geschlechtsreife mit derjenigen der endgültigen Größe und Ausbildung der Organisation, also mit dem Endpunkt der individuellen Entwickelung zusammen. Der geschlechtsreife Zustand bedeutet somit den Höhepunkt in der Entwickelung eines Tieres. Bei manchen Tieren dauert dieser Zustand lange Zeit an, wie wir es z. B. vom Menschen und von den Säugetieren, überhaupt vielen höheren Tieren kennen, bei anderen geht er rasch vorüber, wir erinnern an die kurze Lebensdauer der Eintagsfliegen und anderer Insekten im ausgebildeten Zustand nach vorangegangenem

manche erlangen bald nach der Geburt, andere erst nach Verlauf langer Zeit die Geschlechtsreife, was mit den Entwicklungs- und Lebensbedingungen der betreffenden Tiere im allgemeinen zusammenhängt und hier im einzelnen nicht besprochen werden kann. Dagegen ist eines besonderen Verhaltens, nämlich der Erlangung der Geschlechtsreife im Larvenzustand zu gedenken.

Viele Fische, wie Lachse, Forellen u. a. werden geschlechtsreif, ehe sie noch ihre völlige Ausbildung und Größe erlangt haben und können unter Umständen noch auf das Mehrfache ihrer bisherigen Länge heranwachsen. Die Rippenquallen (Ctenophoren) können nach Chuns bekannter Beobachtung einen zweimaligen geschlechtlichen Zustand durchlaufen, nämlich einmal auf verhältnismäßig früher Entwickelungsstufe und später nach Rückbilden der Genitalorgane und Durchlaufen einer weiteren Metamorphose ein zweites Mal, welche Erscheinung man als Dissogonie bezeichnet hat. Manche Tiere, wie die Salamander und der Axololt (Amblystoma mexicanum), wachsen unter Beibehaltung der Larvencharaktere zur Größe des ausgebildeten Tieres heran und erlangen in dieser Form die Geschlechtsreife. Diese auch bei Insekten, z. B. Blattläusen und Schildläusen zu beobachtende Erscheinung hat man mit dem Namen Neotenie belegt.

Von sehr vielen im Wasser, besonders im Meer lebenden niederen, aber auch höher organisierten Tieren, z. B. den meisten Stachelhäutern, Muscheln, Moostierchen,

Manteltieren, Fischen u. a., abgesehen von den Coelenteraten und Schwämmen, wird das Sperma vom Männchen einfach in das umgebende Wasser abgegeben, um zu den vom Weibchen ebenfalls dahin entlassenen Eiern oder auf verschiedenerlei Umwegen in den weiblichen Körper und zu den hier aufbewahrten Eiern zu gelangen und die Befruchtung auszuführen. Bei anderen und zwar ebenfalls schon bei verhältnismäßig niederstehenden bis hinauf zu den höchststehenden Tieren wird der Samen vom Männchen direkt an oder in den Körper des Weibchens übertragen. Dazu bedarf es besonderer Vorrichtungen, wie der schon mehrfach erwähnten, eine Fortsetzung des Leitungsapparats darstellenden oder durch Aus- oder Umbildung von Körperanhängen zustande kommenden Copulationsorgane, wie man sie in vorzüglicher Ausbildung bereits bei den Plattwürmern und durch die übrigen Würmer, Gliedertiere, Weichtiere bis hinauf zu den Säugetieren findet. Die Samenflüssigkeit kann durch sie direkt oder unter Vermittelung von Samenkapseln, sogenannten Spermatophoren, übertragen werden. Dies sind runde, schlauchförmige, mit verschiedenerlei Vorrichtungen zur Begünstigung der Uebertragung versehene Gebilde (Fig. 32 u. 33), welche am Körper des beim Ablegen der Eier über diese ergießen oder im Leitungsapparat zu ihnen gelangen.

Je nachdem wie die Vereinigung der Geschlechter (Paarung) und die Uebertragung des Samens erfolgt, ist die Ausbildung der dabei verwendeten Organe und Körperteile eine verschiedene. Bei manchen Tieren findet nur eine flüchtige, rasch vorübergehende Berührung der weiblichen durch die männlichen Tiere beim Begattungsakt statt, andere klammern sich stunden- und tagelang an das Weibchen an. Das kann mit oder ohne Einführen des Penis in die weibliche Geschlechtsöffnung geschehen, zumal dieser auch in solchen Fällen intensiver Ausführung des Begattungsaktes fehlen kann, wie es z. B. bei den Fröschen der Fall ist. Das eigentliche Begattungsglied wird häufig durch andere Vorrichtungen, z. B. durch Verwendung der Extremitäten bei Gliedertieren (Krebsen, Spinnen) oder der Tentakel (bei den Tintenfischen) ersetzt. Die Ausbildung der Copulationsorgane, sowie derjenigen zur Eiablage, zum Festhalten der Weibchen bei der Begattung bringen nicht selten recht erhebliche Veränderungen der Körpergestalt mit sich und veranlassen somit einen geschlechtlichen Dimorphismus, welcher durch die Einrichtungen für das Aufsuchen und die Auswahl, für die Brutpflege usw. noch

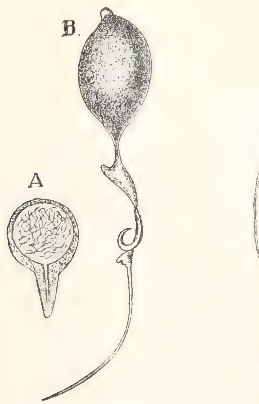


Fig. 32. Spermatophore A einer Heuschrecke (Detcicus) und B einer Grille (Gryllus).

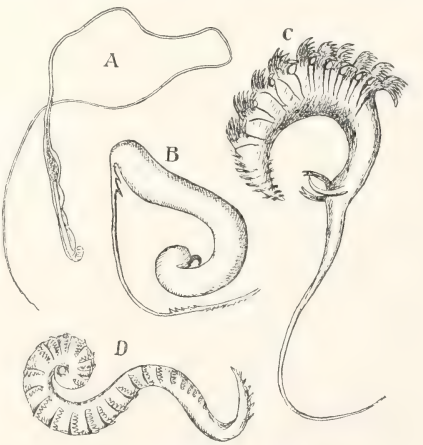


Fig. 33. Spermatophore einiger Schnecken. A Helix, B Parmacochlea, C Parmarion, D Microparmarion. Nach Simroth.

Weibchens an geeigneten Stellen, in der Nähe der Geschlechtsöffnung befestigt oder in diese eingeführt werden. Sie enthalten je nach ihrer Größe bedeutende Spermamengen, die sich nach Oeffnen der Kapsel verstärkt wird. Bezüglich dieser sich in Form- und Färbungsunterschieden der beiden Geschlechter äußernden Erscheinungen (sekundäre Geschlechtsmerkmale) sei auf die Artikel „Descendenztheorie“ und

„Dimorphismus" verwiesen. Hier sei nur noch auf einige Beziehungen zwischen den beiden Geschlechtern aufmerksam gemacht, welche allgemeinere Beachtung verdienen, z. B. auf das Zahlenverhältnis zwischen männlichen und weiblichen Tieren. Während bei manchen Tieren dieses Verhältnis ungefähr gleich ist oder doch die Individuenzahl des einen die des anderen Geschlechts nur wenig übertrifft, wobei es dann häufig zum Zusammenleben auf längere Zeit (zur Einehe) kommt, ist bei anderen Tieren eine weit größere Zahl von Weibchen vorhanden. Bei den in Vielehe (Polygamie, Vielweiberei) lebenden Tieren, wie bei den Hühnern z. B. oder bei den in Herden lebenden Wal- und Huftieren, ist dies ohne weiteres ersichtlich, weniger bei denen, die sich nur zum Vollzug der Begattung auf kurze Zeit zusammenfinden und bei denen von einer eigentlichen Paarung also kaum die Rede sein kann. Soviel man darüber weiß, überwiegen hier bei manchen Tieren die Weibchen, bei anderen die Männchen, was offenbar durch die Lebensverhältnisse bedingt wird, denn man findet solche differente Zahlenverhältnisse bei ganz verschiedenen, hoch- und niederstehenden Tieren (Würmern, Insekten, Weichtieren, Fischen, Vögeln u. a.), d. h. im einen Fall werden viel mehr Weibchen, im anderen viel mehr Männchen hervorgebracht. Recht selten ist übrigens im Tierreich das Zusammenleben mehrerer Männchen mit nur einem Weibchen (Polyandrie, Vielmännerei). — Auch das Zusammentreffen der Geschlechter zum Vollzug der Copulation oder zur Paarung hängt von äußeren Umständen ab und entspricht der dafür günstigen Jahreszeit oder hängt mit der Dauer der Brutpflege bezw. Trächtigkeit zusammen. Daraus ergibt sich für viele Tiere eine gewisse Regelmäßigkeit der Paarungszeit, die sich bei den Säugetieren, besonders Huftieren, aber auch bei anderen, als Zustand geschlechtlicher Erregung (Brunst, Brunstzeit, Brunft) zu erkennen gibt, während sie bei anderen Tieren zeitlich weniger geregelt erscheint. Daß bei der Begattung ein männliches und weibliches Individuum derselben Tierart sich vereinigen, wurde als selbstverständlich vorausgesetzt. Ist es ausnahmsweise nicht der Fall und werden durch die Befruchtung der Eier lebensfähige Nachkommen erzeugt, so spricht man von Bastardierung. Wie diese, so werden auch die Erscheinungen der Vererbung, d. h. der Uebertragung der Eigenschaften der Eltern auf die Nachkommen, in einem besonderen Artikel behandelt (vgl. den Artikel „Vererbung").

Wie die Begattung bei den Tieren sehr verschiedenartige Verhältnisse aufweist, so ist dies auch hinsichtlich der Eiablage der Fall. Viele niedere aber auch höherstehende Tiere, wie die Fische, entlassen ihre Eier in das umgebende Wasser oder legen sie an irgendwelchen Oertlichkeiten am Lande ab, ohne sich weiter um ihr Schicksal zu kümmern. Andere bringen die Eier an Oertlichkeiten, wo sie gut geschützt sind oder die ausschlüpfenden Jungen Nahrung in genügender Menge finden, umgeben sie wohl auch mit allen möglichen schützenden Vorrichtungen, üben also eine mehr oder weniger weitgehende Brutpflege aus, welche im ganzen weit mehr vom Weibchen als vom Männchen übernommen wird. Allerdings kann auch dieses sich unter Umständen in ziemlich weitgehendem Maße dabei beteiligen, es sei nur an das andauernde Brüten mancher Vogelmännchen oder an die Ausbildung von umfangreichen, dicht mit Eiern erfüllten Bruttaschen am Bauch der Seepferdchen oder Seenadeln erinnert, welche die Männchen dieser Fische geradezu wie trächtig erscheinen lassen. — Die bei weitem größere Mehrzahl der Tiere ist ovipar, bei manchen durchlaufen die Eier allerdings schon im Innern des mütterlichen Körpers einen beträchtlichen Teil der Entwickelung, so daß die bereits weit ausgebildeten Embryonen alsbald nach der Eiablage die Eihüllen sprengen und frei werden, in welchen Fällen man von Ovoviviparität spricht. Vivipare Tiere finden sich in allen, auch den niedersten Abteilungen des Tierreichs, z. B. bei den Schwämmen, bei diesen sogar sehr verbreitet, ferner bei Coelenteraten und Würmern, und auch bei solchen Tieren, welche sonst ihre Eier ziemlich unbekümmert ablegen, wie bei den Echinodermen oder manchen Mollusken. Für die Entwickelung der Eier innerhalb des Muttertiers werden die verschiedenartigsten Einrichtungen getroffen, Bruträume an sehr verschiedenen Stellen des Körpers, besonders auch im Leitungsapparat, geschaffen. Davon wie von der Trächtigkeit der Tiere und den hier nur kurz angedeuteten Erscheinungen der Brutpflege ist in den Artikeln über „Brutpflege" und „Geschlechtsorgane" eingehender die Rede.

3. Parthenogenesis (Jungfernzeugung). Fortpflanzung durch unbefruchtete Eizellen. Damit sich die Eier entwickeln können, müssen sie befruchtet werden, d. h. nach Ablauf der Reifungsteilungen und Eintritt des Spermatozoons in das Ei erfolgt die Vereinigung des männlichen mit dem weiblichen Kern, also der wesentlichste Teil des Befruchtungsprozesses, sowie die weiteren damit im Zusammenhang stehenden Vorgänge (vgl. den Artikel „Befruchtung"). Tritt die Befruchtung aus irgendeinem Grunde nicht ein, so unterbleibt die Entwicklung und die Eier gehen inner- oder außerhalb

des Leitungsapparates nach längerer oder kürzerer Zeit zugrunde. Von dieser Regel machen nun die Eier einer Anzahl von Tierformen eine Ausnahme, indem sie sich auch ohne Hinzutreten von Spermatozoen, also ohne Befruchtung, zu entwickeln vermögen, und diese Fähigkeit sogar zu einer ständigen Einrichtung geworden ist, die man als Parthenogenesis oder Jungfernzeugung bezeichnet. Es fiel auf, daß bei gewissen Tieren immer nur Weibchen auftraten und Männchen entweder überhaupt nicht oder nur zu bestimmten Zeiten zu finden waren. Das veranlaßte schon Bonnet (1762), der Blattlausweibchen durch eine große Reihe von Generationen isoliert züchten konnte, die Möglichkeit der Entwickelung ohne Mitwirkung männlicher Tiere anzunehmen; sie wurde dann durch die späteren Untersuchungen von R. Leuckart, Th. v. Siebold u. a. einwandfrei festgestellt. Dies geschah hauptsächlich bei den Insekten, unter denen außer den Blatt- und Rindenläusen die Bienen und Wespen, Blatt-, Gall- und Schlupfwespen, sowie einige Schmetterlinge Parthenogenesis aufweisen, wie sie auch unter den niederen Krebsen eine ziemliche Verbreitung besitzt und bei Branchipoden, Cladoceren, wie bei den Ostracoden gefunden wird. Ueberhaupt ist besonders das Arthropodenreich durch das Vorkommen dieser eigenartigen Fortpflanzungsweise ausgezeichnet, die aber auch anderen Tierformen, besonders den Würmern (einzelnen Anneliden, den Trematoden und Rädertieren) zukommt. Bei den genannten Tieren handelt es sich um Parthenogenesis als eine natürliche Erscheinung, doch hat man in neuerer Zeit auch die Eier anderer Tiere (Stachelhäuter, Anneliden, Seidenspinner, Weichtiere, Fische und Amphibien) auf experimentellem Wege durch Anwendung mechanischer oder chemischer Reizmittel zur Entwickelung ohne Befruchtung veranlassen können (künstliche Parthenogenesis, vgl. den Artikel „Befruchtung“). Das letztere Verhalten zeigt, wie die Befruchtung gelegentlich auch bei solchen Eiern ausgeschaltet werden kann, denen sie normalerweise nötig ist. Bei manchen Echinodermen und Würmern wurde ebenso wie bei einigen Insekten (Käfern und Schmetterlingen) die Beobachtung gemacht, daß ihre Eier auch dann, wenn die Befruchtung ausbleibt, einen Anlauf zur Embryonalentwickelung nehmen, diese auch ziemlich weit fortsetzen und sogar zu Ende führen können. Einige Spinner, wie der Seiden- und Schwammspinner, sind gute Beispiele für diese gelegentliche Parthenogenese, indem aus ihren unbefruchteten Eiern Räupchen gezogen werden können und es überdies gelang, auf künstlichem Wege, d. h. durch Anwendung mechanischer oder chemischer Reizmittel, den Prozentsatz der unbefruchtet zur Entwickelung kommenden Eier zu erhöhen. Es scheint, daß bei solchen Eiern die Reifungsteilungen in einer vom gewöhnlichen Verlauf abweichenden Weise sich vollziehen und der zweite Richtungskörper vom Ei einbehalten wird; überhaupt kann die Bildung des zweiten Richtungskörpers bei den parthenogenetischen Eiern mancher Tiere (Blattläuse, Gallmücken, Daphniden, Muschelkrebse) unterbleiben, bei anderen allerdings kann sie stattfinden, wie das Beispiel der Hymenopteren (Ameisen, Gallwespen, Bienen) zeigt.

Bezüglich der bei der Parthenogenese in der Zelle sich abspielenden, hier nicht näher zu verfolgenden Vorgänge ist es überhaupt von Interesse, daß der eine (weibliche) Kern für die Einleitung und den Vollzug der weiteren Teilungsprozesse genügt, während sonst beide Kerne (der weibliche und männliche Vorkern) dazu notwendig sind, und zumal die sozusagen als „Teilungsorgane“ wichtigen Centrosomen sonst erst mit dem letzteren in das Ei hinein gebracht werden. Ein ähnliches Verhalten zeigt die (hinsichtlich des Kerns, wenn auch nicht korrekt, als „männliche Parthenogenese“ bezeichnete) jetzt gewöhnlich mit dem Namen Merogonie belegte Erscheinung, bei welcher vom Ei abgetrennte, kernlose Teilstücke durch Einführung eines Spermatozoons zur Entwickelung gebracht werden können. Wie bei der echten Parthenogenese der weibliche oder Eikern, so ist es hier der männliche oder Spermakern, welcher die Rolle des (sonst durch Verschmelzung zweier Kerne entstandenen) Befruchtungs- oder Furchungskernes übernimmt.

Für das gelegentliche Auftreten parthenogenetischer Fortpflanzung haben die Hymenopteren und vor allem die Honigbiene seit jeher ein besonderes Interesse beansprucht. Während bei den vorher erwähnten Tieren aus den unbefruchtet sich entwickelnden Eiern Weibchen entstehen, die auf demselben Wege wieder weibliche Tiere hervorbringen, so daß eine ganze Reihe von Generationen aufeinander folgen kann, wie es bei den Blattläusen, Gallwespen, Cladoceren, Ostracoden und Rädertieren geschieht, liegen bei einigen und zumal den staatenbildenden Hautflüglern die Verhältnisse insofern anders, als aus ihren unbefruchteten Eiern männliche Tiere hervorgehen. Die nur einmal, beim Hochzeitsflug begattete Bienenkönigin erzeugt aus ihren befruchteten Eiern Weibchen (Arbeiterinnen und Königinnen), aus den unbefruchteten Eiern hingegen Männchen (Drohnen), ebenso wie aus den Eiern nichtbegatteter Königinnen und aus denjenigen der zur Ausführung der Copulation unfähigen aber zuweilen eierlegenden

Arbeiterinnen nur Männchen entstehen. Aehnlich verhalten sich andere einzellebende oder staatenbildende Hymenopteren, während bei anderen Hautflüglern (Blatt-, Gall- und Schlupfwespen), wie erwähnt, aus unbefruchteten Eiern auch Weibchen sich entwickeln. Die dabei wirkenden Ursachen können hier nicht näher untersucht werden, wie überhaupt bezüglich dieser sehr eigenartigen Verhältnisse auf den Artikel „Geschlechtsbestimmung“ verwiesen sei.

Wie schon im Artikel „Ei und Eibildung“ ausgeführt wurde, können die unbefruchtet zur Entwickelung gelangenden Eier vor den befruchtungsbedürftigen durch geringeren Umfang und Dottergehalt, wie auch durch dünnere Hüllen unterschieden sein. Begreiflicherweise ist dies dort der Fall, wo die Parthenogenese wie bei Cladoceren und Rotatorien zu einer ständigen, für das Leben der Art unentbehrlichen Einrichtung geworden ist. Letzteres gilt übrigens in noch höherem Maße für diejenigen Tierformen, bei denen die aufeinander folgenden Generationen eine mehr oder weniger abweichende Körpergestalt annehmen, worauf im folgenden Abschnitt einzugehen sein wird. Abgesehen von weitergehenden Veränderungen der Körperform kann es sich dabei um ein Zurückbleiben in der Entwickelung, also um ein Verharren auf dem Jugendzustand handeln. Wenn sich Larven oder Puppen auf parthenogenetischem Wege fortpflanzen, wie es bei Gallmücken (Cecidomyiden speziell Miastor) und Chironomus geschehen kann, spricht man von einer Pädogenesis (Leuckart, v. Grimm, Kahle, W. Müller), welche Form der Fortpflanzung anscheinend in der Heterogonie der Trematoden eine besonders weitgehende Ausbildung erlangt.

4. Generationswechsel. Wie bei den Protozoen können auch bei den Metazoen verschiedene Formen der Fortpflanzung bei ein und demselben Tier oder innerhalb derselben Tierart auftreten. Bei Hydroidpolypen und den limicolen Oligochäten, aber auch bei Anthozoen, Bryozoen und Tunicaten sehen wir, wie das gleiche Individuum sich auf ungeschlechtlichem Wege (durch Teilung oder Knospung), aber auch gleichzeitig geschlechtlich (durch Eier und Spermatozoen) fortpflanzen kann, wofür der Süßwasserpolyp ein gutes Beispiel liefert (Fig. 34). Vielfach (bei manchen Anneliden z. B.) ist es so, daß die betreffenden Individuen sich zuerst ungeschlechtlich vermehren, um dann zur geschlechtlichen Fortpflanzung überzugehen. Häufig aber verteilt sich die amphi- und monogenetische Fortpflanzung auf verschiedene Individuen und Generationen, in welchem Fall dann ein Generationswechsel zustande kommt. Infolge der vorher besprochenen verschiedenen Formen der vegetativen und cytogenen Fortpflanzung kann dieser recht verschiedenartig kombiniert sein. In der Hauptsache pflegt man einen progressiven (echten)



Fig. 34. Längsschnitt einer in Knospung und geschlechtlicher Fortpflanzung befindlichen Hydra; fp Fußplatte, kn Knospe, m Mundöffnung, ov Ovarium, t Hoden, te Tentakel.

Generationswechsel als Metagenesis von der Heterogonie oder dem regressiven Generationswechsel zu unterscheiden. Im ersteren Fall handelt es sich um einen Wechsel von monogenetischer und amphigenetischer Fortpflanzung, im letzteren Fall jedoch um einen solchen zwischen zwei Formen der Amphigonie, besonders um die Abwechslung rein geschlechtlicher und parthenogenetischer Generationen, also teilweise um einen Rückbildungsvorgang, d. h. den Ausfall der Befruchtung bei den parthenogenetischen Generationen. Bei der Metagenesis sowohl wie bei der Heterogonie können die Individuen der in verschiedener Weise sich fortpflanzenden Generationen auch in ihrer Gestalt und gesamten Organisation mehr oder weniger beeinflußt werden, wodurch der Unterschied der Generationen auch äußerlich noch mehr hervortritt. Derartiger partheno-

genetischer oder monogenetischer Generationen können mehrere aufeinander folgen, bis sie wieder durch eine aus männlichen und weiblichen Tieren bestehende Geschlechtsgeneration unterbrochen werden; es bildet sich also ein ganzer Generationszyklus (zyklische Fortpflanzung) heraus.

4a) Metagenesis. Metagenesis findet sich bei einer ganzen Anzahl von Tierformen (Coelenteraten, Würmer, Bryozoen und Tunicaten), am ausgeprägtesten jedoch bei der ersten und letzten der genannten Gruppen. Das geeignetste Beispiel zu seiner Erläuterung bleibt dasjenige der Hydroidpolypen, insofern bei ihnen durch die große gestaltliche Differenz eine besonders scharfe Scheidung der Generationen gegeben ist. Daß diese Tiere sich durch Knospung vermehren (Fig. 23) und Stöcke bilden, wurde schon früher mitgeteilt. Doch sind es nicht nur dem Ausgangsindividuum gleich gestaltete Tiere, welche am Stock entstehen, sondern auch solche von recht abweichender Organisation, die sogenannten Medusen, welche die Fähigkeit haben, sich vom Stock abzulösen und ein freies Leben zu führen (Fig. 35). Die Medusen sind die Geschlechts-

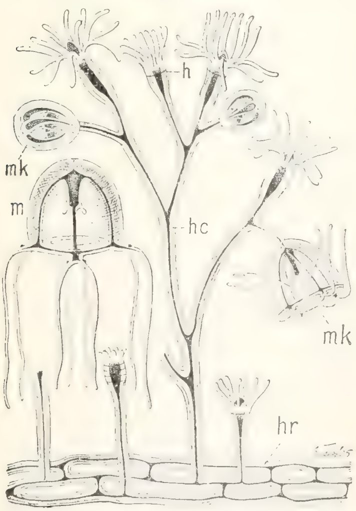


Fig. 35. Hydroidenstöckchen (Bougainvillea); von der Hydrorhiza (hr) ausgehend Hydranthen (h) und Hydrocaulus (hc), an diesem außer den Hydranthen (h Polypen) Medusenknospen (mk) und eine junge frei gewordene Meduse (m). Nach Allmann. Aus Langs vergleichender Anatomie.

tiere, erzeugen also Eier und Spermatozoen; ihren Nachkommen vermögen sie infolge ihres freien Lebens eine bessere Verbreitung zu schaffen. Aus den Eiern der Medusen gehen wimpernde (Planula-)Larven hervor, die sich festsetzen und zu jungen Polypen werden. Dieser bildet durch Knospung das Stöckchen, an welchem nun fortgesetzt Polypen- und Medusenknospen entstehen. Man hat es also mit einem Wechsel von monogenetischen und einer amphigenetischen Generation, also mit einem echten Generationswechsel zu tun, bezüglich dessen nur die Frage nach seiner Entstehung zu beantworten wäre. Es ist wahrscheinlich, daß sie dem Bedürfnis nach einer besseren Verbreitung der Geschlechtsprodukte und der Möglichkeit entsprang, daß einzelne Individuen zur Ablösung vom Stock und damit zu einer freien, anfangs wohl nur kriechenden, später schwimmenden Lebensweise gelangen konnten. Für die letztere wurden sie besonders ausgestattet und nahmen schließlich die auf den ersten Blick so abweichend erscheinende Gestalt und Organisation der Meduse an (Fig. 35), welche sich jedoch auf diejenige der Polypen zurückführen läßt.

Weit weniger ausgeprägt ist der Generationswechsel der ebenfalls stockbildenden Moostierchen; bei ihnen handelt es sich ebenfalls um Knospung, während bei dem Generationswechsel der Scyphomedusen und Ringelwürmer die sogenannte terminale Knospung, d. h. Teilung, den Ausgangspunkt bildet (vgl. die Artikel „Anneliden" und „Coelenteraten"). Bei den Manteltieren kommt sowohl Knospung und Teilung für die Entstehung der ungeschlechtlichen und Geschlechtsgeneration in Betracht; so werden bei den Salpen durch eine Art terminaler Knospung (Teilung) Ketten von Individuen gebildet, welche Genitalorgane besitzen und junge Tiere hervorbringen, die sich ihrerseits wieder auf ungeschlechtlichem Wege vermehren und an ihrem Stolo prolifer die Salpenkette hervorbringen. Bei diesen Tieren wurde übrigens der Generationswechsel von A. v. Chamisso (1819) entdeckt, in seiner allgemeinen Bedeutung aber wurde er erst von Steenstrup (1842) erkannt und im entsprechenden Sinne auf andere Tierformen übertragen.

Wie mit der Teilung und Knospung im allgemeinen, so sind im besonderen mit dem Generationswechsel Erscheinungen einer mehr oder weniger weitgehenden Differenzierung der einzelnen Individuen verbunden und zwar gilt dies sowohl für die Metagenesis wie für die Heterogonie. Von diesen hauptsächlich auf dem Prinzip der Arbeitsteilung beruhenden Erscheinungen ist in den Artikeln „Polymorphismus", „Tierstaaten" und „Tierstöcke" näher die Rede.

4b) Heterogonie. Der Begriff der Heterogonie ist ziemlich weit gefaßt worden;

in der Hauptsache versteht man darunter den Wechsel rein geschlechtlicher (aus Männchen und Weibchen bezw. Hermaphroditen bestehender) und parthenogenesierender Generationen. Vielleicht wäre es erwünscht, den Begriff auf diese Art des Abwechselns der Generationen zu beschränken, doch hat man ihn insofern erweitert, als man ihm auch diejenigen Erscheinungen unterordnete, bei welchen Generationen aufeinanderfolgen, die zwar eine etwas differente Fortpflanzungsweise (hermaphroditische und getrennt geschlechtliche) aufweisen, bei denen jedoch keine Parthenogenese vorkommt. Schließlich rechnete man auch die Fälle zur Heterogonie, bei denen nur noch mehr oder weniger verschieden gestaltete Generationen aufeinanderfolgen, ohne daß überhaupt noch von einer differenten Fortpflanzung die Rede ist, z. B. die Erscheinung des Saisondimorphismus. Von dieser weiteren Fassung der Heterogonie ist in den Artikeln „Descendenztheorie", „Dimorphismus" und „Polymorphismus" die Rede, auf welche derhalb verwiesen sei.

Die in den Entwicklungskreis derselben Tierart gehörigen rein geschlechtlichen und parthenogenetischen Generationen brauchen, abgesehen von den Geschlechtsunterschieden, nur geringe Verschiedenheiten in Gestalt und Organisation zu zeigen. So sind die parthenogenesierenden Weibchen der Rädertiere und Wasserflöhe (Daphniden) von den befruchtungsbedürftigen nicht erheblich unterschieden. Gewöhnlich, wie z. B. bei den Weibchen der parthenogenetischen Generationen mancher Insekten, stellen sich kleinere oder beträchtlichere Veränderungen am Genitalapparat ein, welche vor allem in Vereinfachungen im Hinblick auf das Ausfallen der Begattung bestehen. So besitzen die nur gelegentlich eierlegenden Arbeiterinnen der Bienen bei geringerer Entwickelung der Eierstöcke einen bedeutend vereinfachten Leitungsapparat, welcher das Einführen des Penis gar nicht mehr gestattet, so daß die parthenogenetische Entwickelung ihrer Eier schon dadurch bedingt ist. Bei anderen, wie den Jungfernweibchen der Blattläuse fällt die sonst nach der Begattung das Sperma aufnehmende Samentasche weg usw. Daß solche Unterschiede nicht immer vorhanden zu sein brauchen, ergibt sich aus der schon bei Besprechung der Parthenogenese erwähnten Tatsache, wonach ein und dieselben Weibchen normalerweise oder beim Ausbleiben der Begattung parthenogenetisch sich entwickelnde Eier hervorbringen können.

In anderen Fällen bilden sich außer den Unterschieden des Geschlechtsapparates auch solche der gesamten Organisation und besonders der äußeren Gestalt heraus. Von den vorerwähnten Bienenweibchen sei in dieser Beziehung abgesehen, da bei ihnen vor allen Dingen die Verwendung zu einer besonderen Verrichtung (als Arbeiterinnen im Stock, zum Sammeln der Nahrung, sowie des Arbeitsmaterials, für die Brutpflege usw.) in Betracht kommt, wie es in ähnlicher Weise für die Ameisen, Termiten u. a. gilt. Dagegen finden sich auch unter den Hautflüglern solche, bei denen die Differenzen der Organisation und äußeren Gestalt, besonders durch die Verschiedenheit der Fortpflanzung bedingt sind, wozu dann allerdings noch eine recht verschiedenartige Lebensweise hinzukommen kann. Bekannte Beispiele hierfür bieten die Gallwespen und unter den übrigen Insekten besonders die Blattläuse.

Die Gallwespen sind dadurch sehr bemerkenswert, daß ihre aufeinander folgenden parthenogenetischen und rein geschlechtlichen Generationen äußerlich nicht stark verschieden zu sein brauchen, es aber doch sein können. So sind bei einer im Mai und Juni fliegenden Gallwespe, Spathegaster Taschenbergi, Männchen und Weibchen ebenso geflügelt wie die im Januar und März auftretenden parthenogenetischen Weibchen (als Dryophanta scutellaris bezeichnet). Der Stich der ersteren bringt die bekannten gelbrot gefärbten Galläpfel an der Unterseite der Eichenblätter, derjenige der letzteren die kleineren Gallen an den Adventivknospen der Eichen hervor, da die Blätter zu dieser Zeit noch nicht vorhanden sind. Die darin abgelegten Eier liefern die Spathegaster Taschenbergi, die in den großen Blattgallen enthaltenen Eier dagegen die Dryophanta scutellaris-Generation. — Bei einer anderen Gallwespe, Trigonaspis crustalis besteht die Sommergeneration (Juni) ebenfalls aus geflügelten Männchen und Weibchen (Fig. 36 B u. C), welche die kleinen nierenförmigen reihenweise angeordneten Gallen an den Eichen-

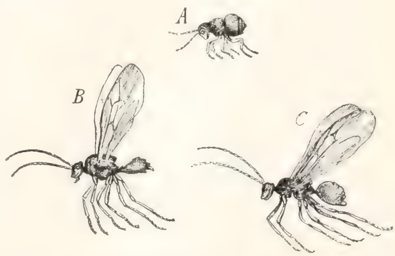


Fig. 36. A Wintergeneration (Biorhiza renum), B und C Sommergeneration, Männchen und Weibchen. Trigonaspis crustalis. Nach H. Adler. Aus Weismanns Deszendenztheorie.

blättern hervorrufen (Fig. 37 B), während die parthenogenetischen Weibchen der Wintergeneration (Dezember, Januar; als Biorhiza renum bezeichnet, Fig. 36 A), die Winterknospen anstechen, um ihre Eier in sie hineinzubringen (Fig. 37 A);



Fig. 37. A die von Biorhiza renum (im Winter) hervorgerufene, B die von Trigonaspis crustalis (im Sommer) erzeugte Galle. Nach H. Adler. Aus Weismanns Deszendenztheorie.

diese mehrkammerigen Gallen sind erbsen- bis kirschengroß. Die parthenogenetischen Weibchen sind im Gegensatz zu den anderen flügellos und von sehr plumper Gestalt (Fig. 36 A). Hier hat also die verschiedenartige Fortpflanzung in Verbindung mit der abweichenden Lebensweise stark verändernd auf die ganze Form und wie wir hinzufügen können, auch auf die innere Organisation eingewirkt; letzteres gibt sich besonders auch an den Apparaten zum Anstechen der zum Hervorrufen der Gallen geeignet gefundenen Pflanzenteile zu erkennen. Entsprechend der verschiedenen Struktur der Blätter und Knospen zeigen auch die Legestachel der betreffenden Gallwespen-Weibchen ziemliche Abweichungen im Bau, zumal auch im Hinblick auf ihre Lage und der Stärke ihrer ganzen Ausbildung.

Noch weiter gehende Verschiedenheiten finden sich bei den Blattläusen, bei denen ebenfalls infolge der Heterogonie und der damit verbundenen verschiedenartigen Lebensweise der einzelnen Generationen Flügellosigkeit und eine ziemlich bedeutende Umgestaltung des Körpers stattfindet. Zur Erläuterung dafür sei das bekannte Beispiel der Reblaus (Phylloxera vastatrix) gewählt. Diese war von Haus aus wie andere Verwandte ein mit vier Flügeln versehenes Insekt, welches am Weinstock lebte und sich von dem mit Hilfe seines Rüssels den Blättern entnommenen Saft nährte (Fig. 38 D). Wie andere Pflanzenläuse findet die Reblaus an ihrer Futterpflanze sehr günstige Ernährungsbedingungen und diesem Umstand dürfte es hauptsächlich zuzuschreiben sein, daß bei ihr eine große Anzahl Generationen rasch aufeinander folgt, deren Individuen zahlreiche Eier hervorbringen und sich in ihrer Gestalt beträchtlich voneinander unterscheiden. Aus den an der Rinde des Weinstocks abgelegten, überwinternden Dauereiern (Fig. 38 A) geht im Frühjahr eine Generation flügelloser Weibchen (sogenannter Ammen, Fig. 38 B) hervor, die ebenso

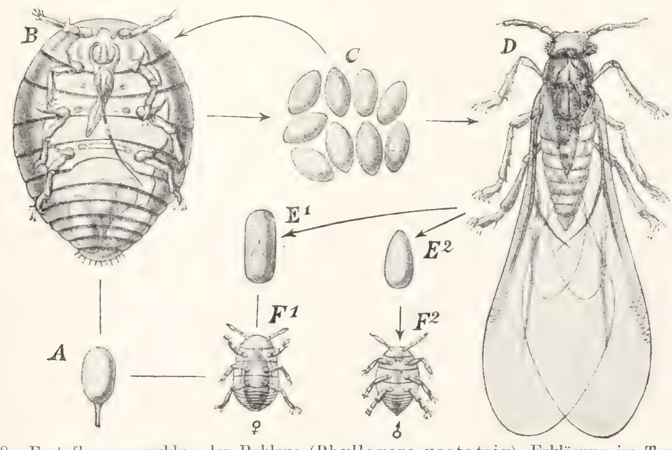


Fig. 38. Fortpflanzungszyklus der Reblaus (Phylloxera vastatrix), Erklärung im Text. Aus Weismanns Vorträgen über Deszendenztheorie.

wie die auf sie folgenden Generationen parthenogenetisieren und sich vom Saft oberirdischer Teile des Weinstocks ernähren. Weitere parthenogenetische, ebenfalls flügellose, aber in der Gestalt und Organisation etwas modifizierte Generationen leben unterirdisch und bringen an den Wurzeln des Weinstocks die bekannten knolligen Anschwellungen hervor. Gegen Ende des Sommers entwickelt sich aus den Eiern dieser Weibchen geflügelte Weibchen (Fig. 38 C bis D), welche für die Verbreitung auf andere Stöcke zu sorgen haben und wieder auf parthenogenetischem Wege (als sogenannte Sexupare) größere und kleinere Eier an die Unterseite der Blätter ablegen. Aus diesen entstehen dann die sehr kleinen, in Größe etwas differenten Weibchen und Männchen (Fig. 38 E, F), welche beide flügellos sind, des Stechrüssels entbehren und einen verkümmerten Darm haben, so daß ihnen nur ein kurzes Leben beschieden ist. Sie begatten sich alsbald und die Weibchen legen ein einziges Ei (Fig. 38 A) unter die Rindenschuppen des Weinstockes ab; das überwinternde Ei, von welchem vorher ausgegangen wurde.

Im Fall der Blattläuse ist die Veränderung der Körperorganisation in den einzelnen Generationen eine recht weitgehende, doch kann sie eine noch beträchtlichere werden, wenn ein Vergleich in dieser Beziehung zwischen ganz verschiedenartigen Tierformen überhaupt gestattet ist. Wir denken dabei an den sehr komplizierten Entwickelungszyklus der Trematoden, bei welchen die einzelnen Generationen unter Mitwirkung der parasitischen Lebensweise eine so starke Abänderung erfahren, daß sie nur noch schwierig untereinander vergleichbar sind (vgl. den Artikel „Polymorphismus", Fig. 7). In ihren Keimschläuchen (Sporocysten und Redien), den „Ammen" der neuen Generationen, erfolgt deren Bildung aus Zellengruppen der Wand (Keimballen) auf eine recht eigenartige Weise, so daß man lange zweifelhaft war, ob man es nicht mit einer inneren Knospung zu tun habe. Im letzteren Falle wäre diese Fortpflanzungsart nicht der Heterogonie, sondern der Metagenesis zuzurechnen, jedoch ließen neuere Untersuchungen mit steigender Bestimmtheit erkennen, daß jene Keimballen von Einzelzellen herrührten und diese gewiß als parthenogenetische Eier anzusehen seien (Reuß, Roßbach, Cary). Diese Annahme wurde durch die Feststellung von Reifungsteilungen an den durch Teilung (Furchung) die Keimballen liefernden Zellen zu größerer Sicherheit erhoben (Cary). Die Fortpflanzung erscheint somit als Pädogenesis, wenn man annimmt, daß die Individuen der nicht geschlechtlichen Generationen auf einer niederen Entwickelungsstufe zur Fortpflanzung gelangten und in Anpassung an ihre parasitische Lebensweise eine von der Ausbildung der Geschlechtstiere so abweichende Organisation annahmen, wie wir sie von den Redien und Sporocysten kennen (vgl. den Artikel „Polymorphismus", Fig. 7).

Die Keimballen der Trematoden erinnern sehr an die Keimmasse in den Gemmulis der Schwämme und in den Statoblasten der Bryozoen, von denen die letzteren sicher, die ersteren möglicherweise, auf eine verhältnismäßig geringe Anzahl von Zellen zurückzuführen sind. Die Vermutung, daß man es auch bei ihnen in letzter Instanz mit einer Entwicklung parthenogenetischer Eier zu tun habe, wurde verschiedentlich ausgesprochen, konnte jedoch bis jetzt nicht erwiesen werden. Wie erwähnt, geschah dies lange Zeit auch für die Keimballen der Trematoden und konnte durch die neueren Befunde zu einer gewissen Sicherheit erhoben werden.

Die zur Erläuterung der Heterogonie beigebrachten Beispiele erscheinen insofern von besonderem Interesse, als sie zeigen, wie mit der Einführung der Parthenogenese die Produktion von Nachkommen erheblich gesteigert wird. Unter dem Einfluß besonders günstiger Ernährungsbedingungen folgen bei den Cladoceren, Rädertieren, Blattläusen und Distomeen die parthenogenetischen Generationen sehr rasch aufeinander und produzieren eine große Menge von Eiern bezw. Jungen. Stets aber folgt auf eine größere oder geringere Anzahl von parthenogenetischen Generationen wieder eine Geschlechtsgeneration, wie dies in ganz entsprechender Weise auch für die Monogonie gilt. Bei ihr dient die ungeschlechtliche Fortpflanzung ähnlich wie bei der Heterogonie einer besseren Ausnutzung der gegebenen Lebensverhältnisse; dies tritt zumal bei den stockbildenden Tieren (Hydroidpolypen, Korallen, Moostierchen) deutlich hervor. Hier kann sich die ungeschlechtliche Vermehrung lange Zeit fortsetzen, um zur Ausgestaltung der zuweilen höchst individuenreichen Stöcke zu führen, aber auch bei freilebenden Tieren, wie z. B. den Ringelwürmern (Chaetogaster) können zahlreiche, bis zu 45 monogenetische Generationen aufeinanderfolgen; so steigert sich bei den Blattläusen die Zahl der parthenogenetischen Generationen bis auf zehn und mehr. Noch höher wird sie gewiß bei solchen Tieren, bei denen man, wie bei gewissen Muschelkrebsen (Cypris reptans) durch lange Zeiträume ausschließlich parthenogenetische Weibchen findet. Abgesehen von einigen Ausnahmen, welche sich aber schließlich gewiß noch in die allgemein geltende Regel einfügen werden, kehrt die Spezies, ob es sich nun um ein mehrzelliges oder um ein mit Amphigonie begabtes einzelliges Tier handelt, nach einer Reihe von ungeschlechtlichen Generationen wieder

zur geschlechtlichen Fortpflanzung zurück. Die bei ihr in der Befruchtung durch Plasma und Kernverschmelzung erfolgende Vermischung der Eigenschaften zweier Individuen (Amphimixis), möge sie nun eine Auffrischung, Verjüngung oder was sonst bedeuten, ist jedenfalls von größter Bedeutung für die Erhaltung der Art, sonst würde ihr nicht eine so weite Verbreitung bei den allermeisten Tierformen (Metazoen und auch Protozoen) zukommen.

Literatur. **H. Adler,** *Generationswechsel der Gallwespen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd.* 35, *1881.* — **F. Braem,** *Zur Entwickelungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd.* 57, *1893.* — **Derselbe,** *Ueber die Knospung mehrschichtiger Tiere usw. Biol. Centralbl. Bd.* 14, *1894.* — **Derselbe,** *Die Knospung der Margeliden, ein Bindeglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Ebenda. Bd.* 28, *1908.* — **O. Bütschli,** *Protozoen in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig 1880 bis 1887.* — **G. N. Calkins,** *Studies on the Life-history of Protozoa (Life cycle of Paramaecium caudatum). Arch. Entw.-Mech., Bd.* 15, *1903 und Journ. Exper. Zoology, Vol.* 1, *1904.* — **L. R. Cary,** *The life history of Diplodiscus temporatus usw. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd.* 28, *1910.* — **C. M. Child,** *Die physiologische Isolation von Teilen des Organismus als Auslösungsfaktor der Bildung neuer Lebewesen und der Restitution. Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmechanik, Heft* 11, *1911.* — **Derselbe,** *A study of senescence and rejurenescence based on experiments with Planaria. Arch. f. Entw.-Mech., Bd.* 31, *1911.* — **Derselbe,** *The regulatery processes in organisms. Journ. Morph., Vol.* 22, *1911.* — **Derselbe,** *The process of reproduction in organisms. Biol. Bull., Vol.* 23, *Juni 1912 (erst während des Druckes erschienen und daher nicht mehr zu berücksichtigen).* — **C. Chun,** *Coelenteraten. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig 1889 bis 1895.* — **Derselbe,** *Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Festschrift für Leuckart. Leipzig 1892.* — **Derselbe,** *Die Knospungsgesetze der proliferierenden Medusen. Bibl. Zool.* 19, *1895.* — **Ch. Darwin,** *A Monograph of the subclass Cirripedia. London 1851 bis 1854.* — **F. Doflein,** *Lehrbuch der Protozoenkunde. III. Aufl. Jena 1911.* — **M. Fernandez,** *Beiträge zur Embryologie der Gürteltiere. Morphol. Jahrb., Bd.* 39, *1909.* — **E. Godlewsky,** *Physiologie der Zeugung in Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd.* 3, *1912 (während der Korrektur dieses Artikels erschienen und daher leider nicht mehr zu berücksichtigen).* — **O. v. Grimm,** *Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung und Entwickelung der Arthropoden. Mém. Acad. Sc. St. Petersburg, Vol.* 17, *1872.* — **M. Hartmann,** *Die Fortpflanzungsweisen der Organismen. Biol. Centralbl. Bd.* 24, *1904.* — **Derselbe,** *Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden. Acad. Roy. Belg. (4) t.* 1, *1906.* — **Derselbe,** *Tod und Fortpflanzung. München 1906.* — **Derselbe,** *Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Jena 1909.* — **M. Hartmann und Kisskalt,** *Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. II. Aufl. Jena 1910.* — **E. Hérouard,** *Existence chez le scyphostome. Compt. rend. de l'Acad. Paris, Febr. 1909.* — **Derselbe,** *Histoire du cyste pédieux de Chrysaora et sa signification. Arch. Zool. exp. gén. (5) t.* 10, *1912.* — **O. Hertwig,** *Allgemeine Biologie. 4. Aufl. Jena 1912.* — **R. Hertwig,** *Ueber die Konjugation der Infusorien. Abhandl. K. Bayr. Akad. Wiss. Bd.* 17. *München 1889.* — **Derselbe,** *Ueber Befruchtung und Konjugation. Verhandl. d. Zool. Ges. Leipzig 1892.* — **Derselbe,** *Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung. Sitzber. Ges. Morph. Phys. Bd.* 15. *München 1899.* — **Derselbe,** *Ueber das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. Zool. Ges. Leipzig 1905.* — **Derselbe,** *Ueber die Ursache des Todes. Allg. Zeitung, München, 12. u. 13. Dez. 1906.* — **R. Hesse,** *Der Tierkörper als selbständiger Organismus in Hesse-Doflein: Tierbau und Tierleben. Leipzig-Berlin 1910.* — **W. Kahle,** *Die Pädogenesis der Cecidomyiden. Zoologica 55, 1908.* — **J. v. Kennel,** *Ueber Teilung und Knospung der Tiere. Dorpat (Universitäts-Festrede) 1888.* — **N. Kleinenberg,** *Development of the earth worm L. trapezoides. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol.* 19, *1879.* — **E. Korschelt,** *Ueber Ophryotrocha puerilis usw. Zeitschrift für wiss. Zool. Bd.* 57, *1893.* — **Korschelt und Heider,** *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte, II. Aufl., Allg. Teil, V. Jena 1910.* — **A. Lang,** *Ueber den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere und über deu Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung und Knospung. Jena 1888.* — **Derselbe,** *Protozoen im Lehrbuch der vergleichenden Anatomie II. Aufl. II. Jena 1901.* — **R. Leuckart,** *Zeugung in Wagners Handwörterbuch der Physiologie, Bd.* 4. *Braunschweig 1853.* — **Derselbe,** *Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenese bei den Insekten. 1858.* — **Derselbe,** *Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyidenlarven. Arch. f. Naturgesch., Bd.* 31, *1865.* — **T. Marchal,** *Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites etc. Arch. Zool. esp. gén. Sér. 4, t.* 2, *1904.* — **E. Maupas,** *Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés. Arch. Zool. expér. gén. (2), Vol.* 6 *und* 7, *1888 und 1889.* — **W. Müller,** *Beobachtungen an pädogenetischen Miastorlarven. Zool. Anzeiger, Bd.* 39, *1912.* — **E. Neresheimer,** *Die Mesozoen. Zool. Centr.-Bl. Bd.* 15, *1908.* — **H. Reufs,** *Beobachtungen an der Sporocyste und Cercarie des Distonum duplicatum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd.* 74, *1903.* — **E. Rofsbach,** *Beiträge zur Anatomie und Entwickelung der Redien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd.* 84, *1906.* — **F. Schaudinn,** *Untersuchungen über den Generationswechsel bei den Coccidien. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd.* 13, *1900.* — **Derselbe,** *Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldi. Abh. K. Preuß. Ak. Wiss. Berlin 1899.* — **Derselbe,** *Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verhandl. d. Zool. Ges. Leipzig 1905.* — **E. Sekera,** *Selbstbefruchtung bei Rhabdocölen. Zool. Anz. Bd.* 30, *1906.* — **Th. v. Siebold,** *Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig 1871.* — **J. Steenstrup,** *Ueber den*

Generationswechsel. Kopenhagen 1842. — **F. v. Wagner**, *Die ungeschlechtliche Fortpflanzung von Microstoma. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd.* 4, *1890.*

E. Korschelt.

Fossile Hominiden.

A. Begriff und Bedeutung der fossilen Hominiden. B. Die Funde. I. Fundberichte über die wichtigsten Skelettreste. 1. Pithecanthropus und neandertaloider Formenkreis. 2. Sogenannte Uebergangsformen. 3. Aurignac, Cro-Magnon und andere Sapiensformen. II. Morphologie. 1. Pithecanthropus und neandertaloider Formenkreis. a) Anatomie. b) Zoologische Stellung. 2. Die Sapiensformen. 3. Zeitliches und genetisches Verhältnis der einzelnen Formen. 4. Anhang: Die amerikanischen Funde.

A. Begriff und Bedeutung der fossilen Hominiden.

Als „Hominiden“ kann man innerhalb der Primaten die heute lebende Kollektivspecies Homo und alle die fossilen Formen zusammenfassen, die zu jener in nächster genealogischer oder morphologischer Beziehung stehen. Der Begriff Hominiden ist also kein streng systematischer wie die Species- oder Genus- etc. Begriffe, sondern empfiehlt sich aus praktischen Gründen als Sammelbegriff für uns besonders interessierende Formen. Er umfaßt also mit dem heutigen Menschen in all seinen sich näher oder ferner stehenden Varianten einmal deren unmittelbare und nächste fossile Vorfahrenstufen, schließt aber weiter zurückliegende aus; also würden Formen, die auf der Organisationsstufe von Halbaffen oder Affen, auch Anthropoiden (natürlich mutatis mutandis) stehen, nicht mehr mit hereingehören, wohl aber Formen, die etwa zwischen typischen Affen und Mensch (morphologisch) stünden, auch mehrere n a c h einander folgende Stufen. Aber andererseits müßte man Formen, die kurz gesagt zum heutigen Menschen im Vettern- oder Onkelverhältnis stünden, wenn seit der Trennung ihrer und der menschlichen Entwickelungsbahn beide Formen sich nur relativ wenig verändert haben, mit hereinzählen zu den Hominiden, auch sie stehen uns genealogisch und morphologisch recht nahe. Im Einzelfall wird sich ja auch eine Entscheidung über das wirkliche genealogische Verhältnis sehr oft gar nicht fällen lassen und nur die morphologische Aehnlichkeit muß uns leiten. Daß dadurch der Begriff etwas Unsicheres bekommt, daß man die Hominidengruppe weiter und enger fassen kann, schadet nichts, man muß das in Kauf nehmen. Es muß jedem systematischen Einteilungsversuch, der fossile Formen mit umfaßt, diese Unsicherheit anhaften. Eine Grenze des Begriffes Mensch kann es zeitlich, nach abwärts — die allmähliche, durch Variation-Selektion oder Mutation bewirkte Entstehung hier als selbstverständlich vorausgesetzt — überhaupt nicht geben. Die spezifisch menschlichen Merkmale sind unter keinen Umständen alle auf einmal dagewesen, sondern einzeln entstanden. Wieviele Merkmale man nun als vorhanden verlangen will, um die Form „Mensch“ zu nennen, oder aber erst „Uebergangsform“, oder „Vormensch“ oder „Urmensch“ usw. ist lediglich Willkür. Manche Form dürfte einige solche Merkmale erlangt haben, dann stehen geblieben und ausgestorben sein, oder nach anderer „tierischer“ Richtung sich weiter entwickelt und damit jene fast menschlichen Merkmale wieder verdeckt, abgeändert oder verloren haben.

Wie weit man da mit der Benennung Homines, ja Hominidae geht, ist ganz dem einzelnen überlassen. M o r p h o l o g i s c h uns nahestehende Formen müssen wir also als Hominiden zusammenfassen; mit der Zurechnung einer Form dazu ist also noch nicht gesagt, daß sie in unsere direkte Ahnenbahn gehören muß, sondern nur es tun kann oder aber dieser Bahn und unserem heutigen Standpunkt auf ihr nahesteht.

Aus all dem ergibt sich ferner, daß eine Einteilung der Hominiden in Genera, Species usw. keine wirklich systematische sein k a n n. Die gegenseitige Stellung der tatsächlich gefundenen Formen k a n n nicht nur, sondern m u ß stets strittig sein, da wir aus der direkten und aus unbekannt vielen seitlichen Entwickelungsbahnen nur ganz zufällig aus der verschiedensten phyletischen Entwickelungszeit ausgewählte unvollständige Einzelfunde haben. Es handelt sich bei den uns interessierenden Funden um wurzelnahe, noch nicht stark differenzierte Formen. Sie m ü s s e n Merkmale vereinen, die den später stark different gewordenen rezenten Formen einzeln zukommen, die also sozusagen ausgeteilt, ungleich weitergeerbt worden sind; sie werden meistens auch Merkmale haben, die keine von den heutigen Formen ganz so noch besitzt. Man muß sich nicht wundern, daß urteilsfähigste Fachleute über die Frage, ob ein fossiler Schädelrest ein Vorfahr heutiger Affen, ein richtiger Affe oder ein Vorfahr heutiger Menschen oder ein richtiger Mensch war, geradezu entgegengesetzte Meinungen haben; das k a n n gar nicht anders sein, diese Entscheidungen sind in einzelnen Fällen schlechterdings überhaupt nicht zu treffen, es sind wurzelnahe, generalisierte Formen, die zugleich zu a l l e n lebenden und vielen fossilen Anthropoiden u n d Hominiden genealogische Beziehungen haben. In anderen Fällen freilich hat nicht diese Natur

der betreffenden Fossilien, sondern mangelhafte Untersuchung oder Vorurteil das schiefe Urteil hervorgerufen (s. Neandertalfund). Wenn man also eine Einteilung in Form systematischer Kategorien vornimmt, so kann damit nur eine kurze und übersichtliche Darstellung beabsichtigt sein, wie man sich einzelne Formen etwas näher, andere etwas voneinander ferner vorstellt; zugleich orientiert solche „Systematik" rasch über die vorhandenen Formen. Nur so sei das folgende Schema aufgefaßt.

Die Benennung der Hominiden ist eine recht unübersichtliche. Schon die lebenden werden ganz verschieden benannt. Meist faßt man alle lebenden menschlichen und einige fossile Varianten als Homo sapiens zusammen und nimmt Unterarten, Variationen usw. an. Sergi schlägt (vgl. den Artikel „Rassen und Rassenbildung" Bd. VIII S. 96) vor, den Namen Homo fallen zu lassen, die verschiedenen „Species" des heutigen Menschen, die er annimmt, mit neuen Namen zu bezeichnen — er wird keine Anhänger finden. Man wird mit dem Namen Homo sapiens (so unpraktisch er ist) rechnen müssen, als Bezeichnung für die Kollektivgruppe des heute lebenden Menschen und einiger fossiler Funde, die ihm sicher zugehören, deren Unterschiede gegen rezente geringer sind als die der einzelnen rezenten Varianten unter sich. Die neueste Einteilung und zugleich eine ausführliche Darstellung über das Wesen der „Kollektivspecies" Mensch gibt Giuffrida-Ruggeri (1913). — Die fossilen Formen wurden zum Teil je von ihrem Entdecker oder ersten Beschreiber benannt, und man darf wohl nach den allgemeinen Grundsätzen der Biologen diesen Namen nicht einfach absetzen und gegen einen neuen eintauschen, auch dann nicht, wenn er hätte geschickter gewählt sein können. So wenig wie Bos primigenius bedeuten soll, daß das das allererste Rind war, so wenig wird der Name Homo primigenius zu streichen sein, wenn man heute eine noch ältere Menschenform kennt. Nur dann sind (genau wie in Zoologie und Botanik) Namen, die neuen Funden beigelegt sind, zu tilgen, wenn die Benennung in der Meinung gegeben war, es handle sich um eine neue Form, während sich nahher ihre volle Zugehörigkeit zu einer schon bekannten und benannten ergibt. — All das ist dem Zoologen ganz selbstverständlich, in der Anthropologie aber leider noch nicht!

Endlich sind in jüngster Zeit Einzelfunde fossiler Hominiden als solche benannt worden und zwar mit binären lateinischen Namen; wie Klaatsch (1909) sagt, entsprang es „lediglich dem Wunsche nach einem knappen Ausdruck zur Identifizierung des neuen Fundes". Er hat mit vollem Recht darauf hingewiesen, daß der Fundplatz den besten und sichersten Anhaltspunkt für die Benennung abgibt, daß jede voreilige Terminusbildung zu vermeiden ist. Aber die rein lateinische Bezeichnung mit Homo und einem dazu gefügten Adjektivwort wird immer zu Mißverständnis führen (was übrigens Klaatsch selber zugibt, aber doch mit in Kauf nehmen will). Die Bezeichnung Homo mousteriensis Hauseri, Homo aurignacensis erscheint dem Anthropologen und Zoologen unzulässig; gegen die französische Benennung l'homme de La Chapelle ist natürlich nichts einzuwenden, er bezeichnet genau das „Individuum", den Einzelfund.

Eine Einteilung der fossilen Hominiden (im oben festgestellten Sinn) muß wohl folgende Formen umfassen:

Hominidae:

1. Pithecanthropi
   Pithecanthropus erectus (nur fossil).
2. Homines.
   Homo heidelbergensis (nur fossil).
   Homo primigenius s. neandertalensis (nur fossil).
   Homo sapiens (fossil und rezent).

Dazu ist zu bemerken, daß nach der oben gegebenen Definition selbstverständlich alle schon als „Anthropoiden" charakterisierbaren fossilen Primaten weggelassen wurden (also z. B. Dryopithecus usw.). Aber auch die sehr wahrscheinlich ebendahin gehörigen Zahnfunde, die sogenannten „menschenähnlichen Zähne" aus den Bohnerzen der schwäbischen Alb sind nicht zu den Hominiden gezählt; sie dürften die den Hominiden nächsten Primatenreste darstellen, die wir kennen (s. Branco, Jahrbuch des Vereins für vaterländische Naturkunde von Württemberg, 54, 1898). Endlich ist Homo sapiens auch schon zu den fossilen Hominiden gerechnet, weil Funde fossil (diluvial) vorkommen, die wohl unstreitig zu seinem engsten Formenkreis gehören. — Irrtümlich als besondere Hominidenformen gedeutete und benannte, aber dann als einfache Sapiensformen erwiesene Funde sind hier nicht aufgeführt, wohl aber unten erörtert.

Schließlich soll noch auf die außerordentliche theoretische Bedeutung der fossilen Hominiden hingewiesen werden. Mehr und genauer als alle Folgerungen, die wir aus der vergleichenden Anatomie der lebenden Formen ziehen können, lehren uns vom Bau der Vorfahren des Menschen — wenigstens über das Skelett — die erhaltenen Fossilien. Wenn uns unendlich viele Erfahrungen der Anatomie, Embryologie, vergleichenden Anatomie, Tierpaläontologie usw. untrüglich beweisen, daß der Mensch von primatoiden Vorfahren aus allmählich geworden ist — vgl. den Artikel

„Anthropogenese", Bd. I, S. 372 — so können uns nur die fossilen Hominiden zeigen, wo, wann, wie schnell und über welche Etappen diese Menschwerdung stattfand. Die gewaltige Zunahme von Funden fossiler Hominidenreste in den letzten Jahren haben unser Wissen über all diese Dinge ganz bedeutend erweitert, allerdings auch eine Menge neuer Probleme und neuer ungelöster Fragen aufgeworfen. Wir dürfen mit Sicherheit neue Funde im Laufe der kommenden Jahre erwarten (ihre Zahl nahm, wie die Fundjahre unten zeigen, einfach erstaunlich zu), sie werden sicher auch viele Fragen definitiv lösen. Noch ganz ohne hominide Fossilfunde ist Afrika und Asien, Amerika hat vielleicht solche, die zum rezenten Formenkreis gehören (s. u.), die eigentliche Südsee und Australien gar keine, das Sundaarchipel einen — außer diesem stammt also alles Material aus europäischem Boden.

Mit der Schilderung dieses Materiales soll nun so vorgegangen werden, daß zunächst je die Fundberichte gegeben werden und dann eine zusammenfassende Morphologie folgt, wobei die sicher als Sapiens-Formen anzusprechenden Funde von den anderen (lediglich aus praktischen Gründen) getrennt werden.

B. Die Funde.

I. Fundberichte über die wichtigsten Skelettreste.

1. Pithecanthropus und neandertaloider Formenkreis.

Pithecanthropus erectus.

Im Jahre 1891 entdeckte der holländische Militärarzt Eugen Dubois, der auf Java eine Ausgrabung nach Fossilien unternahm, sogar mit der ausgesprochenen Hoffnung vormenschliche Reste zu finden, die Knochenreste, die er Pithecanthropus erectus, aufrechtgehender Affenmensch, nannte. Der Fundort liegt bei Trinil, am Bengawanflusse, auf Mitteljava (eine kleine Denktafel gibt heute die Stelle an). Bei den Grabungen fand Dubois neben vielen Knochen von Säugetieren, die der sogenannten Sivalikfauna Indiens entsprechen (Hirsch, Büffel, Rhinozeros, Katze usw.) zunächst einen Backzahn, den er für den eines großen Affen hielt. Das Gestein wurde sehr vorsichtig abgetragen und bald kam in etwa 1 m Entfernung vom Zahn ein Schädeldach zutage. Erst nach Ablauf der nächsten Regenzeit konnte weitergegraben werden und da entdeckte man in genau derselben Schicht, in derselben Art der Einlagerung und Erhaltung etwa 15 m neben der Fundstelle des Schädels ein linkes Femur und einen zweiten Backzahn. (Dubois 1894.) Die geologischen Verhältnisse sind folgende: Unter einer sich mehrfach gliedernden etwa 15 m mächtigen Tuffsandsteinschicht, den eigentlichen „Kendengschichten" liegt eine Lage von 1 m Dicke, aus Sandsteinlapilli und lockerem grobem Tuffsandstein bestehend, in dieser lagen die Pithecanthropusreste. Darunter kommt eine blaugraue harte Tonschicht und darunter marine Breccie. Man hielt das Ganze für ziemlich sicher jungtertiär, spätpliocän (Dubois u. A.). Inzwischen sind die Schichten von Fachgeologen mehrfach untersucht worden, und ihr Alter dürfte sicherstehen als diluvial (Volz 1907). Wie Elbert (1908) nach eigenen Untersuchungen ausführt, kann man in den betreffenden geologischen Schichten Javas eine Dreigliederung des Diluviums nachweisen, kann zeigen (Pflanzenreste), daß mächtige Perioden von Temperaturerniedrigung, Pluvialperioden — unseren Eiszeiten entsprechend — stattgefunden haben. Die Kendengschichten entsprechen der älteren Pluvialzeit, sie sind altdiluvial samt dem darin gefundenen Pithecanthropus.

Der Pithecanthropusfund liegt also in den untersten Diluvialschichten, reicht nicht ins Tertiär hinein.

Die gefundenen Reste sind folgende: (Fig. 1 bis 3.) Vom Schädel ist nur das Dach erhalten, vorn noch die Glabella, hinten das Inion, nicht aber das Opistion ein-

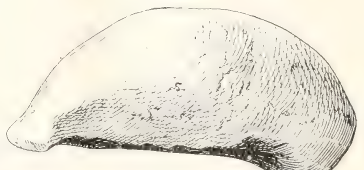


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

Fig. 1 und 2. Schädeldach von Pithecanthropus erectus (Java). Nach Dubois (1894).
Fig. 3. Femur von Pithecanthropus erectus. Nach Dubois (1894).

schließend. Seitwärts sind vorn die Augendächer erhalten, ihre äußeren Winkel aber, besonders rechts verletzt. Die Oberfläche ist zum Teil etwas angegriffen, die Innenseite durch festanhaftende Kalkausfüllung zunächst unzugänglich (am Original ist diese Ausfüllung jetzt entfernt). Dazu kommen zwei obere Backenzähne, die gut erhalten sind.

Im Verhältnis sehr gut erhalten ist der Oberschenkel, nur ganz unbedeutende Verletzungen sind am unteren Ende, sonst ist er ganz intakt. Er zeigt an der Hinter- und Innenseite im oberen Drittel, unterhalb des Trochanter minor eine rauhe, zackige, unregelmäßige Knochenwucherung, die offenbar einen krankhaften Befund darstellt, ihr Ursprung ist nicht ganz klar.

Während dieses Oberschenkelbein fast ganz an rein menschliche Form erinnert, gemahnt der Schädel zunächst (s. u.!) am meisten an den eines Affen, von allen bekannten Formen sich aber durch seine Größe abhebend. So ist es auf den ersten Blick klar, daß es sich um einen ganz besonders bedeutsamen Fund handelt, ja, es ist einer der interessantesten Funde aller Fossilien überhaupt (seine morphologischen Eigenschaften und deren Bedeutung werden unten erörtert).

Selbstverständlich hat der Fund damals gewaltiges Aufsehen erregt, zu den widersprechendsten Deutungen und Folgerungen veranlaßt und eine große Flut von Publikationen hervorgerufen. Dubois (1894) hat ihn zunächst selber publiziert, dann in mehreren Vorträgen erörtert und seine Angaben erweitert.

Zahllose Autoren haben Stellung genommen und verfochten und verfechten heute noch entgegengesetzte Ansichten. Eine Anzahl Autoren, R. Virchow, Kollmann, Ranke, Klaatsch u. a. halten das Fossil für einen großen Affen, andere für einen Menschen, andere für eine Uebergangsform. Die exakteste anatomische Charakterisierung des Schädeldaches gab Schwalbe (1899; s. dort auch Literatur). — Gipsabgüsse des Schädels sind leicht zu erhalten, von Femur und Zähnen existieren nur Abbildungen. — Die Originale liegen in Haarlem (?) und sind unzugänglich! Im Anschluß an diesen Fundbericht soll kurz erwähnt werden, daß 1907/08 die Witwe des Zoologen E. Selenka von einer eigens des Pithecanthropus wegen unternommenen Expedition in Java einen menschlichen unteren linken Molar mitbrachte. Der Fund wurde im Geröll des Sondebaches, etwa 3,5 km westlich von Trinil, gemacht. Ueber das Alter ist also geologisch nichts auszusagen. Nach der Beschaffenheit: tadellose Erhaltung des Schmelzes und gänzliche Umwandlung des Zahnbeins in eine braune erdige Masse nehmen Walkhoff u. A. an, daß es sich mit größter Wahrscheinlichkeit um ein pliocänes Fossil handle. Sicherheit ist nicht zu gewinnen (s. Selenka und Blanckenhorn 1911).

Endlich soll Dubois noch ein Stück eines sehr primitiv aussehenden Unterkiefers aus dem Kendenggebirge besitzen, das bisher verborgen gehalten wird!! (siehe Carthaus, Zeitschrift für Ethnologie 1910, S. 353 und zum Vergleich Klaatsch, Zeitschrift für Ethnologie 1903, S. 97, Anmerkung).

Homo heidelbergensis.

Der älteste sichere Menschenfund ist der Unterkiefer von Mauer bei Heidelberg. Wir verdanken ihn Otto Schoetensack, der ihn in einer ausgezeichnet schönen Publikation vorlegt (1908). Etwa 10 km südöstlich von Heidelberg, 6 km südlich von Neckargemünd sind beim Dorfe „Mauer“ am Flüßchen Elsenz seit längeren Dezennien die „Sande von Mauer“ bekannt, die eine Menge Fossilien ergaben. Veranlaßt durch gewisse Parallelen mit dem Taubacher Fundort (s. u.) hat Schoetensack seit etwa 20 Jahren die

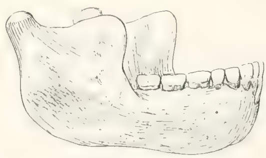


Fig. 4. Unterkiefer des Homo Heidelbergensis. Nach Schoetensack (1908)

Schichten dauernd kontrolliert. Sie dienen der Sandgewinnung, seit ca. 30 Jahren wird die Sandbank bis zu 25 m tief abgegraben. Der Besitzer und Unternehmer, Herr J. Rösch, wurde von Schoetensack dauernd auf die Möglichkeit eines Menschenfundes hingewiesen — der 21. Oktober 1907 lohnte die beiderseitige Ausdauer. Beim Graben fand ein alter Arbeiter — vor Zeugen — den Unterkiefer, am folgenden Tag nahm Schoetensack ein behördliches Protokoll auf.

Die Schichten sind folgende:

Oben liegt eine Lößdecke, 5,7 m jüngerer Löß, 5,2 m älterer Löß. Dann folgt eine ca. 20 m mächtige Sandschicht, in sich durch verschiedene Beschaffenheit des Kornes, Geröllgehalt usw. deutlich geschichtet. Etwa 90 cm über der Sohle lag der Unterkiefer, der also aus der unberührten Schicht durch Abbau von der Seite her zutage kam. Diese Schichten sind außerordentlich genau und seit langem (also sozusagen sine ira et studio) untersucht und bekannt. Es handelt sich um fluviatile Ablagerungen durch den Neckar, die durch außerordentlich zahlreiche

Fossilien als spätestes Pliocän und Uebergang zum Diluvium bestimmt sind. In denselben Schichten bei Mauer, aus denen der Kiefer stammt, fand man u. a. Felis leo fossilis = Felis spelaea, Ursus arvernensis und Deningeri, Cervus latifrons und elaphus, einen Bison (von Priscus etwas abweichend), Equus den Formen Stenonis und Taubach nahestehend, und sie vermittelnd, Rhinoceros etruscus, Elephas antiquus usw., dazu zahlreiche Conchylien. Es sind also diluviale und oberpliocäne Formen, die betreffenden Schichten sind unter das Diluvium, in den Uebergang zum Oberpliocän zu setzen — es ist also der älteste menschliche Rest hier zutage gekommen, dessen Lagerung so sicher feststeht wie nur die von irgendeinem Fossil. Schoetensack nannte die Form Homo heidelbergensis, sie soll unten morphologisch geschildert werden, sie ist auch nach dieser Richtung die älteste, die Sonderbenennung erscheint voll berechtigt.

Leider ist es nur ein Unterkiefer, der zutage kam, allerdings ganz vorzüglich erhalten. Beim Herausnehmen ist der Kiefer in 2 Stücke zerbrochen, die aber tadellos aneinanderpassen, es fehlt nichts. Von den linken Prämolaren und beiden ersten Molaren brachen die Kronen ab, sind aber vorhanden; die anderen Zähne (in situ), die Gelenkteile, Fortsätze usw. sind völlig intakt (Fig. 4). Der Kiefer befindet sich im geologisch-paläontologischen Museum der Universität Heidelberg, Gipsabgüsse sind da zu haben. Auf die schöne Publikation Schoetensacks (1908), die die Geologie und Anatomie bringt, sei hingewiesen (s. u.).

Der Piltdown Schädel.

Nach Mitteilungen Ray Lankester's an Daily Telegraph wurde 1912 bei Piltdown (Sussex) in Südengland ein Unterkieferstück und ein Schädelstück gefunden mit Steinwerkzeugen, die primitiver als die Chellesstufe sein sollen. Der Fund soll im Quat. Journ. Geol. Soc. (Frühjahr 1913) veröffentlicht werden; der Unterkiefer soll dem Heidelberger etwas gleichen. Es soll ein neuer, ganz primitiver menschlicher Typus sein, der dem Neandertaltypus nicht gleicht, der in vielem dem Schimpanzen ähneln soll. Ein kurzer Bericht findet sich im Brit. Med. Journ. (Dezember 1912). Näheres läßt sich noch nicht sagen.

Homo primigenius s. neandertalensis.

Für eine mit dem Neandertalfund zuerst berühmt gewordene ältere diluviale Menschenform (s. u.) sind eine Menge Namen benutzt worden. Zuerst ganz irrtümlich der Name race de Canstadt (s. u.); dann mehrfach Homo neandertalensis. Seit außer dem Neandertalindividuum an ziemlich weit in Europa zerstreuten Stellen wichtigste Einzelfunde gemacht wurden, erscheint manchen der Name neandertalensis etwas irreführend, weil man oft nicht gleich weiß, meint ein Autor mit Neandertalensis den (s. v. v.) Originalneandertalschädel oder einen anderen Schädel dieser Art. L. Wilser hat zuerst (1897) den Namen Homo primigenius vorgeschlagen.

Er ist als Bezeichnung jener menschlichen Form, die vom ganzen heutigen Formenkreis sehr wesentlich abweicht, sehr gut gewählt, weil jene damit als diluvial, als Zeitgenosse des Elephas primigenius, Bos primigenius gekennzeichnet wird (s. die Bemerkung oben S. 333). Der Name wird seitdem vielfach gebraucht, auch Schwalbe benutzt ihn. Es ist nötig, daß man einen einheitlichen Namen für diese Gruppe hat, zumal gerade in letzter Zeit ebenfalls diluviale Schädel eines ganz anderen Typus gefunden sind. Gerade der unrichtige Versuch, jeden einzelnen Fund lateinisch nach seinem Fundplatz zu nennen (s. o.) zwingt uns, für den ganzen Kreis der Neandertal-Gleichen den nicht mißverständlichen Namen Homo primigenius allgemein anzuwenden.

Eine ganze Anzahl Funde sind nämlich so reich und gut erhalten, daß über ihre morphologischen Eigenschaften leicht ein Urteil und danach eine Diagnose aufgestellt werden kann, leicht, seitdem Schwalbe (1899 und 1901) entscheidende Ziffern und Methoden zur Charakterisierung dieser Formen angegeben hat (s. u.). In folgendem sollen diese als „sichere“ an die Spitze gestellt werden. Dann gibt es eine Menge von Funden einzelner Knochen, die nach einzelnen Merkmalen wohl hierher gehören — nichts spricht dagegen —, indes ist keine Sicherheit darüber zu gewinnen; sie sind als „wahrscheinliche“ zusammengefaßt. Weiter interessieren eine Anzahl Funde, deren Schädel nur einzelne Merkmale des Primigeniustypus (nicht alle) oder die Merkmale etwas abgeändert, abgeschwächt tragen, sie sind als „Uebergangsformen“ vereinigt, wobei dieser Begriff das morphologische Verhalten bezeichnen, nicht genealogische Beziehungen vorweg festlegen soll.

Neandertal-Schädel.

Einer der ältesten, jedenfalls aber der berühmteste, meist umstrittene Fund — lange verkannt, „berüchtigt“, von Schwalbe rehabilitiert — ist der Neandertalschädel. 1856 entdeckten Arbeiter beim Ausräumen einer 2 m hoch mit Lehm bedeckten Höhle, der sogenannten Feldhofner Grotte im Eifelkalk des Neandertales (zwischen Düsseldorf und Elberfeld gelegen) menschliche Knochen, die leider z. T. zerstört wurden. Der herbeigeeilte Dr. Fuhl-

rott erkannte deren auffällige Merkmale und rettete, was noch da war. Es war das Schädeldach (Fig. 5.), beide Oberschenkel, der



Fig. 5. Neandertalschädel. Nach Schwalbe (1901).

rechte Oberarm und die unteren zwei Drittel des linken, die linke Ulna, der rechte Radius und die obere Hälfte der rechten Ulna, das rechte Schlüsselbein und Bruchstücke von Becken, Schulterblatt und Rippen. Alle Knochen sind tadellos erhalten. Am Schädeldach befindet sich vorn noch das Nasion, hinten gerade noch das Inion.

Ueber das Alter und die Bedeutung des Fundes wurde zunächst keine Klarheit erlangt; etwa 150 Schritte vom Fund wurden in einer anderen entsprechenden kleinen Höhle Knochen vom Höhlenbären und Rhinozeros festgestellt, aber das Alter blieb strittig. Der Fund erregte großes Aufsehen. Schaafhausen beschrieb ihn ausführlich und deutete ihn als die Reste einer vom heutigen Menschen verschiedenen, primitiven Urrasse, er blieb allen Angriffen zum Trotz auf diesem Standpunkt. Solcher Angriffe kamen von damals an bis heute zahlreiche. Man erklärte den Schädel für rein individuell abgeändert, krankhaft, atypisch, oder man wollte an rezenten Schädeln, besonders Australiern, genau dieselben Formen gefunden haben, nur wenige Autoren gaben einige Wichtigkeit des Fundes zu. Am verderblichsten wurde der Widerspruch R. Virchows. Er beschrieb an dem Skelett so viele pathologische Einzelheiten, schob atypische Bildungen derart in den Vordergrund, daß man den Schädel zur Lösung von Abstammungsfragen des Menschen nicht mehr heranzuziehen wagte. Wohl gab Virchow 20 Jahre später zu, daß die Form an sich doch typisch sein könne — der erdrückende erste Einfluß Virchows blieb, nur wenige Autoren verglichen den Schädel mit neueren Funden, er ruhte unbeachtet im Provinzialmuseum in Bonn. Erst 1899 bis 1901 durfte er sozusagen eine zweite Erstehung feiern, als ihm Schwalbes Arbeiten wohl für immer die ihm zukommende überragende Bedeutung sicherten (in Schwalbes Arbeit [1901] sind die Ansichten der verschiedenen Autoren über das Fossil sehr schön zusammengestellt; auch die Literatur ist dort zu finden).

Das geologische Alter ist wohl auch heute noch nicht — und wird wohl nie — ganz sicher feststellbar, da es sich eben um einen Höhlenfund handelt, und charakteristische Beifunde (Knochen, Werkzeuge) nicht vorhanden waren. Die Höhle selbst und ihre Umgebung sind durch Steinbrucharbeiten großenteils zerstört worden. Meist nimmt man diluviales — frühdiluviales — Alter an, sich auf die erwähnten Tierknochen in entsprechenden nahe benachbarten Höhlen stützend; Koenen nimmt den betreffenden Lehm, der die Neandertalknochen umschloß, als tertiär an (Rheinische Geschichtsblätter, Bonn 1895), Rauff widerspricht dem (Verhandlungen des naturhistorischen Vereins Bonn 1903). — Keinenfalls kann man die Ergebnisse der Morphologie aus dem geologischen Alter des Fundes stützen, wohl aber umgekehrt (s. unten).

Schließlich bedarf die Frage, ob der Schädel überhaupt eine „typische" Form hat, oder völlig individuell und pathologisch ist, noch kurzer Erörterung.

Auch hier ist es Schwalbe (1901), der Virchows vernichtend wirkende Kritik widerlegt und aufhebt; in engem Anschluß an ihn seien hier folgende Angaben gemacht: Virchow hatte eine leise Abflachung am Scheitelbein als sogenanntes Malum senile (Altersschwund) gedeutet, alle Nähte verschlossen gefunden und daraus auf ganz hohes Alter des Neandertalmannes geschlossen; Schwalbe zeigt, daß beides nicht zutrifft, die Abplattung ist nicht mit Diploeschwund verbunden, folglich nicht als Seneszenz zu deuten, der Nahttypus des Neandertalers kommt schon bei 40-jährigen Individuen vor. Eine geheilte Narbe am Stirnbein, eine kleine, rauhe Vertiefung am Hinterhaupt, die Virchow als Folge einer chronischen Caries deutet und eine Veränderung am linken Ellbogen, die er auf Altersgicht schiebt, endlich die Krümmung der Schenkel- und Vorderarmknochen, die er für rhachitisch hält, lassen Virchow annehmen, daß das Individuum sogar eine nicht ganz geringe Kultur besessen haben müsse, da es ohne Pflege schwerlich alle diese Krankheiten durchgemacht und bis zum höchsten Alter ausgehalten hätte. Schwalbe zeigt, wie die Knochenkrümmung für die Primigeniusform typisch ist (s. u.), wie das Grübchen am Hinterhaupt ein häufiger, nicht pathologischer Befund ist und wie die tatsächlich bestehende Veränderung am Ellbogen, die Folge einer Fraktur und Luxation sein müsse. Eine solche aber heilt entsprechend auch bei freilebenden Tieren; so besitzt z. B. die Freiburger Anthropologische Sammlung das Armskelett eines auf Sumatra geschossenen Gibbon, an dem ein Humerusbruch zwar unter Winkelstellung, aber sonst tadellos ausgeheilt ist. Gegen Unkultur spricht also die Heilung

des Neandertalellbogens nicht. — So ist also das Neandertalindividuum als ein normales, seine Knochen (außer dem linken Ellbogen) sind als typische anzusehen; es hat damit voll und ganz die Bedeutung, die ihm der erste Beschreiber beigelegt und Schwalbe wiedergegeben hat (s. u.).

Spy.

Im Jahre 1887 fanden und untersuchten die belgischen Geologen Fraipont und Lohest (1887) in einer Grotte bei Spy unweit Namur die Ueberreste zweier Individuen (nachher als Spy I und II benannt). Dieser Fund wurde unter genauer und fachmännischer Untersuchung der geologischen Verhältnisse geborgen. Unter einer Kalktuffdecke lagen in derselben Schicht die Skelette und dabei zahlreiche Feuersteininstrumente vom Moustiertypus, Reste von Mammut, Rhinozeros, Höhlenbär, Höhlenhyäne usw. Hier konnte also die Zugehörigkeit des Spymenschen zu einer bestimmten Kulturschicht innerhalb des Diluvium als gesichert gelten. Aber auch dieser Fund, den die genannten Autoren sehr gut publizierten, mit dem Neandertaler verglichen und zusammenstellten, fand die ihm gebührende Beachtung lange nicht. Es mußte die Ehrenrettung des Neandertalers abgewartet werden. Dann ist es aber auch das große Verdienst H. Klaatschs, durch Untersuchung des Extremitätenskelettes, durch Bearbeitung der Feuersteinartefakte und durch unermüdlichen Hinweis auf all diese Funde und Probleme die ganze Sache in neuen Fluß gebracht zu haben. —

Die Spyskelette liegen im Museum von Lüttich, Abgüsse des Schädel- und vieler Skelettstücke sind im Handel. Erhalten ist von beiden Skeletten das Schädeldach (Calotte), zahlreiche Rippen- und Wirbelreste, dann von Spy I Stücke vom Oberkiefer, ein fast vollständiger Unterkiefer, linke Clavicula, beide Humeri, rechter Radius, beide Ulnae zum Teil, rechtes Femur, linke Tibia, Calcaneus; von Spy II die Unterkieferäste ohne Kinnstück, die 2 Humeri, die 2 Ellbogenknorren, ein Stück linkes Femur, Calcaneus und Talus.

Krapina.

Bei weitem der reichste Fund diluvialer Menschenskelette ist der von Krapina in Kroatien. „Selten ist eine wissenschaftliche Entdeckung so sehr gerade zur rechten Zeit gekommen wie in diesem Falle“ sagt Klaatsch (1902) mit vollem Recht, und fährt fort: „Ich weiß nicht, ob das Neandertalproblem so rasch zur Klärung und allgemeinen Anerkennung gelangt wäre — ohne die Aufdeckung der Schädelfragmente von Krapina“. Kamen doch die ersten Resultate von hier gerade als Schwalbe und Klaatsch gegen alle älteren Widerstände jenes Problem aufgerollt hatten.

Das Verdienst, die Ausgrabung als geologischer Fachmann mit aller Sorgfalt, aus sicher bestimmten Schichten vorgenommen zu haben, gebührt dem Agramer Paläontologen Prof. Gorjanovič-Kramberger, der auch in einer Reihe schöner Einzelarbeiten und einer prachtvollen Gesamtdarstellung (1906) die wichtigen Resultate festlegte.

Im nördlichen Kroatien, im Tale des Krapinicaflusses, nahe dem Marktflecken Krapina war eine Höhle durch diesen Fluß ausgewaschen worden — heute 25 m über dem jetzigen Flußspiegel gelegen. — Damals lagerten sich diluviale Sande und Gerölle ab, Verwitterung von Dach und Wänden, herabfallendes Gestein füllten die Höhle und in diesen Massen eingeschlossen — man konnte einzelne Schichten unterscheiden — lagen in den einzelnen Zonen verschieden häufig, Tausende von Tier-, Hunderte von Menschenknochen, Hunderte von Steinabfällen und -geräten. Gorjanovič-Kramberger beutete die ganze Höhle samt einer Nebennische in mehreren Kampagnen von 1899 bis 1905 aus. Es sind etwa 300 menschliche Knochenstücke, darunter viele kleinere Trümmer, aber auch viele schön erhaltene größere Schädelteile oder ganze Knochen. Fast alle Knochen sind vertreten, wundervolle Unterkiefer, Gesichtsteile, Oberschenkel-, Vorderarmteile, etwa 150 isolierte Zähne, Knochen von Kindern, kurz ein gewaltiges Material. Von der absolut sicher gleichzeitigen Fauna sei genannt Ursus spelaeus, Bos primigenius, Equus caballus, Rhinoceros Mercki, Cervus euryceros, Castor fiber, Arctomys marmota (kein Rhinoceros antiquitatis). Eine Vermengung mit (nur) rezenten Formen bestand nicht. — G. Kramberger stellt den Fund auf Grund all dieser Tatsachen dem von Taubach gleich (s. u.) in die „Günz-Mindel“- oder „Mindel-Rieß“-Interglazialzeit Pencks, also ist der Krapinamensch altdiluvial. Die Instrumente sind durch alle Schichten gleichartig, unter sich aber nicht einer Form angehörig, neben sogenannten Moustierformen, gibt es „Mesvinien“formen.

Die menschlichen Knochen endlich sind äußerst deutlich charakterisiert, sie gehören zusammen, sind untereinander einheitlich und gehören ganz zweifellos zu derselben Gruppe wie Neandertal und Spy. Dadurch präzisiert ihr gesichertes Alter auch das des Neandertalers, dies und der außerordentliche Reichtum des Fundes macht seine fundamentale Bedeutung aus, die dauernd das paläontologische Museum in Agram, wo er liegt, für den Anthropologen so wichtig bleiben läßt (Abgüsse sind nur von wenigen Stücken hergestellt, aber wohl nicht (?) im Handel).

Erfreulich schöne neuere Funde haben nun weiterhin unsere Kenntnisse bedeutend vertieft und erweitert, sie kommen aus Frankreich, das Jahr 1908 hat zwei solche Funde!

Le Moustier.

Bei einer Ausgrabung, die O. Hauser in der unteren Grotte von Le Moustier (im Departement Dordogne gelegen) unternahm, entdeckte er im Frühjahr 1908 ein Skelett und grub es zusammen mit H. Klaatsch (August

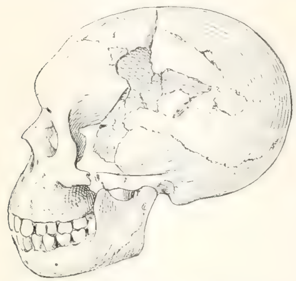


Fig. 6. Schädel von Le Moustier. Nach Klaatsch und Hauser (1909).

1908) sorgfältig aus. Die Beigaben von Feuersteingerät zeigen das paläolithische (diluviale) Alter einwandfrei an, es handelt sich um einen Menschen aus der sogenannten Acheuléenperiode (also älter als die am selben Fundort früher erschlossene Mousterienperiode). Das interessanteste Ergebnis bei der Ausgrabung als solcher war die Art der Lagerung. Nach Hausers Beschreibung (Klaatsch und Hauser 1909) lag der Kopf des Jünglings



Fig. 7. Schädel von La Chapelle-aux-Saints. Nach Boule (1911).

(um einen solchen, etwas 16-jährigen, handelt es sich) sozusagen „auf einem steinernen Kopfkissen" aus sorgsam aneinander gelegten Silexstücken; ein ausgesucht schöner Faustkeil lag neben der Hand, zahlreiche angebrannte und aufgeschlagene Knochen des Urrindes lagen ringsum (also Mitgabe von Nahrung). Der Tote lag in Schlummerstellung, auf dem gebeugten rechten Vorderarm ruhte der Kopf.

Die Knochen waren leider nicht sehr gut erhalten, Becken und Lendenwirbelsäule zerfielen beim Bloßlegen in Staub, der Schädel war in zahlreiche Stücke zerdrückt; in mühsamer, gleichsam anatomischer Präparation legte Klaatsch die Stücke frei, isolierte die Knochentrümmer, alles wurde mehrfach photographiert und gezeichnet. Nachher wurden im Laboratorium die Knochenstücke wieder zusammengesetzt und ergaben ein als durchaus wohlgelungen zu bezeichnendes Bild (Fig. 6; die Nase ist wohl nicht ganz richtig?). — Dagegen muß der nachfolgende Versuch, den Schädel durch Plasticin zu ergänzen und so zusammenzufügen, daß man ihn abgipsen konnte, als mißglückt bezeichnet werden, der im Handel befindliche Gipsabguß danach ist unbrauchbar, da er sicherlich eine falsche Form wiedergibt. Das Skelett wurde von den Königlichen Museen in Berlin erworben und befindet sich dort. Jüngst wurde nun der Schädel wieder in seine Teile zerlegt und neu zusammengesetzt, der Versuch ist noch besser gelungen als der erste (eine Abbildung findet man in der Prähistorischen Zeitschrift 1912, S. 444).

Der Skelettfund ist als Repräsentant eines jugendlichen Individuums, nach seiner geologischen Lagerung wohl charakterisiert, von besonderer Wichtigkeit; daß Klaatsch ihn sofort zum Neandertaltypus rechnete, ist vollauf berechtigt. —

La Chapelle-aux-Saints.

Zu genau derselben Zeit, als Hauser und Klaatsch in Le Moustier das Skelett hoben (August 1908), bargen in nur geringer Entfernung östlich davon drei französische Forscher J. und A. Bouyssonie und L. Bardon in einer Grotte bei La Chapelle-aux-Saints (Departement Corrèze) ebenfalls ein Skelett, relativ vorzüglich erhalten, dem Mousterien angehörig. Das Skelett kam ins Pariser Museum, Boule (1908, 1911, 1912) hat es beschrieben und als sicher zum Neandertalformenkreis gehörig erwiesen.

Außer dem Schädel sind 20 Wirbel, ein Stück Kreuzbein, 20 Rippen, beide Humeri fast komplett, alle 4 Vorderarmknochen in Resten, die unteren zwei Drittel des linken Femur, die mittleren der rechten Tibia, eine Anzahl Hand- und Fußknochen und Knochenstücke vorhanden. Beim Skelett, das etwa Ost-West in einer kleinen Grube deutlich künstlich bestattet war, lagen typische Moustierspitzen und Moustier-

schalen und diluviale Tierknochen, hauptsächlich Rhinoceros tichorhinus, Pferd, Renntier, Bison priscus. Der Schädel zeigt (Fig. 7) die typische Form jener Menschenart sehr gut, Boule hat das Gesicht nur ganz wenig ergänzt. Sein Versuch, den Unterkiefer von Mauer (heidelbergensis) an den Schädel anzupassen, ist von Sobotta (1912) als unmöglich erwiesen worden.

Daß es sich hier um ein altes Individuum handelt (Boule schätzt es auf 50 bis 55 Jahre, Sobotta hält es für noch älter), macht den Fund als Gegenstück zum jugendlichen Moustierskelett bei der unmittelbaren Nachbarschaft beider besonders interessant.

Die Erhaltung von Schädel und Gesicht im Zusammenhang, die tadellose Konservierung des Ganzen gewähren uns ein Bild vom Gesamtschädel eines alten Primigeniusindividuums, wie wir es uns nicht besser denken können. Es ist weitaus der schönste aller hierhergehörigen Funde (ein prachtvoller Abguß ist vom Pariser Museum zu beziehen).

La Ferrassie.

Ein Jahr später, wie die beiden vorigen, im August 1909 entdeckte D. Peyronie in der Höhle La Ferrassie, unweit Le Bugue (Dordogne) abermals ein Skelett, das von ihm und einer Fachmännerkommission ausgegraben wurde. Die Knochen waren arg brüchig, irgendetwas von Bestattungsanzeichen fehlte. Das Skelett erwies sich auf den ersten Augenschein sehr deutlich nach den Charakteren des Schädels, speziell der Stirn, als zur Neandertalspecies gehörig (Obermaier 1909). Der Schädel soll, wenn möglich, zusammengesetzt werden, von Extremitäten ist eine Hand und ein Fuß relativ gut erhalten (L'Anthropologie 1911, S. 113). Ausführlichere Veröffentlichungen liegen noch nicht vor.

La Quina.

In La Quina (Departement Charente) hat H. Martin im Jahre 1910 in Schichten, die dem mittleren Mousterien entsprechen, zwei menschliche Talus gefunden, deren feineres Knochenrelief genau den Besonderheiten der betreffenden Knochen von La Chapelle entspricht (Bulletin de la Société préhistorique de France 1910 und L'Anthropologie 1911, S. 312). —

Im Jahre 1911 kam abermals in La Quina und zwar jetzt im untersten Mousterien ein Skelett zum Vorschein, das ebenfalls H. Martin hob und dem Museum in Paris übergab. Nach einer kurzen Beschreibung und ersten Abbildung (L'Anthropologie 1911, S. 730) handelt es sich um ein ganz typisches Exemplar der Neandertalart mit sehr stark ausgebildeten neandertaloiden Merkmalen. (Arcus superciliaris, s. u.) Die Schädelknochen sind in den Nähten auseinandergewichen; eine Bestattung lag nicht vor. Eine genauere Beschreibung steht noch aus.

Gibraltar.

Nach wieder aufgefundenen Notizen, die Keith („Nature" 1911) veröffentlichte, wurde der Gibraltarschädel schon 1848 von Colonel Keynon gefunden. 1868 legte ihn Busk dem Museum des Royal College of Surgeons vor, wo er sich noch befindet. Er wurde dann in neuerer Zeit durch Klaatsch, Schwalbe u. A. zuerst in seiner Bedeutung gewürdigt und fand erneute Bearbeitung. Sollas (1907) legte eine umfassendere Studie vor [vgl. auch Klaatsch (l. c.), Schwalbe (l. c.), Sera (1909), Keith (1911)]. Die Stelle am Gibraltarfels ist nicht mehr mit absoluter Sicherheit festzustellen, wahrscheinlich ist es eine noch bestehende Höhle; Nachgrabungen hier (s. Duckworth 1910) ergaben keine Funde mehr. Nach Analogiefunden an anderen Stellen Gibraltars dürfte der Gibraltarschädel zur Mousterienperiode gehören. Der Erhaltungszustand ist im ganzen gut, doch fehlt das Scheitelbein. Besonders wichtig ist, daß Hirn- und Gesichtsschädel in Zusammenhang sind. — Die meisten Autoren rechnen ihn jetzt wohl zur Neandertalart, Keith gibt ihm sogar darin eine besonders primitive Stellung. Andere zweifeln daran, da man eben nicht alle Maße (s. u.) einwandfrei bestimmen kann (Abgüsse sind seit kurzem zu haben).

An einer großen Zahl weiterer Funde ist der Schädel gar nicht oder nur in Bruchstücken erhalten; es wird unten gezeigt, daß gerade der Schädelbau die Diagnose der einzelnen menschlichen Typen erlaubt; so sind diese Funde nicht mit derselben Sicherheit zu diagnostizieren wie die bisher erwähnten, doch sprechen die vorhandenen Merkmale alle einheitlich dafür, ebenso stimmen die geologischen Lagerungsverhältnisse mit der Annahme einer Zugehörigkeit zum Primigenius(-Neandertal)formenkreis. Man kann also die folgenden Funde als „sehr wahrscheinlich" oder „vermutlich" neandertaloid bezeichnen.

La Naulette.

Zusammen mit Mammut-Rhinozeros-, Renntierknochen entdeckte Dupont 1866 in einer Höhle am Ufer der Lesse bei La Naulette (nahe Furfooz in Belgien) menschliches Gebein, ein Stück Unterkiefer, eine Ulna und einige kleinere Knochenstücke, die er (Dupont, Bulletin de l'Académie Royale belge, 2. Ser., XXII, 1866) und Topinard (Revue d'Anthropologie 2. Ser. 1866) beschrieben.

Schipka.

Im Jahre 1882 fand Maška in der Schipkahöhle (Mähren) in Schichten, die älter sind als die bekannten Mährischen Mammutschichten, ein Stück eines Unter-

kiefers. Es ist ein vorderer Abschnitt mit 5 Zähnen, von denen 3 im Zustand vor dem Durchbruch bei der zweiten Zahnung stehen; dabei ist der Kiefer relativ mächtig stark, dick und groß. R. Virchow leugnete deshalb, daß es sich um einen Kinderkiefer handeln könne, faßte ihn als pathologisch, die Zahnbildung als krankhafte Zahnretention auf. Er meinte, es müsse ja sonst ein abnormes Riesenkind sein. Der Nachweis, daß Virchow sich da irrte, ist von Walkhoff mit Röntgenbildern erbracht worden (s. u. Unterkiefer).

Ochos.

Aus einer Höhle bei Ochos (Ungarn) beschreibt Rzehak (1906) einen vorderen Teil eines Unterkiefers, der sich durch Dicke der inneren Kieferplatte, Kinnmangel, Massigkeit usw. dem Unterkiefer von Spy und solchen von Krapina auffällig nähert.

Pech de l'Aze.

Capitan und Peyrony fanden 1909 in der Grotte Pech de l'Aze bei Sarlat (Dordogne) einen Kinderschädel, dem Mousterien angehörig; er ist im Museum in Paris zusammengesetzt worden (L'Anthropologie 1911, S. 113). Nähere Angaben fehlen.

Taubach.

In Taubach bei Weimar fand A. Weiß 1892 einen menschlichen Milchmolar, dessen Zugehörigkeit zu den glazialen Diluvialschichten über jedem Zweifel ist. Ein Arbeiter fand dann einen linken unteren ersten Dauermolar, der doch wohl auch als diluvial angesehen werden darf (Museum in Jena). Nehring (1895) hat an ihm eine schimpansenzahnähnliche Kaufläche beschrieben. Nach Adloff (1908) ist es ein 3. Molar (s. auch R. R. Schmidt, Anthropologisches Korrespondenzblatt 1912 und Festschrift für die Anthropologische Versammlung Weimar 1912).

Ile de Jersey.

Keith beschreibt im Journal of Anatomy and Physiology **46**, 1911 neun menschliche Zähne, die auf der Ile de Jersey (Kanalinseln) in einer Grotte zusammen mit Feuersteingeräten und Knochen von Rhinozeros tichorhinus und Renntier gefunden wurden. Sie zeichnen sich durch besonders große Wurzeln im Verhältnis zu den Kronen aus und ähneln denen vom Heidelberger Kiefer (L'Anthropologie 1911, S. 370). Ihre Zugehörigkeit zu einem bestimmten Menschentypus ist ganz unsicher.

2. Sogenannte Uebergangsformen
(s. oben S. 333).

Galley-Hill.

Ein Sammler Elliott fand 1888 in einer diluvialen Kiesbank, Galley-Hill an der Themsemündung, Schädel- und Skelettreste, die 1895 kurz veröffentlicht, 1903 von Klaatsch (1903) im Original untersucht und morphologisch gewürdigt wurden; auch Schwalbe hat sie dann beigezogen (s. u.).

Ueber das Alter der geologischen Schicht ist keine Klarheit zu erzielen. Während einzelne Autoren überhaupt die Ungestörtheit der Schichten bezweifeln, nehmen andere diese an. Rutot hält es für ganz zweifellos, daß die Schicht dem allerältesten Diluvium angehört. Aber diese Datierung ist keinenfalls als sicher zu bezeichnen; R. R. Schmidt (1911) stellt die große Unsicherheit dar, er möchte ihretwegen dem Fund jede Beweiskraft bezüglich der geologischen Altersfolgen absprechen, und das wohl mit Recht. Auch anatomisch spricht alles gegen solch hohes Alter (s. u.).

Brüx.

In Brüx (Böhmen) wurde 1871 beim Braunkohlenbergbau ein Schädeldach gefunden (Wiener Hofmuseum), das mit größter Wahrscheinlichkeit als jungdiluvial (spätpaläolithisch) anzusehen ist. Schwalbe (1906) hat es behandelt und seinen Formwert festgestellt (s. u.).

Brünn.

Brünn (Mähren) hat 1891, tief aus dem Löß mit Knochen diluvialer Tiere (Mammut) und Steingeräten ein Skelett gegeben, das Makowsky beschrieb (Mitteilungen der Anthropologischen Gesellschaft Wien 1892). Klaatsch (1903) hat die Bedeutung des Schädels ins rechte Licht gerückt. Das Skelett zeigte künstliche Bestattung, Reste roter Farbe, Schmuck aus Dentaliengehäusen und Elfenbeinscheibchen. Wenige Jahre vorher hatte Makowsky schon einen Schädel, leider nur in ganz dürftigen Resten aus dem Lößsand in der Nähe Brünns ausgegraben (Brünn II) (s. u.). Daß es sich um ganz sichere Diluvialfunde handelt, wird von niemand bezweifelt.

Vielleicht gehört hierher auch folgender Fund, aber es läßt sich noch nichts sagen (Untersuchung wäre dringend erwünscht!).

Predmost.

Unter dem Namen Mammutjäger sind Reste aus Predmost in Mähren bekannt geworden — ausgegraben seit 1880 von Wankel, Križ und Maška. Es sind vielfach zerbrochene Reste von 6 Individuen. Maška hat weiter Reste von 20 Individuen aufgefunden, die aber noch nicht publiziert sind (nach Obermaier 1905). — Ob sie der Neandertalart zugehören oder welcher Rasse der Sapiensgruppe, ist einstweilen wohl nicht zu sagen.

3. Der Aurignacfund, die Cro-Magnon- und andere Sapiensformen.

Die folgenden Funde sind entweder, wie unten gezeigt werden wird, mit Sicherheit bestimmten diluvialen, nicht neandertaloiden Rassen innerhalb der Art Homo sapiens zuzurechnen, oder sie sind einzelne, noch nicht systematisch unterzubringende Formen und Funde.

Nur die wichtigen Funde sollen hier kurz genannt werden, es lohnt nicht, alle Fundberichte wiederzugeben.

Combe-Capelle („Aurignac").

Im Sommer 1909 ließ O. Hauser den Abri „Combe-Capelle" (bei Montferrand, Périgord) ausgraben und entdeckte in tadellos ungestörter Lage in der untersten „Aurinacien"schicht das Skelett, das er dann mit Klaatsch zusammen hob (Klaatsch und Hauser 1910). Es handelt sich, wie einwandfrei festgestellt wurde, um eine Bestattung. Eine größere Anzahl ausgesucht schöner Feuersteinspitzen von typischer Aurignacienform, dann eine Reihe (Halskette) durchbohrter Muscheln (Littorina und Nassa) waren beigegeben. Die Beine des Toten waren im Knie gebeugt. Kalkhaltiges Sinterwasser war gerade auf diese Bestattung geträufelt und hatte zum Teil das umliegende Erdreich zu einer harten Masse verwandelt, aber dafür auch das Skelett wunderbar erhalten. Es sind fast alle Knochen noch da, zum Teil gebrochen, im ganzen aber ist es der vollständigste und schönsterhaltene diluviale Menschenrest (das Original ist im Berliner Museum, wundervolle Abgüsse sind erhältlich). Hauser hat vollkommen recht, wenn er darauf hinweist, daß bei den prinzipiell voneinander verschiedenen Aurignac- und Moustierkulturen der Fund des ersten Aurignacmenschen von ganz besonderer Wichtigkeit ist. Das Skelett wird heute meistens als „Aurignac"skelett bezeichnet (die entsprechende lateinische Bezeichnung Homo aurignacensis ist natürlich für dieses Einzelobjekt nicht korrekt).

Unten wird gezeigt werden, daß es sich um eine eigene Rasse, die Aurignacrasse handelt, der Fund selber wäre dann entsprechend allen anderen am besten als Combe-Capelle-Skelett zu bezeichnen. Der Name „Homo sapiens var. aurignacensis" — und als dessen Abkürzung Homo aurignacensis — ist natürlich richtig und dann der nach den Prioritätsrechten einzig richtige für die ganze Rasse, von der dies der erste Fund ist, also auch für die zu erhoffenden künftigen Funde (vorausgesetzt, daß die Aufstellung dieses besonderen Rassetypus sich halten läßt).

Cro-Magnon.

Gelegentlich eines Bahnbaues im Vezèretal (Périgord) wurde 1868 die Höhle Cro-Magnon entdeckt und von Lartet untersucht. Er fand das Skelett eines „alten Mannes", dann das einer Frau, deren Stirnbein eine Hiebwunde mit Knochenwucherung (Heilungsvorgänge) aufwies. Neben ihr lagen Reste eines Kinderskelettes. Dann war ein erwachsener jüngerer Mann dabei. Feuersteinwerkzeuge und durchbohrte Muscheln lagen dabei. Die Ungestörtheit der Schichtenfolge und die Trennung der einzelnen Typen der Feuersteine ist nicht über allem Zweifel erhaben, man war wohl damals auch noch nicht so erfahren wie heute, doch scheint es sich um Magdalenien zu handeln. Das Alter des Fundes wurde stark angezweifelt (s. u.), doch scheint er uns immerhin einen guten paläolithischen Typus zu repräsentieren. Er hätte also ein ähnliches Schicksal wie der Neandertaler: über die Fundschichten läßt sich geologisch nicht ins klare kommen, hier muß die Anatomie der Objekte den Beweis erbringen, daß sie zu anderen geologisch bestimmbaren gehören, folglich aus ihrer Zeit stammen. Das Skelettmaterial wurde von Pruner Bey 1868 und dann ausführlich von Broca beschrieben (Lartet et Christy. Reliquiae aquitanicae London 1875).

Laugerie-Basse.

Massenat fand 1872 in Magdalenienschichten in Laugerie-Basse (Dordogne) ein Skelett. Nach der Lage, zusammengedrückt unter einem Fels und von anderen Felsen umgeben, nahm man an, daß der betreffende Mensch durch einen Felssturz begraben wurde. Ringsum fanden sich Magdaleniengeräte (s. Mortillet 1900) an der Datierung in diese jungpaläolithische Schicht kann nicht gezweifelt werden.

Chancelade.

Bei Chancelade (in der Nähe von Périgueux) fand man 1888 ein Skelett in der untersten Schicht eines Abri, das nach der Form der Stein- und Renntiergeweihgeräte als „Magdalenien" angesprochen werden mußte. Das Skelett fand sich in ganz typischer Hockstellung. Testut (1889) hat es beschrieben. Klaatsch (1909) macht vor allem auf seine Wichtigkeit aufmerksam.

Grimaldigrotten.

Eine neue Entdeckung Verneau's hat den längst bekannten Höhlen bei Mentone, „rote Grotten", jetzt häufig als „Grimaldigrotten" bezeichnet, neues Interesse erweckt. Man hatte früher Moustierindustrie und diluviale Tierreste gefunden, in höheren, Magdalenienschichten waren Skelette vom Cro-Magnontypus festgestellt worden (s. unten). 1900/1901 entdeckte Rivière neue Fundschichten mit Kinderskeletten. Der Fürst von Monaco unternahm eine genaue Unter-

suchung und Ausgrabung dieser Kindergrotte, die Verneau leitete. Man fand zunächst Reste, die ebenfalls zur Cro-Magnonrasse gehören (s. unten), dann aber ganz tief (8,5 m), eine Doppelbestattung, eine ältere Frau und einen jüngeren Mann. Sie lagen hart aneinander, die Beine hoch- oder angezogen, Steine waren neben und über die Köpfe geschichtet. Verneau (1906), der eine prachtvolle Publikation über die ganze Grabung vorlegt, erkannte in diesen eine besondere Rasse, die er dem Fürstenhaus von Monaco zu Ehren, „race de Grimaldi" nannte (s. unten).

Furfooz.

In Höhlen bei Furfooz, im Tal der Lesse, fand 1867 Dupont 16 Skelette, von denen aber nur 2 Schädel in gutem Zustand erhalten werden konnten. Renntiergerät und die späte Diluvialfauna begleiteten die Knochen (s. Dupont 1872).

Offnet.

In der Offnet, einer Höhle bei Nördlingen in Bayern, hat früher O. Fraas paläolithische Kulturschichten entdeckt, jetzt hat R. R. Schmidt (1912) die Höhle gründlich ausgeräumt. Ueber den jungpaläolithischen Schichten lagerte sich eine jüngstpaläolithische, die R. R. Schmidt für sicher zum Tardenoisien zählt, das mit dem Azilien zusammenhängt; sie würde also dem Spätmagdalenien, ganz am Ende des Paläolithikum angeschlossen sein. In dieser Schicht fanden sich 2 Bestattungen von Schädeln. Wie in einem Nest die Eier, so lagen je in einer Mulde in jeder Bestattung die Schädel beieinander je mit den Gesichtern nach Westen; das eine Nest enthielt 6, das andere 27 Schädel. Sie waren in Ocker eingebettet. Alle besitzen den Unterkiefer und einzelne Halswirbel, sind also vor Verwesung der Weichteile beigesetzt. Einige verbrannte Knochen und Asche sind die einzigen Reste der übrigen Körper. Nur 6 Schädel wurden als männlich erkannt, die anderen sind Weiber und Kinder, die als Schmuck durchbohrte Schnecken und Hirschzähne hatten. Die Schädel sind nach Schliz teils rundköpfig, vom Grenelletypus (s. unten), teils lang, dem Brünnschädel ähnlich (s. unten). Eine ausführliche anthropologische Darstellung soll (durch Schliz) im großen Diluvialwerk Schmidts (l. c.) erfolgen.

Ipswich.

Nach Angaben der Tagespresse soll bei Ipswich (England) in sicher ältestem Paläolithikum ein menschliches Skelett gefunden sein, das in der Schädelform sicher nicht neandertalähnlich sein soll. Keith wird es beschreiben, die Resultate bleiben abzuwarten — es sei hier erwähnt, weil das geologische Alter und der anthropologische Typus sich zu widersprechen scheinen!

II. Morphologie der Funde.

1. Pithecanthropus, Homoheidelbergensis und primigenius (neandertalensis).

a) Anatomie. Alle die zahlreichen Untersuchungen über die anatomischen Merkmale und Besonderheiten der diluvialen Hominidenreste haben die oben schon angegebene Trennung der eigentlichen Menschen in eine Primigenius- und Sapiensform ergeben. Der Beweis wird aus den folgenden Ausführungen hervorgehen, aber die Einteilung soll zur Darstellung schon vorweggenommen werden. Man muß, um Wiederholungen zu vermeiden, für die Skelettbeschreibungen die sich nahestehenden Formen zusammenfassen; vor allem ist das nötig für die Untersuchung der Schädel, da eben nur Vergleichung die Formen verstehen lehrt. Im folgenden soll zuerst der Schädel, vor allem der Hirnschädel, dann das übrige geschildert werden.

Schädel.

Die Untersuchung der fossilen Hominidenschädel ist durch Schwalbes klassische Arbeiten über Pithecanthropus und Neandertalschädel auf eine neue und feste Grundlage gestellt worden. Er hat in diesen Untersuchungen nicht seine Ansicht zu der der einen Partei im heftigen Kampf um die Natur und Stellung dieser Fossilien zugesellt, sondern zuerst ziffernmäßig die Formunterschiede gepackt und feste Werte gegeben. Jeder Fund, der seitdem als „neandertaloid" oder „nicht neandertaloid", als zugehörig oder nicht zugehörig zu der Species Primigenius (neandertalensis) erwiesen werden soll, muß nach Schwalbes Methode geprüft werden und kann nur unter Berücksichtigung dieser Diagnostika gewertet werden. Man kann über Einzelheiten streiten, das Prinzip hat sich glänzend bewährt, es wird dauern; die Schwalbesche Methode ist für die Schädelkapsel „die" Methode. Daß man trotzdem weiter gehen muß, daß noch weitere Diagnostika gefunden werden können und wurden (Klaatsch u. A.) ist selbstverständlich.

So hat Klaatsch für das Hinterhaupt, den Jochbogen, das Gesichtsskelett, den Unterkiefer bedeutsame Ergebnisse gehabt; er hat dann durch mühevolle Sammlung und Erforschung eines reichen Australiermaterials, durch unermüdliche und glückliche Beibringung teils neuer, teils sozusagen vergessener Fossilien und durch lebhafteste Diskussion des ganzen Abstammungsproblems diesem ganzen Teil der Anthropologie die ihm gebührende Beachtung erzwungen.

Die folgende Darstellung der Morphologie des Hirnschädels folgt zunächst ganz

Schwalbes Arbeiten (1899, 1901, 1906). Das prinzipiell Wichtige sind wohl folgende zwei Punkte. Man darf nicht, wie das früher geschah, die Formeigentümlichkeiten der Neandertaltypen mit einzelnen herausgegriffenen Schädeln von heutigen Primitiven, etwa von Australiern oder Negern vergleichen, sondern man muß ihr Verhalten prüfen im Vergleich mit der ganzen „Variationsbreite" der betreffenden Eigenschaft in der ganzen rezenten Menschheit. Man muß also für alle in Betracht kommenden Merkmale deren Variationsbreite beim Menschen feststellen, also für den betreffenden Wert das beim Menschen überhaupt vorkommende Maximum und Minimum. Ebenso für die Gruppe der Anthropoiden, eventuell auch der niederen Affen. Selbstverständlich können sich die Variationsbreiten eines Merkmals von Mensch und Anthropoiden kreuzen; dann nützt uns dieses Merkmal zur Charakterisierung von Neandertalform oder Pithecanthropus nicht viel; wenn aber jene Variationsbreiten für ein Merkmal weit auseinanderbleiben und dann der Wert des betreffenden Merkmals bei Pithecanthropus oder Neandertalschädel in diese Lücke fällt, dann ist klar erwiesen, daß hierin morphologisch die betreffende Form eine Mittelstellung einnimmt. Schwalbe hat für alle von ihm gegebenen Merkmale die Variationsbreite an weitaus genügend umfangreichem rezentem Material festgestellt; selbstverständlich sind es nicht definitiv die Variationsgrenzen des Menschen. So war es natürlich solchen Autoren, die einzelne von Schwalbe oder von anderen aus Schwalbes Ergebnissen gezogene Schlüsse bekämpfen wollten, leicht, extreme rezente Formen zu finden, die jene Variationsgrenzen bald für dies, bald für jenes Merkmal überschritten. Das war zu erwarten und beweist natürlich zur Sache gar nichts. Es werden auch jetzt noch nicht die definitiven Grenzen sein. Es zeigte sich trotz all dieser Versuche, daß Pithecanthropus und die Neandertalgruppe in einer ganzen Anzahl von Merkmalen hart an oder aber immer noch außerhalb dieser Variationsgrenzen des rezenten Menschen stehen — dabei kommt es (s. unten) auf die Kombination all dieser Merkmale an.

Der zweite Punkt ist die Einführung von Ziffernwerten an Stelle der Schätzung. Schon viele Autoren hatten an der Neandertalgruppe „fliehende Stirn", „niedere Stirn", „flachen Schädel" usw. betont, aber man hatte dagegen auch fliehende Stirnen an rezenten Formen aufgezeigt. Erst Schwalbe hat diesen Termini Ziffernwert gegeben, die Merkmale metrisch gefaßt und damit der Willkür entzogen. So erst konnte man natürlich auch für diese Merkmale die Variationsbreitenvergleichung durchführen.

Was charakterisiert nun die einzelnen Hominidenformen:

Die Länge und Breite des Schädels und der daraus sich ergebende Längen-Breitenindex ist auf keine Weise auffällig, diese Werte fallen in die menschliche Variationsbreite herein. Dagegen ist die Höhe der Schädel sehr auffällig, nämlich außerordentlich gering; die Schädel waren stets als besonders flach aufgefallen. Schwalbe bestimmt diese Höhe an einer medianen Sagittalkurve. Man stellt von den Schädeln mit besonderem Zeichenapparat eine Kurve her längs der Symmetrieebene (vgl. den Artikel „Schädellehre"). Es handelte sich bei jenen älteren Funden ja nur um „Kalotten", d. h. Schädeldächer, so daß man die gewöhnlich vom Anthropologen gemessene „Ohrhöhe" oder „ganze Höhe" des Schädels nicht messen konnte. So mißt man an diesen Kurven die Höhe der Kalotte über einer bestimmten Basis. Als solche wird eine Linie gezogen vom Nasion zum Inion oder von der Glabella zum Inion (s. Fig. 8 bis 13). Am Pithecanthropusschädel kann man nur die Glabellaebene brauchen, da das Nasion fehlt, so sei für alle diese Ebene angenommen. Das Maß der höchsten Erhebung der Kalottenkurve über dieser Ebene gibt die Kalottenhöhe an. Dieses Maß muß natürlich bei den im ganzen kleinen Affenschädeln, absolut gemessen, klein sein, so daß ein Vergleich erschwert ist. Er wird aber sofort ermöglicht, wenn man das Maß relativ zu einer sonstigen Schädelgröße nimmt. Man drückt

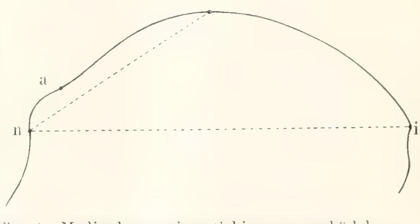


Fig. 8. Mediankurve eines Schimpansenschädels (erwachsen, weiblich). Nach Schwalbe (1899).

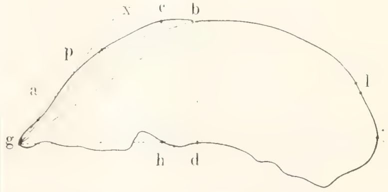


Fig. 9. Mediankurve vom Pithecanthropusschädel. Nach Schwalbe (1899).

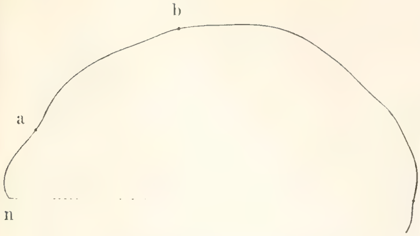


Fig. 10. Mediankurve vom Neandertalschädel. Nach Schwalbe (1899).

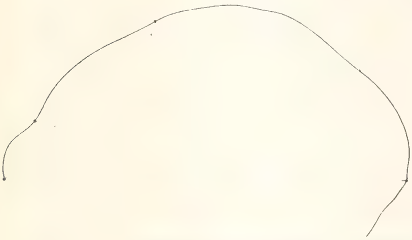


Fig. 11. Mediankurve vom Spy I - Schädel. Nach Schwalbe (1899).

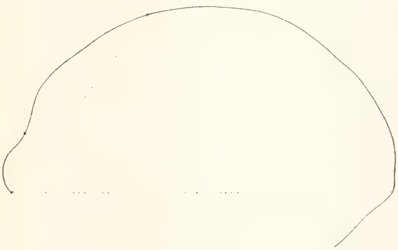


Fig. 12. Mediankurve vom Spy II - Schädel. Nach Schwalbe (1899).

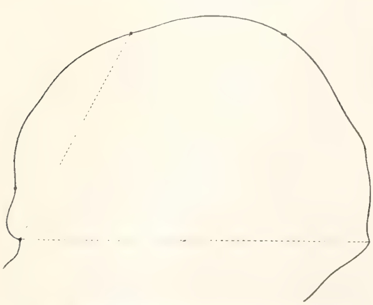


Fig. 13. Mediankurve von einem heutigen Europäer (Elsässer Mann). Nach Schwalbe (1899).

das Maß in Prozenten der Schädellänge aus und nennt das den Kalottenhöhenindex. Dieser erwies sich nun als vorzügliches Maß. Zunächst unterscheiden sich in dieser relativen Kalottenhöhe Menschen und Affen recht stark voneinander, der niederste Index bei Menschen ist nach Schwalbe 52; Sollas (1907) fand an einem ausgesucht primitiv aussehenden Australierschädel 47,5; aber noch 10 Einheiten trennen diesen Wert vom höchsten bei Affen gefundenen (alter Schimpanse), wo er 37,7 betrug. Und in diese Kluft zwischen beiden Variationsbreiten fallen mitten hinein die Werte für den Neandertal- und beide Spyschädel, ebenso ein Krapinaschädel (die Ziffer nach Gorjanovič-Kramberger) und ebenso (nach Boule 1911) der Schädel von La Chapelle, der darin mit dem Neandertaler fast identisch ist, wie die unten (S. 348) folgende Tabelle zeigt (in dieser Tabelle habe ich die Ziffern aus den zitierten Arbeiten von Schwalbe, Klaatsch, Gorjanovič-Kramberger, Sollas, Boule u. A. ausgezogen und zusammengestellt). Der Pithecanthropusschädel aber bleibt bezüglich dieses Merkmals ganz in der Affenvariationsbreite. Weiter sieht man, daß die Formen Neandertal — Spy — Krapina — La Chapelle — eng zusammengehören. Es sei schon hier darauf hingewiesen, daß diese Erscheinungen an einer ganzen Reihe von Merkmalen nachweisbar sind (siehe Tabelle). — Für eine Anzahl Schädel sind dieser oder andere Werte nicht meßbar wegen Defekts der Meßstellen (z. B. Krapina C); — oder bei nicht einwandfreier Feststellbarkeit eines Maßpunktes nur annähernd genau meßbar (mit ? versehen in der Tabelle) — von anderen Schädeln geben die sie beschreibenden Autoren die Ziffern nicht an.

Wie die Gesamtlänge und Gesamtbreite des Neandertalschädels ihn nicht besonders charakterisiert, so tut das auch die „kleinste Stirnbreite“ weder absolut, noch relativ zur Schädelbreite. Sie zeichnet sich immerhin durch große Dimensionen aus, beträgt (absolut) beim Neandertaler 107 mm, bei Spy I und II 104 und 109 mm, während die erdrückende Mehrzahl der rezenten Schädel nur 90 bis 94 mm haben, einzelne gibt es allerdings, die jene hohen Werte erreichen. Ebenso ist es mit dem Verhältnis von Glabella-Lambda- und Glabella-Inionlänge. Bei der Neandertalgruppe, Pithecanthropus und allen Affen ist die Glabella-Inionlänge länger als die andere, beim rezenten Menschen im allgemeinen umgekehrt, aber einzelne haben darin auch jene Verhältnisse verwirklicht. So sind das also keine spezifischen Unterschiede. Dasselbe gilt von der Interorbitalbreite und dem Interorbitalindex. Auch hier zeigen sich Neandertal, Spy, Krapina, Le Moustier zusammengehörig; sie zeichnen

sich durch besonders breite Interorbitalstrecke aus, aber einzelne rezente Formen haben ähnliches (Einzelheiten müssen in Schwalbes Original nachgesehen werden, auf sie einzugehen, würde hier zu weit führen; das gilt auch für manche der folgenden Punkte). Neben der deutlichen Zusammengehörigkeit dieser Primigeniusformen weicht Pithecanthropus im Aufbau dieser Schädelgegend stark ab; sein Interorbitalindex liegt zwischen dem der niederen und anthropoiden Affen; Pithecanthropus zeigt also deutlich seine Sonderstellung.

An den Mediankurven (s. Fig. 8 bis 13) ist weiter der starke Augenbrauenbogen zu erkennen. Man kann am Bogen, den das ganze Stirnbein bildet, einen unteren Abschnitt, die Pars glabellaris (Fig. 10, n bis a) von der Pars cerebralis (a bis b) unterscheiden. Das Verhältnis der Sehnen beider Bogenstrecken beträgt (die längere = 100 gesetzt) beim rezenten Menschen im Mittel 26 bis 27, beim Neandertalmenschen über 40 (s. Tabelle), bei anthropoiden Affen 35 bis 40. Auch hier stehen die Primigeniusformen weit ab von der Sapiensgruppe (bei Spy II ist das Maß sehr schwer festzustellen, da das Nasion fehlt). Das Maß bei Pithecanthropus — nur durch Konstruktion des fehlenden Nasion zu erhalten, fällt umgekehrt in die Variationsbreite der rezenten Menschheit, in die allerdings auch viele Affen fallen. — Endlich zeigt Klaatsch (1908), daß ausnahmsweise Australier, einer aus seinem schönen Material, für diesen Index Werte wie der Neandertalmensch erreichen können (s. Tabelle; vgl. auch unten „Supraorbitalwulst“). Auch die Länge des ganzen Frontalbogens ist interessant, vor allem im Vergleich zu dem des Parietale. Beim Neandertaler ist das Stirnbein länger als das Scheitelbein. Das Scheitelbein mißt nur 82,7% von jenem; bei rezenten Menschen haben nur wenige diese Ziffer unter 100, fast alle über 100; umgekehrt Affen stets unter 100, der höchste Wert war sogar 88,6 — und der des Pithecanthropus ist 86. Er fällt also ebenfalls in die niederen Werte. Giuffrida-Ruggeri (1901) hat einen Melanesierschädel (nur einen unter sehr vielen) gefunden, der ebenfalls solch niederen Index hat (84,7!). Klaatsch (1908) dagegen unter Australiern keinen unter 90. In diesem Merkmal ist also Pithecanthropus und der Neandertaler niedrig organisiert, aber es gibt auch solche Sapiensformen.

Endlich hat Schwalbe an den Kurven noch die „fliehende Stirn“ analysiert. Sie kann bedingt sein entweder durch flache Neigung der Stirnbeinschuppe oder durch geringe Wölbung derselben (oder beides). Die Neigung des Stirnbeins drückt der Autor aus durch den Bregmawinkel (Fig. 14, bgf), d. h. den Winkel, welchen die Glabella-Bregmalinie mit der Glabella-Inionhorizontalen verbindet. Dieser Winkel (s. Tabelle) beträgt beim Neandertaler 44°, bei La Chapelle 45,5°, bei den Spy 45° und 50,5°, bei Krapina (C.) 52° (nach Gorjanović-Kramberger), bei Gibraltar (nach Sollas) 50°, also zwischen 44° und 52° bei allen Primigeniusformen.

Die Neandertalgruppe bleibt mit ihren Werten vom niedersten Wert des rezenten Menschen, den Schwalbe an seinem großen Material bei 53 fand, noch ab, aber Sollas fand einen Australierschädel mit einem Bregmawinkel von 51,3° und Klaatsch einen solchen mit 51°. Damit sind also solche extrem seltene Formen beim rezenten Menschen hier und da noch vorhanden und kommen denen mancher Primigeniusformen gleich. Dagegen bleibt gegen alle diese der Neandertalschädel selbst und der von Spy I weit zurück, um über 5°. Und noch viel weiter, um 12° bleibt der Wert des Pithecanthropus zurück, der 34 bis 38° beträgt (je nach der Entscheidung über die Lage des Bregma, die bezüglich zweier Punkte nicht ganz ins reine kommen kann). Jedenfalls bleibt Pithecanthropus innerhalb der Affenvariationsbreite, deren Winkelwerte bis 39,5 heraufreichen.

Ein stärker geneigtes Stirnbein wird aber nicht nur einen spitzigeren Bregmawinkel bedingen, sondern auch (bei gleichbleibender Größe des Knochens) eine Rückwärtsverschiebung des Bregma (bei steil aufgerichtetem Stirnbein wird das Bregma vorrücken). Man bestimmt die Lage des Fußpunktes einer vom Bregma auf die Horizontale gefällten Senkrechten (in Fig. 12 bf). Statt



Fig. 14. Mediankurve und Winkelkonstruktionen am Neandertalschädel. Nach Schwalbe (1901).

absolut zu messen, kann man den von der Stirn her auf der Basislinie durch den Fußpunkt abgeschnittenen Teil (also g bis f) in Prozenten der ganzen Länge ausdrücken und erhält den „Lageindex des Bregma“. Je höher dieser Lageindex, desto weiter ist das Bregmaende nach rückwärts umgelegt, desto „fliehender“ also die Stirn. Affen haben Werte von 42 und darüber (s. Tabelle), 42 erreicht auch Pithecanthropus. Rezente Menschen-

schädel haben meist einen Index um 30, doch steigt er hier und da bis 34 und einmal wurde (Sollas) ein Australier mit 36,8 gefunden. Das sind dann Werte, die der Neandertalgruppe zukommen, die gelegentlich 31,8 (Krapina), sonst 35 bis 38 hat; La Chapelle und Neandertal sind dabei die niedrigsten.

Die Wölbung des Stirnbeins hat Schwalbe durch 2 Ziffern bestimmt. Zunächst durch den „Stirnwinkel". Stirnwinkel (Fig. 14) nennt man den Winkel, den eine vom Glabellarpunkt an die Pars cerebralis des Schädels (also oberhalb a) angelegte Tangente mit der Glabella-Inionbasis bildet, also Winkel mgi in Figur 14. Dieser Winkel charakterisiert die Formen ausgezeichnet. Er ist (s. Tabelle) beim Menschen im Mittel etwa ein rechter, kann aber bis 73 heruntergehen, ja Sollas findet an jenem nun mehrfach genannten ausgesucht primitiven Australierschädel einen Winkel von nur 72,3°. Aber auch von solchen extremen heutigen Formen bleibt die Neandertalgruppe weit ab. Bei ihr erreicht die gewölbteste Stirne, Krapina C, doch nur 70°, während die anderen auf 67, 66, 65, ja Spy I sogar auf 57,5° heruntergehen. Sera (1910) hat für den Gibraltarfund 66° bestimmt (Sollas 73 bis 74; das erstere dürfte das richtige sein, da sonst alle Maße dieses Fossils nahe an das Neandertalindividuum herankommen). — Und nun trennt abermals eine Kluft und zwar eine sehr weite — 5° — die niederste Neandertalform vom Pithecanthropus, der mit einem Stirnwinkel von nur 52,5° weit in die Werte hineinrückt, die sonst nur Affen haben. Diese kommen nämlich herauf bis zu Winkeln von 56°, reichen also bis nahe an die untere Grenze der Neandertalgruppe (57,5°).

So erweist sich also der Stirnwinkel als ein ganz vorzügliches Diagnostikum.

An zweiter Stelle kann man den Krümmungswinkel des Stirnbeins bestimmen. Man verbindet (Fig. 14) die Stelle der höchsten Krümmung des Stirnbeins (Pars cerebralis; (Fig. 14, d) mit beiden Enden des Knochens (also mit Bregma [b] und Nasion [n]). Der Winkel b d n ist der Krümmungswinkel des Stirnbeins. Sein Wert ist außerordentlich schwankend, so variiert er z. B. bei den Affen von 171° bis herunter zu 144°. Und von da, d. h. von 143° an bis zu 119° liegen die Werte beim rezenten Menschen. Die der Neandertalgruppe sind 139 bis 141,5 bis 151 (für Neandertal und 2 Spy), liegen also gerade in der Berührungszone der Affen- und Menschenvariationsbreite, reichen aber in beide weit herein; ein zoologisch gut brauchbares Merkmal ist also dieser Winkel nicht.

Am Pithecanthropusschädel ist er nur durch Konstruktion zu erhalten (da das Nasion fehlt) und recht problematisch. Er wird zu 140 bis 152 angegeben, würde also wohl jedenfalls in dieselbe Gegend der Skala fallen wie die Neandertalgruppe.

An dritter Stelle kann man die Stirnbeinkrümmung dadurch auszudrücken suchen, daß man die Länge des Bogens mißt und mit der der Sehne vergleicht, die man zu diesem Bogen ziehen kann. Das gibt den „Krümmungsindex" des Stirnbeins; genau ebenso kann man den Krümmungsindex für die Pars cerebralis allein bestimmen (Bogen a bis b in Figur 14). Die Sehnenlänge wird in Prozenten der Bogenlänge ausgedrückt. Dieser Index beträgt beim rezenten Menschen 84 bis 94; beim Neandertalschädel ist er 87,2, fällt also in die menschliche Variationsbreite hinein; aber die Vergleichung von Affen zeigt, daß dieses Merkmal eben nicht geeignet ist, den Menschen als solchen zu charakterisieren, denn bei Affen beträgt dieser Index 89 bis 97. Pithecanthropus steht mit einem Index von 93 bis 96 (je nachdem man sich für die Lage des nicht ganz genau festgestellten Bregma entscheidet) an der äußersten menschlichen und äffischen Grenze.

Dagegen zeigt sich im Krümmungsindex der Cerebralstrecke allein, daß diese beim Neandertaler geringer gewölbt ist, als beim rezenten Menschen, denn dieser variiert hier von 88 bis 93 und jener hat 95,5, einen Wert, der bei vielen Affen vorkommt (94 bis 95) und den auch etwa Pithecanthropus hat. Von allen Methoden, die „fliehende Stirn" ziffernmäßig zu charakterisieren, erwies sich der Stirnwinkel am besten geeignet, nächstdem der Bregmawinkel und dann der Lageindex des Bregma.

Das sind die wichtigsten Punkte, die Schwalbe zur „Formanalyse" der Primigeniusgruppe und des Pithecanthropus anwandte und die sich seitdem in seiner und fremder Hand vorzüglich bewährt haben. Ehe auf die Folgerungen, die sich für die zoologische Stellung der Formen ergeben, näher eingegangen werden kann, müssen aber die einzelnen anderen Merkmale noch untersucht werden, die sich großenteils nicht ziffernmäßig ausdrücken lassen. Die wichtigsten Ziffern zeigt folgende Uebersicht noch einmal.

(Siehe Tabelle S. 348.)

Eine Reihe wichtiger, von der Sapiensform abweichender Merkmale lassen sich an einzelnen Knochen der Primigeniusschädel feststellen, aber nicht ziffernmäßig ausdrücken.

Schon den ersten Untersuchern fielen die starken Ueberaugenwülste auf. Auch beim rezenten Menschen kommen ja Wülste am oberen Rand der Augenhöhlen vor, sie gehen von der Glabella aus nach beiden Seiten, pflegen aber das äußere Drittel des

	Kalottenhöhenindex	Sehne von Pars cerebralis :glabella	Scheitelbeinindex	Bregmawinkel	Lageindex des Bregma	Stirnwinkel
Rezenter Mensch						
Grenzwert	68	23,3	119,1	66	—	—
Mittel	59	26—27	—	—	30,5	ca. 90
Grenzwert (Schwalbe)	52	31,8	89,3	53	34,3	73
Extremer Wert	48,9[1]) 47,5[2])	34,1[2]) 43,6[1])	84,7[4])	51[1])	36,8[2])	72,3[2])
Uebergangsformen						
Galley Hill	(48?)	—	—	52	—	82
Brünn	(51,22)	—	—	54	—	75
Brüx	ca. 48	24,2	—	46—51	—	ca. 74,7
Primigenius						
Gibraltar	40,0[3])	43(?)	—	50	—	(73-74)66[2])
Krapina C	—	—	—	52	—	70
Spy II	44,3	(34,4?)	96,7	50,5	35,2	67
Krapina D	42,2	—	—	50	31,8	66
Spy I	40,9	41,5	104,3	45	34,5	57,5
Neandertal	40,4	44,2	82,7	44	38,4	62
La Chapelle	40,5	39,0	100	45,5	36,5	65
Pithecanthropus	34,2	25—30	ca. 86	34—38	42	52,5
Affen: Grenzwerte	37,7	25—78	88,6	39,5	42—63	56

Die meisten Ziffern nach Schwalbe. Krapina: nach Gorjanovič-Kramberger (1906). La Chapelle: nach Boule (1911): Gibraltar: nach Sollas (1907). Außerdem: 1. nach Klaatsch, 2. nach Sollas, 3. nach Sera, 4. nach Giuffrida-Ruggeri.

Le Moustier ist weggelassen, teils weil jugendlich, teils weil die betreffenden Maße nicht publiziert oder nicht zu nehmen sind.

oberen Augenhöhlenrandes frei zu lassen, indem sie nach oben verstreichen; so entsteht hier ein Arcus superciliaris und außen davon ein Planum supraorbitale (Fig. 15), wie es



Fig. 15. Stirnbein eines Elsässers mit stark entwickeltem Arcus superciliaris und Stirnbein des Neandertalschädels (unteres Bild) mit Torus supraorbitalis. Nach Schwalbe (1906).

Schwalbe nannte. Die Neandertalart hat dagegen Wülste, die den ganzen oberen Augenhöhlenrand umgreifen, also noch außen bis auf den Jochfortsatz des Stirnbeins sich erstrecken, im Gegensatz zu jenen Arcus als Tori supraorbitales bezeichnet (Fig. 15). Klaatsch hat nachgewiesen, daß ausnahmsweise auch beim rezenten Menschen echte Tori vorkommen, er konnte solche an einigen Australiern feststellen. Für Funde diluvialer Schädel, um hier zwischen Primigenius- und Sapiensformen zu scheiden, ist indes jener Torus natürlich trotzdem von größter Bedeutung und wird zur Charakterisierung auch von Klaatsch und anderen stets erwähnt. Eine gute Vorstellung von der starken Wölbung, vom dachartigen Vorspringen dieser Augenränder geben ineinander gezeichnete Kurven, die durch die Mitte (Symmetrieebene) des Schädels und dieser parallel durch die Augenhöhle gelegt sind. Da springt die Augenhöhlendachkurve förmlich als Schnabel vor (Fig. 16, 17, 18).

Am Scheitelbein ist das Längenverhältnis des oberen (sagittalen) und unteren (temporalen) Randes von besonderer Bedeutung. Beim Menschen ist der temporale Rand stets kürzer als der sagittale, bei den Affen umgekehrt; dagegen kommt im Größenverhältnis der übrigen Ränder der Neandertaler dem rezenten Menschen gleich und beide zusammen differieren gegen die Affen. Aber auch jener erstgenannte Unterschied ist nicht spezifisch, denn ein Krapina- und der La Chapelleschäde



Fig. 16. Mediankurve des Schädels eines Elsässers mit lateraler Stirnkurve. Nach Schwalbe (1901).



Fig. 17. Mediankurve des Neandertalschädels. Nach Schwalbe (1901).



Fig. 18. Mediankurve von einem männlichen Schimpansenschädel. Nach Schwalbe (1901).

verhalten sich darin wie rezente Formen und umgekehrt konnte Giuffrida-Ruggeri (1901) Melanesierschädel finden, an denen wie beim Neandertaler der Schläfenbogen etwas, allerdings nur um wenige Millimeter, länger ist als der Scheitelbogen. Zur Charakterisierung der Neandertalgruppe gegen die gesamte Menschheit in all ihren extremen Varianten genügt also — wie zu erwarten war — das Merkmal nicht, aber es ist z. B. gegen die europäischen Diluvialrassen der Rezensform oder die heutigen Europäer ein deutliches Unterscheidungsmerkmal und an sich eine primitive und interessante Eigenschaft.

Für eine Anzahl Merkmale am Hinterhaupt- und Schläfenbein sind Klaatsch's Arbeiten (1902, 1909) grundlegend geworden: Spy, Krapina und Le Moustier haben am Hinterhaupt keine Protuberantia occipitalis; dafür besteht ein starker querer Inionwulst mit medianer Einziehung; über dem Inionwulst findet sich eine beträchtliche „Fossa supratoralis“. Am Temporale ist das Auffälligste die Schwäche des Processus mastoideus, der ein schwacher, an die Crista mastoidea des Gorilla erinnernder Wulst ist (Klaatsch). An Spy, Krapina und La Chapelle fand man (Fraipont, Gorjanovic-Kramberger, Boule und besonders Klaatsch), daß das Tympanikum zu einem mächtigen und dicken Knochenring um den Gehörgang herum ausgebildet war. Die Wurzel des Jochbogens ist verdickt, dieser bildet einen leichten Bogen nach oben usw.

Es muß für viele Einzelheiten auf die Originalarbeiten verwiesen werden, insbesondere auf Klaatsch. Am wenigsten genau sind unsere Kenntnisse über die eigentlichen Gesichtsknochen, die bei allen Funden mehr oder weniger zerstört sind. Immerhin lassen einzelne doch einiges erkennen. Die Augenhöhlen müssen groß, rundlich gewesen sein, die Nasenöffnung groß, breit; die Jugalbreite ist ebenfalls beträchtlich und das ganze Gesicht ziemlich lang, dabei im ganzen stark nach vorn gebaut (Gesichtsprognathie, nicht alveoläre Prognathie).

Sehr vielfach sind aber nun wieder unsere Erfahrungen über den Unterkiefer. Neben den Beschreibungen der einzelnen Kiefer (je im Anschluß an die des Schädels) sind besonders die schönen Untersuchungen von Walkhoff (1902, 1903), dann wieder Klaatsch (l. c. und 1909) zu nennen. Am Unterkiefer ist das Auffallendste seine allgemeine Mächtigkeit und Plumpheit und dann das Fehlen des Kinnes (s. Fig. 19). Der mächtigste von allen ist der des Heidelbergers (Fig 19), der in seinen Dimensionen von den rezenten so stark abweicht, daß man ihn ohne Zähne vielleicht für den eines Anthropoiden gehalten hätte (Schötensack). An diesem Kiefer ist die Kinn-

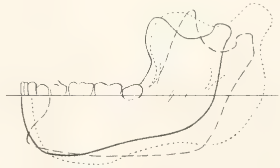


Fig. 19. Unterkiefer-„Diagramme“ der Unterkiefer des Heidelbergensis ·········, des Moustierfundes ——— und eines rezenten Europäers — — — —. Nach Klaatsch (1909).

platte vorn völlig gerundet, ohne jede Andeutung eines Kinnes; auf der Innenseite dieser besonders dicken Kinnplatte fehlt die

Spina mentalis, dafür ist als Ursprungsstelle des Musculus Genioglossus eine paarige Grube ausgebildet. Der Basalrand der Kinnplatte zeigt eine Einbuchtung, die Incisura submentalis Klaatsch's. Der horizontale Kieferast ist hinten im Bereich des hintersten Backzahns besonders dick, sein oberer Rand ist hinter dem Weisheitszahn zu einem „Trigonum postmolare" verbreitert. Der aufsteigende Ast ist besonders breit, 60 mm gegen z. B. rund 37 des rezenten Europäers. Der Ast steigt sehr steil auf, seine obere Inzisur ist äußerst gering. Der Gelenkhöcker ist besonders groß.

Sehr ähnlich sind im ganzen die Unterkiefer des Primigeniusmenschen. Alle zeichnen sich durch starke Dicke und Massigkeit aus, das Kinn beginnt bei einzelnen als leichte Anschwellung, stets fehlt die Spina mentalis. Aber die Form der Incisura mandibulae und andere Einzelheiten lassen die Abtrennung des Heidelbergers von ihnen doch gerechtfertigt erscheinen. So bilden die zum Teil recht gut erhaltenen Unterkiefer von Krapina und Spy, dann die Reste solcher von Krapina, La Naulette, Ochos, Schipka, dann die neuesten tadellosen Funde von Le Moustier und La Chapelle eine ausgezeichnete Reihe. — Es ist hier unmöglich, auf die außerordentlich interessanten, aber sehr schwierigen osteologischen Einzelheiten einzugehen, es muß auf Klaatsch's Arbeiten verwiesen werden. Walkhoff hat das Verdienst durch Benützung der Röntgenmethode über manche Punkte noch genaueren Aufschluß verschafft zu haben. So wurde die Natur des Schipkakiefers endgültig entschieden (s. oben Schipkafund). Es handelt sich um einen Kiefer eines etwa 10-jährigen Kindes. Schon der Kinderkiefer des Primigeniusmenschen hatte also gewaltige Dicke und Stärke. Walkhoff konnte das an einem entsprechenden Kiefer von Predmost ebenfalls nachweisen. Auch Klaatsch's Moustierfund, der ja ebenfalls ein jugendliches Individuum ist, bestätigt das glänzend. — Gerade von Unterkiefern existieren noch einige andere Funde, die nach diesen neueren Methoden nicht untersucht sind, aber sehr wahrscheinlich hierher gehören, so der Kiefer von Malarnaud (Ariége) und der von Arcy (Yonne). — Mortillet (1900) verzeichnet oder beschreibt diese und einige zweifelhafte Funde.

Die Zähne des Neandertalmenschen sind ebenfalls charakteristisch. Sie zeichnen sich durch Größe, vor allem die Backzähne, aus. Die Zahnreihe ist eine geschlossene, der Eckzahn ragt nicht vor (die Zähne des Heidelbergers sind ihnen gleich). Die Kaufläche trägt vielfach Schmelzfalten, und hat ein reich ausgebildetes Relief; die Höcker der Molaren pflegen gut ausgebildet zu sein. Im Gegensatz zu rezenten Menschen tragen auch die Schneidezähne öfter auf der Innenseite Schmelzrunzeln, während das dort nur ganz ausnahmsweise vorkommt. Die Pulpahöhlen der Zähne des Heidelbergensis sind gegen rezent europäische außergewöhnlich groß (heutige Primitive?). Eine ganz eigentümliche Erscheinung zeigen die Krapinazähne. Gorjanović-Kramberger und Adloff (1908) haben an den Krapinazähnen ein ganz eigenartiges Verhalten festgestellt. Gorjanović-Kramberger zeigt, daß etwa 50% der Backzähne keine normalen Wurzeln haben, die Wurzeln sind verschmolzen, oft zu Zylinderformen umgewandelt, mit „Deckel" versehen usw. Eine Erklärung für diese beim rezenten Menschen recht seltene Erscheinung ist nicht zu geben. Die Diskussion derselben seitens der beiden Autoren (Anatomischer Anzeiger 1907, 1908, 1909 usw.) über die phylogenetische Bedeutung dieser Dinge ist wohl unnötig groß geworden, es wird wohl aus solchen anomalen Bildungen (die einmal auftreten und sich dann wohl nach Analogie anderer Mißbildungen „mendelnd" vererben) für die Stammesgeschichte gar nichts zu schließen sein und man wird weder eine genealogische Verwandtschaft der Krapinamenschen mit irgendwelchen anderen (Spy oder aber rezenten) damit begründen, noch aber widerlegen können.

Das übrige Skelett ist lange nicht so genau bearbeitet worden als der Schädel. Klaatsch hat zuerst und dann wiederholt darauf hingewiesen, wie wichtig und wie ergebnisreich diese Erforschung ist, und hat eine Reihe wichtiger Punkte angegeben. Ueber das Stammskelett wissen wir fast nichts. Dagegen erwiesen sich die Extremitätenknochen zum Teil als äußerst charakteristisch für die Primigeniusgruppe.

Die Proportionen der Arme und Beine sind typisch menschliche und zwar europäische. Sie weichen von denen der Australier weit ab, da diese längere Beine besitzen (Klaatsch). Dadurch unterscheiden sie sich auch scharf von den Negern, mit denen Klaatsch den Neandertaler neuerlich in gewisse Beziehungen bringen möchte.

Von einzelnen Extremitätenknochen ist zunächst das Pithecanthropusfemur von größtem Interesse. Leider beschränken sich unsere Kenntnisse auf die kurzen Angaben und Abbildungen, die Dubois gegeben hat. Danach ist es ein typisch menschlicher Oberschenkel, der nichts vom Affen an sich hat.

Die Extremitätenknochen der Neandertalgruppe sind alle sehr massig, plump. Der Oberschenkel ist stark und (bei allen!) typisch gekrümmt, der Schaft bleibt bis hart ans untere Gelenkende schmächtig, um sich dann sehr rasch zu verbreitern, wie es Klaatsch (1901) beschreibt. Er schildert weiter die Krümmung des Radius; Fischer

(1906) drückt diese dann ziffernmäßig aus, gibt weiter eine Ziffer für die eigenartige Erhebung der Kuppe des Olecranon an den Neandertalulnen. — Noch zahlreiche andere Einzelheiten könnten genannt werden, auf die aber hier verzichtet werden soll. Neuerdings hat Klaatsch (1910) im Vergleich mit der „Aurignacrasse" am Skelett des Neandertalensis nochmals eine Menge osteologischer Punkte untersucht und beschrieben (es muß auf seine Arbeiten verwiesen werden).

Das Gehirn.

Zunächst hat man versucht, über die Größe des Schädelinnenraumes — und damit des Gehirns, sich Vorstellungen zu machen. Der Inhalt des Neandertalschädels ist sehr gering. Schwalbe (1901) schätzt ihn, ähnlich wie Huxley, Schaafhausen u. a. auf rund 1230 ccm. Wenn man die Größe (Länge, Breite) des Schädels berücksichtigt, muß man Schwalbe zustimmen, daß derartig kleiner Inhalt bei rezenten, entsprechend großen Schädeln nicht vorkommt. Die Bestimmung beruht allerdings nur auf Berechnung und Schätzung, ein Fehler ist ihr aber nicht nachweisbar. Um so mehr überrascht es, daß beim La Chapelleschädel, den man exakt messen kann, sich ein viel größerer Inhalt ergab. Boule (1909) mißt (mit Hirse und Bleischrot) 1626 ccm! — Einstweilen ist dieses Mißverhältnis nicht zu erklären.

Durch die gute Erhaltung des La Chapellefundes ist es möglich gewesen, einen Schädelausguß herzustellen und unsere Kenntnisse über die allgemeine Form des Gehirns wesentlich zu vertiefen.

Der Gehirnabguß (d. h. also Schädelausguß) dieses Schädels zeigt im ganzen, wie Boule und Anthony (1911) auseinandersetzen, im allgemeinen menschliche Formen und menschliche Größen. Aber sie fanden im einzelnen eine große Menge primitive Merkmale. Das Stirnhirn hat nach vorn eine Art Orbitalschnabel wie Anthropoidengehirne, das Stirnhirn ist im ganzen etwas geringer entwickelt, besonders der linke Lappen ist in seinen unteren Teilen nicht stark entfaltet, so daß die Autoren eine geringere Sprachentwickelung annehmen. Die Sylvische Spalte scheint breit zu sein, ein starker Sulcus lunatus scheint vorhanden zu sein, die Medulla ziemlich schief angesetzt zu haben, alles Merkmale, die an Affenhirne gemahnen. Weitere Einzelheiten hier zu bringen, ist unmöglich. Das Gehirn des La Quina-Schädels zeigt ebenfalls gewisse primitive Züge (s. Anthony, Revue anthropologique 1913 No. 3).

Ueber den Pithecanthropus läßt sich nur ganz wenig aussagen; man darf wohl seinen Gehirnraum auf etwa 850 bis höchstens 1000 ccm schätzen (wobei als Vergleich angegeben sein mag, daß heutige Anthropoiden wohl 600 ccm nicht überschreiten. — Dubois (1899) hat versucht, auch über das Oberflächenrelief einiges zu eruieren, vor allem, daß die dritte Stirnwindung (Brocas Sprachzentrum!) viel stärker entwickelt sein soll als bei Affen, aber ebensoviel schwächer als beim Menschen.

Ueber sonstige Weichteile der fossilen Hominiden wissen wir nichts; man kann aus manchen Punkten des Knochenreliefs auf kräftige Muskeln schließen, aber einwandfreie Einzelheiten sind bisher nicht bekannt geworden.

b) Zoologische Stellung des Pithecanthropus, Heidelbergensis und Neandertalensis und damit verglichener fossiler Formen. Ueber die zoologische Stellung der ganzen Gruppe der Neandertal-ähnlichen Formen kann man erst seit den neuen Untersuchungen, die wir Schwalbe, Klaatsch u. A. verdanken, einigermaßen ein Urteil haben. — Vorher, vor allem ehe Schwalbe seine ziffernmäßige Analyse vornahm, konnte man nur Meinungen gegen Meinungen setzen. Wohl hatten eine große Anzahl Forscher die auffallenden Merkmale einer Reihe jener Schädel erkannt und einer bestimmten Rasse zugeschrieben. Quatrefages und Hamy haben in ihren berühmten „Crania ethnica" 1873 eine solche für sie aufgestellt. Ihre Benennung geschah nach einem Schädelfund, der im Jahre 1700 bei Kannstatt (bei Stuttgart) gemacht wurde. — Das Folgende nach Schwalbe 1906. — Man hat Mammutknochen gefunden und man scheint in deren Nähe den Schädel und Topfscherben und in einiger Nähe wohl auch Reihengräber gefunden zu haben. Es kann heute als ganz sicher behauptet werden, daß der Schädel keinenfalls diluvial ist. Aber er galt später als mit jenen Mammutknochen gleichaltrig, wurde mehrfach beschrieben, 1870 an Quatrefages nach Paris gesandt und von ihm in seinem großen Schädelwerke abgebildet. Da er nun zeitlich der zuerst entdeckte Fund sei, wollte der französische Autor nach ihm und nicht nach dem Neandertaler den Typus benennen. Denn er glaubte am Kannstatter Schädelfragment dieselben Merkmale feststellen zu können, wie an jenem: Starke Augenbrauenwülste und eine fliehende Stirn. So stellte er die „Race de Canstadt" auf. Der neandertaloide Charakter des Kannstatter Fundes wurde schon mehrfach angezweifelt, zuletzt hat auch hier G. Schwalbe (1906) wirklich bewiesen und ziffernmäßig festgestellt, daß sich das Kannstatter Schädelstück in keinem einzigen Punkt von heutigen Schädeln der zentraleuropäischen Bevölkerung unterscheidet, daß es ein ganz gewöhnlicher — und wie eine

kritische Prüfung der ganzen „Geschichte" des Stückes zeigt — rezenter Schädel ist. Weder die Augenbrauenwülste noch die Form des Stirnbogens weichen irgendwie von vielen heutigen Schädeln ab. Damit ist wohl der Name „race de Cannstadt" definitiv erledigt. Aber daß man die alten Formen zusammenfassen wollte, zeigt doch, daß man ihre Sonderheit wohl bemerkte.

Was heute die Merkmale sind, die erlauben und zwingen, besondere Gruppen anzunehmen, das geht aus der obigen Beschreibung und der Tabelle hervor.

Wenn man die Formen vergleicht, unter sich, mit Affen und rezenten Menschen, ergeben sich folgende Punkte, die hauptsächlich nach Schwalbe aufgestellt sind, für die alle entweder Ziffern oder doch genaue deskriptive Angaben vorliegen (s. Tabelle oben S. 348): 1. Die Schädel und Skelette von Neandertal, Spy, Krapina, La Chapelle, Le Moustier, Gibraltar haben so viele übereinstimmende Merkmale, daß sie mit völliger Sicherheit einer engen Gruppe angehören. 2. Die an dieser Gruppe gefundenen Merkmale sind a) solche, die der rezente Mensch auch hat, aber kein Affe, sie ist also menschlich; b) Merkmale, die kein einziger rezenter Mensch in dieser Kombination hat, die Gruppe ist also innerhalb der Menschheit eine besondere; c) diese besonderen Merkmale liegen von der menschlichen Variationsbreite aus in der Richtung nach der der Affen, besonders der Anthropoiden. 3. Der Pithecanthropusschädel fällt durch eine ganze Reihe von Merkmalen aus dieser Gruppe heraus — stets in der Richtung nach den Affen; man kann ihn daher a) füglich nicht mehr zu den Menschen rechnen; aber b) fallen eine Anzahl Merkmale aus der Variationsbreite aller Affen heraus, so daß er auch zu ihnen nicht paßt. 4. Es gibt diluviale menschliche Schädel — deren Beschreibung oben noch nicht gegeben ist, die aber in die Tabelle aufgenommen sind als „sogenannte Uebergangsformen" — die einzelne Merkmale der ersten Gruppe — neandertaloide — an sich tragen. 5. Der Heidelberger Unterkiefer ist eben nur dieser eine Knochen, so daß dieser Fund nicht so sicher zu beurteilen ist; er scheint aber aus der Neandertalgruppe in der Richtung nach unten herausgesetzt werden zu müssen.

Zu diesen kurzen, das Ergebnis zusammenfassenden Sätzen sind folgende Erläuterungen zu geben. An der Zusammengehörigkeit der Neandertalgruppe scheint niemand mehr zu zweifeln. Wohl aber bestehen Meinungsverschiedenheiten, wie weit ab man sie vom rezenten Menschen stellen soll. Zunächst wehren sich eine Reihe von Autoren dagegen, für sie eine eigene Species anzunehmen. Da es scharfe Grenzen zwischen Species, Subspecies usw. nicht gibt, vor allem dann nicht, wenn die eine Species etwa der Vorfahr der anderen war, ist es wohl einfach als Geschmackssache zu bezeichnen, wie nahe man die Formen rücken will. Man hat versucht, zu zeigen, daß auch rezente Formen neandertaloide Eigenschaften haben. Sollas (l. c.) hat an einem Australierschädel, Giuffrida-Ruggeri (l. c.) an Melanesiern, Klaatsch (l. c.) an Australiern, endlich Stolyhwo (Bulletin de l'Académie des Sciences Krakau 1908) an einem Schädel aus einem eisenzeitlichen Kurghan von Novosiolka diesen Beweis erbringen wollen. Die drei ersteren konnten nur zeigen, daß die Variationsgrenzen, die Schwalbe für den rezenten Menschen gefunden hatte, bei Vergrößerung durch ausgesuchtes Material etwas nach abwärts erweitert wurden — aber die Sonderstellung der Neandertalgruppe bleibt, wie die Tabelle zeigt, wo diese extremen Werte, die diese Autoren fanden, alle mit vermerkt sind. Klaatsch konnte (l. c.) zeigen, daß tatsächlich die Australier außerordentlich primitiv sind; er nennt manche ihrer Schädelmerkmale präneandertaloid; sie hätten Merkmale bewahrt, die die Neandertalgruppe verloren hätte. Aber das beweist natürlich nichts gegen die Sonderstellung dieser Gruppe — die übrigens Klaatsch voll anerkennt und begründen half —, es wird nur für die Beurteilung des genealogischen Verhältnisses von Primigenius und Sapiens von Bedeutung. Stolyhwo endlich hat versucht, seinen Nowosiolkaschädel als neandertaloid zu erweisen: in keinem einzigen Punkte obiger Tabelle fallen die von Stolyhwo gegebenen Werte der Schwalbeschen Meßpunkte außerhalb der rezent-menschlichen Grenzwerte — der Schädel ist also einfach ein rezenter und verdient vergessen und ignoriert zu werden.

Ganz ebenso hat sich erwiesen, daß einzelne als neandertaloid bezeichnete „Friesenschädel", der „Batavus genuinus", der schon unter Virchow, Spengel u. A. Berühmtheit erlangte, alle in die menschliche Variationsbreite fallen, keiner den Schwalbeschen Zahlenkriterien standhält.

Wohl kann man also hier und da an einem Schädel eine Einzeleigenschaft finden, die an die entsprechende des Neandertalers erinnert, oder ihr auch gleichkommt — z. B. Klaatsch's Tori supraorbitales an Australiern —, aber die den diluvialen Primigeniusfunden eigene Kombination von Merkmalen wurde bisher niemals nachgewiesen. Man findet ja auch einzelne gorilloide oder orangoide Merkmale an einzelnen rezenten Menschenschädeln, sie bleiben doch spezifisch getrennt von Gorillas oder Orangs. — Die Neandertalgruppe ist ebenfalls als spezifisch getrennt erwiesen.

Czekanowski gibt (Anthropologisches Korrespondenzblatt 1909) eine sehr hübsche Methode an, die spezifischen ziffernmäßig gefaßten Unterschiede graphisch zur Darstellung zu bringen; man kann damit deutlich zeigen, wie einzelnen vorher zweifelhaften Formen ihre Stellung anzuweisen ist; er bestätigt damit vollauf die Schwalbeschen Ergebnisse (vgl. indessen die Einwände von Poniatowski, im Archiv für Antropologie 1911).

Noch innerhalb des Diluviums nun hat man eine Reihe von Funden — sie sind oben aufgezählt —, die je in mehreren Merkmalen an die unterste Grenze der rezent-menschlichen Variationsbreite treten, ohne diese in einzelnen zu überschreiten. Morphologisch stellen sie ganz ohne Zweifel Zwischen- oder Uebergangsformen dar. Walkhoff (1903) hat an der Konfiguration der Kinngegend des Unterkiefers einen förmlich stufenweisen Uebergang dieser Fundreihen zeigen können, die Schwalbeschen Meßziffern ordnen sich — wie die Tabelle oben zeigt — sehr schön zwischen die beiden Gruppen ein. Dabei kann man wohl im allgemeinen sagen, die Funde nehmen eine gewisse Reihenfolge ein, so daß Galley Hill der rezenten Form am nächsten kommt, daran schließt sich abwärts Brünn, dann Brüx. Noch einige andere Formen dürften hierher gehören, vielleicht Predmost und andere. Es gab also diluviale Formen, die im anatomischen Bau noch Anklänge an und Reste von Primigeniuseigenschaften besaßen, im übrigen aber Sapiensformen darstellen. Endlich zeigt auch der Aurignacfund, dessen Anatomie unten behandelt werden wird, deutliche Hinweise auf den Neandertaltypus, so daß er vielleicht „morphologisch" (!) ebenfalls als eine (eigene) „Uebergangsform", aber doch spezifisch deutlich und sicher von der Neandertalgruppe getrennt, angesehen werden kann.

Schließlich sei noch erwähnt, daß natürlich auch die Species primigenius-neandertalensis in sich variiert, auf keine Weise auffällig, aber wie zu erwarten, deutlich individuell variierend. Schwalbe hat (1906) für einzelne Merkmale gezeigt, daß die Variationen geringer sind als entsprechende etwa der heutigen Elsässer. Gorjanović-Kramberger wollte auf Grund solcher Unterschiede innerhalb der Art Varietäten aufstellen — das geht wohl sicher nicht an.

Die Bewertung der Eigenschaften des Pithecanthropus ist ebenfalls noch strittig. Kollmann (1905) hält – aber ohne einen neuen Beweis seinerseits oder eine Widerlegung der Schwalbeschen Beweispunkte — das Schädeldach für das eines großen Affen. Wenn es Klaatsch für eine Form hält, die den Weg vom gemeinsamen Menschen- und Affenvorfahren nach der Seite der Affenbahn schon beschritten hatte — er sagt damit nicht, daß es ein Affe ist —, so dürfte das, zumal wenn man das geologische Alter berücksichtigt, eine Meinung sein, die viel für sich hat. — Damit wäre noch kurz die genealogische Stellung zu erörtern, nachdem die morphologische wohl als geklärt angesehen werden kann.

Auch da stehen sich die Meinungen noch im Kampfe entgegen. Die einzelnen Theorien sind im Artikel „Anthropogenese" (Bd. I, S. 472) dargestellt, insbesondere der Standpunkt Klaatschs (l. c. S. 477) und Schwalbes (l. c. S. 480). Danach kann man also als sicher annehmen, daß der Homo primigenius eine alte, wenn auch nicht die älteste Ausprägungsform des Menschen ist. Sie ist entweder — und das ist bei weitem das wahrscheinlichste — die direkte Vorfahrenform, deren Nachkommen zunächst jene als „Uebergangsformen" bezeichnete Gruppe und dann der rezente Europäer waren. Daß die unveränderte oder fast unveränderte Vorfahrenform noch eine Zeit lang je neben den abgeänderten Deszendenten lebten, wäre dabei auf keine Weise auffällig und unerklärlich. Oder aber die Neandertalgruppe stand neben unserer eigentlichen, uns heute noch nicht bekannten direkten Vorfahrenform als deren nächster Bruder (dabei ist das geologische Alter des Galley-Hillfundes, das als ganz altquartär angegeben wird, auffällig und mit den anderen Tatsachen nicht vereinbar). — Genau dieselben Möglichkeiten und Wahrscheinlichkeiten bestehen dann von der Neandertalgruppe aus rückwärts zum Heidelberger Fund und Pithecanthropus. Der Heidelberger könnte der direkten Vorfahrenstufe des Neandertalers angehört haben oder daneben gestanden sein. Pithecanthropus ist als direkter Vorfahr geologisch zu jung; daß ihn Schwalbe als eine frühe Form auf der Bahn vom generalisierten Primaten zum Menschen, Klaatsch als eine solche auf der Bahn zum Affen ansieht, zeigt aufs beste seine morphologische Primitivstellung, die er eben bis in eine relativ späte Zeit relativ unverändert bewahrt hat. Der Heidelberger könnte ganz gut sein europäischer älterer Bruder sein. Vielleicht werden die neuen noch nicht wissenschaftlich veröffentlichten englischen Funde da noch neue Gesichtspunkte ergeben. — Unter allen Umständen sind alle die genannten Funde fossiler Hominiden außerordentlich wichtige Reste, die uns den Weg der Menschwerdung weisen helfen.

2. Die Sapiensformen. Die Schilderung der morphologischen Merkmale der Schädel aus der Neandertalgruppe mußte etwas aus-

führlich sein, weil es galt, ganz eigentümliche, von den heutigen abweichende Formen zu charakterisieren, ihre Sonderstellung zu beweisen, ihre Sonderform zu verstehen. Die fossilen Schädel, die man zur Sapiensgruppe, also zum heutigen Menschen rechnen muß, bedürfen anatomisch nur einer ganz kurzen Beschreibung; da genügt im allgemeinen der Hinweis, daß es eben Formen sind, die den heutigen völlig entsprechen.

Immerhin kann man auch innerhalb dieser ganzen hierhergehörigen Fossilienreihe deutliche Unterschiede feststellen. Sie entsprechen nach Größe, Umfang und Eigenart ganz den Unterschieden, die wir innerhalb der heutigen Menschheit als „Rassenunterschiede" bezeichnen; so ist es also im einzelnen nicht immer leicht zu beurteilen, was wirklicher, eine Rasse auszeichnender Charakter, und was durch die Umwelt bedingt ist (z. B. Retroversion der Tibia usw. — vgl. den Artikel „Rasse", Bd. VIII, S. 82).

Daß also verschiedene Typen bestehen — sagen wir Rassen —, scheint ganz sicher zu sein; trotzdem man für manche nur je ein einziges Individuum hat, dürfte man doch die Aufstellung solcher Typen wagen, man wird ohne weiteres dem Anatomen, der eine solche Form beschreibt und als typisch aufstellt, hier Glauben schenken dürfen; so hat also z. B. Klaatsch völlig Recht, wenn er die Aurignacform als eine besondere und eigene Rasse auffaßt.

Ebenso dürfte der Cro-Magnonfund (der alte Mann) einen eigenen Rassentypus darstellen. Aber über die gegenseitigen Beziehungen dieser Formen wissen wir noch so wenig, da schweben die geäußerten Ansichten alle derart in der Luft, daß hier kein Versuch gewagt werden kann, in allgemeiner Darstellung solche Beziehungen aufzuweisen. So mögen nur ganz kurze Angaben über die wichtigsten Merkmale hier folgen.

Aurignac.

Die Anatomie des Aurignacskelettes ist von Klaatsch (1910), ausführlich dargestellt worden. Es geht daraus mit völliger Sicherheit hervor, daß es sich um eine eigene Form, die „Aurignacrasse" handelt. Der Schädel (Fig. 20) ist sehr gut gewölbt, seine Meßwerte fallen in allen Punkten der Schwalbeschen Neandertalanalyse in die Variationsbreite des rezenten Menschen. Tori supraorbitales fehlen. Der Schädel ist sehr lang, schmal (Index 65,7). — Der Schädel zeigt in einer Reihe von Punkten größte Aehnlichkeit mit dem von Brünn, in anderen weicht er von diesem gegen die rezente Europäerform hin ab. Das Gesicht ist nicht schmal, aber auch nicht niedrig; ziemlich orthognath. Die Nasenöffnung länglich, herzförmig, die Augenhöhlen nach außen gesenkt, mit etwas geraden Rändern.

Der Unterkiefer ist schmal, mit deutlich entwickeltem Kinn. Am Extremitätenskelett ist nichts von den Krümmungen und der Derbheit der Neandertalknochen. Klaatsch findet eine Menge Merkmale, die an den Cro-Magnontypus, eine Menge, die an den spätdiluvialen Chanceladetypus erinnern.

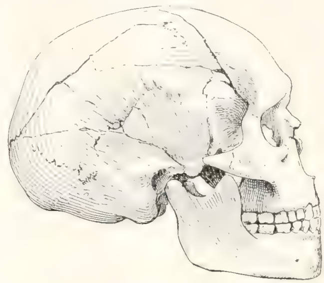


Fig. 20. Aurignacschädel. Nach Klaatsch und Hauser (1910).

Man wird ihm völlig Recht geben, wenn er da an genetische Beziehungen denkt, derart, daß der Chanceladetypus manches vom Aurignac erhalten hätte, anderes aber vom Neandertaltypus.

Wenn dagegen Klaatsch die Entwickelung des Aurignactypus aus dem Neandertaler für ausgeschlossen hält, wird man nicht ohne weiteres folgen, viele Merkmale des Aurignacmenschen fallen sehr gut in die Richtung und Wegstrecke, die vom Neandertaler zum rezenten Menschen führen. Auch der Cro-Magnontypus könnte als Fortbildung vom Aurignac aufgefaßt werden, aber wir können heute noch nicht sicher sagen, wie die einzelnen genealogischen Linien gehen, es können sterile Seitensprossen dabei sein, es können auch, wie Klaatsch ganz mit Recht sagt, Mischungen der einzelnen vorher differenzierten Formen stattgefunden haben. Auch die geologischen Altersverhältnisse der einzelnen Funde machen der genealogischen Deutung manche Schwierigkeit.

Jedenfalls haben wir es also im Aurignacfund mit einer eigenen Form zu tun, die nicht zur Neandertal-, sondern zur Sapiensgruppe gehört, sicher aus dem älteren Aurignacien stammt, so daß wir also deutlich und sicher zwei Formen diluvial vertreten haben.

Endlich sei noch kurz erwähnt, daß Klaatsch am Aurignacskelett Merkmale findet, die an die von orangutanähnlichen

Primaten, am Neandertalskelett solche, die an gorilloide Formen erinnern; er verwendet das zu phylogenetischen Hypothesen (vgl. den Artikel „Anthropogenese“, Bd. I, S. 477). Es handelt sich aber ausschließlich um Konvergenzerscheinungen, nicht um phyletische Abhängigkeit, so daß jene Folgerungen meist abgelehnt wurden.

Cro-Magnon.

Die Skelette von Cro-Magnon zeichnen sich durch kräftige Statur und starke Knochen aus. Der alte Mann soll über 1,80 m lang gewesen sein, nach Berechnung aus Extremitätenknochen (Aurignac 1,60 m groß nach Klaatsch). Der Schädel ist groß, lang (Index 72 bis 74), tadellos gewölbt (Fig. 21), faßt 1590 ccm, der der Frau 1490 ccm.

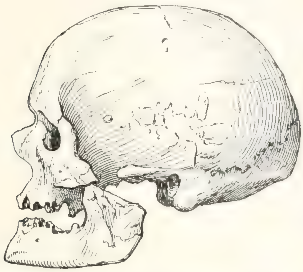


Fig. 21. Cro-Magnonschädel (alter Mann). Nach Quatrefages und Hamy (1873).

Das Obergesicht ist orthognath, das Gesicht breit. Die Augenhöhlen sind sehr niedrig, breit, nach außen abfallend. Das Kinn ist stark entwickelt. Die Skelette sind nicht ganz identisch, doch kann man das noch in den Bereich individueller Variationen setzen.

Laugerie-Basse.

Nach dem Maß des Oberschenkels war der Mann 1,65 m groß; die Knochen sind kräftig und derb. Der Schädel ist ebenfalls gut gewölbt, mit gerader Stirn, orthognath, lang (Index 73,2).

Chancelade.

Dieses Skelett hat, wie oben schon angedeutet, eine ganze Reihe Merkmale, auf Grund deren es Klaatsch mit Recht als besonders wichtig erklärte. Der Schädel ist wohl gewölbt, mit hoher, breiter Stirn (dabei wie die beiden vorigen dolichocephal). Aber die Extremitäten erinnern in manchen Merkmalen an neandertaloide Verhältnisse. Die Extremitäten sind relativ klein, die Körpergröße dürfte nur etwa 1,50 m betragen haben. Humerus und Femur sind kurz, derb, plump, das Femur gekrümmt, mit relativ dicken Enden; neben der Testutschen Beschreibung (1889) macht besonders Klaatsch (1910) auf all diese Punkte aufmerksam.

Auf Grund dieser Angaben Klaatschs darf man vielleicht das Chanceladeskelett von den anderen trennen, aber das bedarf noch sehr der Nachuntersuchung. Meist faßt man alle drei zusammen und spricht sie als „Cro-Magnonrasse“ an. Mortillet (1900) hat aber ganz recht, wenn er meint, man solle die Rasse nach dem Fund benennen, der wirklich ganz einwandfrei datiert ist und schlägt vor, sie „race de Laugerie“ zu nennen. Zur Laugerierasse gehörten dann geologisch mit Sicherheit „Laugerie“, „Chancelade“ und „Sorde“ — ferner, falls alt, sonst als die alte Form gut wiederholendes jüngeres Exemplar: Cro-Magnon (Chancelade aber vielleicht aus anatomischen Gründen doch nicht). Der eben erwähnte Schädel von Sorde (Departement Landes — gefunden 1872) ist sehr schlecht erhalten, soll aber ganz dem von Laugerie gleichen, die Lagerung in einer Magdalénienbestattung war ganz einwandfrei.

Zu dieser Laugerierasse, d. h. wie er sagt, zur Cro-Magnonrasse rechnet Verneau (1906) eine Anzahl von Skeletten aus den Grimaldigrotten. Unter den obersten, schlecht erhaltenen und anthropologisch unverwertbaren Knochenresten — 5 m tiefer — fand sich ein männliches Skelett. Verneau zeigt, daß es sich um einen sehr typischen Vertreter der Cro-Magnonrasse handelt. Die Körpergröße berechnet er auf 1,89 m oder 1,94 m. — Diesem Skelett gesellt Verneau die von der Grotte du Cavillon, zwei von Barma Grande und von Baousso da Torre bei — sie alle werden dieser Rasse zugezählt, ihre durchschnittliche Körpergröße ist 1,82 oder 1,87 (je nach der Berechnungsmethode). Der Schädel gleicht dem typischen Cro-Magnonschädel.

So hätte man also wahrscheinlich die Aurignacrasse (Hauser-Klaatsch's Fund von Combe-Capelle) im „Aurignacien“ und die Laugerierasse im „Magdalénien“.

Eine anatomische Beschreibung einer ganzen Anzahl anderer Skelettreste aus dem Diluvium muß hier weggelassen werden. Teilweise handelt es sich um Bruchstücke von Schädeln, so daß man sie nur im allgemeinen von der Neandertalgruppe ausschließen, nicht aber einer einzelnen Rasse zuzählen kann; teilweise aber fehlt es auch noch an einer exakten Beschreibung, so daß man ein Urteil über die Bedeutung mancher

Funde noch gar nicht haben kann. Einzelne sind dadurch berühmt und bekannt geworden, daß man sie irrtümlich zum Neandertaltypus rechnete. So bedurfte es z. B. einer umfänglichen Arbeit Schwalbes (1902), zu zeigen, daß der diluviale Schädel von Egisheim bei Colmar (gefunden 1865) völlig zur rezenten Form gehört. Schwalbe möchte ihn zur Cro-Magnonrasse stellen, indessen dürfte eine Rassenzugehörigkeit heute, wo wir mehrere diluviale Sapiensrassen kennen, bei der Dürftigkeit des Egisheimer Fundmaterials nicht festzustellen sein. Hierher gehören ferner die Schädel von Tilbury, Denise, Podhaba, Marcilly, Bréchamps, Sligo (Irland), Olmo (Italien), Stängnäs — nach Schwalbe. Es hat wohl keinen Zweck, alle diese und viele andere Funde hier zu beschreiben; bei sehr vielen ist sogar die Frage der Datierung recht wenig geklärt. Vom eben genannten Olmoschädel sei erwähnt, daß man ihn vorübergehend für tertiär erklärt hatte. Er scheint nicht einmal innerhalb des Diluviums sicher datierbar, ist außerdem wahrscheinlich mißbildet. — Auf die Funde von Solutré, Baoussé-Roussé, Aurignac (ein früherer Fund), Abri des Hoteaux, La Madeleine, Bruniquel, Placard — alle in Frankreich (nach Mortillet) soll nicht eingegangen werden, ebensowenig auf die von Andernach, Räuberhöhle bei Regensburg, Gailenreuth, Heppenloch, Bocksteinhöhle, Hohlefels, Mosbach, Lahr, Bollweiler, Tagolsheim, Wildscheuer, Räuberhöhle u. a., in der Eifel, Poßneck, Rixdorf — alle in Deutschland (s. Obermaier 1905) — ebenso nicht auf die von Willendorf, Predmost, Krems (Oesterreich), dann Zuzlawitz, Jicin, Jinonic, Podbaba, Prag usw. in Böhmen, mehrere bei Brünn, Kostelik, Byciskala, Lautsch u. a. in Mähren, Maszycka, Oborzysko-Wielkie in Polen (s. Obermaier l. c.), in der Ballahöhle in Ungarn (Hillebrand 1911). Diese Liste ist lange nicht vollständig, sie gibt aber einen Begriff von der Reichhaltigkeit der Funde menschlicher Knochenreste (die Verbreitung des Menschen würde erst aus dem Studium einer mehr als zehnmal so großen Liste der Kulturfunde hervorgehen). Dagegen sind diese Funde ungeeignet, etwas über die Rassen auszusagen. Die Knochenreste sind entweder dürftig und schlecht erhalten oder nicht genauer anatomisch untersucht, oder jugendlich, so daß keine Rassendiagnosen gestellt sind; es sei bezüglich der Funde verwiesen auf Klaatsch (1899, 1900 usw.), Mortillet (1900), Obermaier (1905), Ranke (Der Mensch, II, Leipzig 1912).

Die Skelettfunde von Schweizersbild, Keßlerloch und Dachsenbühl brauchen hier nicht erörtert werden, sie sind neolithisch, es sei nur erwähnt, daß die von Kollmann aufgestellte und verteidigte (Denkschrift der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft Bd. 35, II. Auflage 1901) Annahme einer Pygmäenrasse nicht haltbar ist.

Weniger der Reichhaltigkeit oder der geologisch genau festgestellten Lagerung halber, als vielmehr der anthropologischen Form wegen muß dagegen der Fund von Furfooz noch genannt werden (s. oben).

Furfooz.

Im Gegensatz zu allen oben beschriebenen Schädeln ist dieser rund, brachycephal (oder doch subbrachycephal). Man spricht im Anschluß an den Vorschlag von Quatrefages und Hamy (1882) sehr viel von einer brachycephalen „Furfoozrasse“. Aber eine exakte Untersuchung — anthropologisch und geologisch-prähistorisch — fehlt noch. Man hat die brachycephalen Schädel, die bei La Truchère im Sand der Saône gefunden und für paläolithisch erklärt wurden (?), hierher gerechnet, ebenso die von Grenelle (Paris). Der Schädelindex dieser drei Funde ist 79 bis 85. Ganz neuerlich beschreibt Rutot (1910) die Funde von Grenelle und Clichy von neuem und will hier die brachycephale Rasse als bodenständig im Chelléen(!) nachweisen, will jene oft angezweifelten, von vielen ins Neolithikum verwiesenen Reste als einwandfreie und wertvollste paläolithische sichergestellt haben. Man darf schwere Zweifel haben und auf Nachprüfung und Kritik gespannt sein. — In dem großen Schädelfund der Offnet fanden sich in der obersten Schicht — Mas d'Azil-Stufe nach R. R. Schmidt — ebenfalls brachycephale Schädel. Jedenfalls dürfen wir also in der allerletzten Zeit des Diluviums sicher, vielleicht schon viel früher, auch brachycephale Formen in Europa annehmen.

Grimaldirasse.

In den oben erwähnten Grimaldigrotten lagen 8,5 m tief, also beträchtlich tiefer als die Skelette des Cro-Magnontypus zwei weitere, das einer alten Frau und das eines jungen Mannes. Sie werden von Verneau (1906) eingehend geschildert, er kommt zu folgendem Schluß: Die Körpergröße ist über mittel, Vorderarm und Unterschenkel sind im Verhältnis zum Oberarm bezw. Oberschenkel verlängert, die untere Extremität ist relativ zur oberen verlängert. Der Schädel ist lang, die Glabellarpartie gut entwickelt, das Gesicht breit, niedrig, die Augenhöhlen niedrig, die Nase platyrhin, mit Pränasalgruben, sehr starke Prognathie, starke Bezahnung. Hohes schmales Becken. All diese Punkte charak-

terisieren heute Negerskelette. Verneau sieht die Funde als Repräsentanten einer negroiden Bevölkerung an. Daß afrikanische negroide Rassen den Südrand Europas berührt, ja zeitweise dauernd besiedelt haben können, ist nach all unseren faunistischen Erfahrungen aus dem Diluvium keineswegs auffällig. Einzelne Autoren zweifeln an der Berechtigung der Verneauschen Folgerungen, wirkliche Gegengründe wurden keine vorgebracht. Etwas anderes ist es mit dem weiteren Schritt, den Verneau tut; er sieht negroide Merkmale auch in der späteren Bevölkerung — der neolithischen, und von

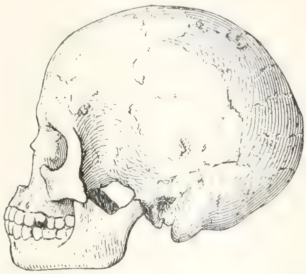


Fig. 22. „Grimaldi"schädel (Negroide). Nach Verneau. Aus Ranke (1912).

da an bis in die heutige — und meint diese mit Sicherheit auf jene negroide Grimaldirasse zurückführen zu dürfen. Da darf man wohl teils das Vorhandensein der betreffenden negroiden Merkmale, teils, wo sie vorhanden sind, ihr Zurückgehen auf jene diluvialen Formen anzweifeln — Negerblut ist seitdem mehr wie einmal nach Europa gekommen — doch dies Problem gehört nicht mehr hierher. Ebenso kann hier nicht darauf eingegangen werden, daß noch auf anderem Gebiet deutliche Hinweise auf prähistorische Beziehungen zwischen Afrika und Europa bestehen; es sei auf die Funde von Plastiken in Ungarn, Frankreich und anderen Orten hingewiesen, die weibliche Figuren mit Steatopygie (vgl. die Artikel „Rassenmorphologie" und „Körperformen") darstellen, also menschliche Typen, wie sie heute in Südafrika leben; Funde solcher Darstellungen aus Kreta und Aegypten stellen Verbindungswege her zwischen jenen Orten und dem heutigen Verbreitungsgebiet; ebenso wird auf gewisse Stilarten (Rundplastik usw.) hingewiesen, die für einzelne diluviale Kulturschichten und für heutige Neger charakteristisch sind.

Es darf vielleicht hier anhangsweise überhaupt auf die bildlichen Darstellungen hingewiesen werden, die diluviale Menschen von sich angefertigt haben und von denen sich eine stattliche Anzahl erhalten hat. Wohl lehren sie uns manches über den Bau — eigentlich Neues nur die eben erwähnten Steatopygiefiguren, an denen man neben dem Fettsteiß lange hängende Negerbrüste, zum Teil auch Kraushaar erkennen kann — aber im allgemeinen muß man diese Bilder sehr kritisch prüfen, ob alles Dargestellte realistisch und porträttreu ist, so daß auf Einzelheiten hier nicht eingegangen werden kann (s. Hoernes, Natur- und Urgeschichte, Mortillet [1900], Wilser, Menschwerdung, [Stuttgart 1907], Ranke, Der Mensch, Obermaier, Birkner u. A.: Natur und Kultur der Völker usw. [Berlin 1911] u. a.).

3. Zeitliches und genetisches Verhältnis der einzelnen Formen. Aus all den Forschungen über diluviale Menschenreste geht also hervor, daß in Europa während des Diluviums zwei Spezies, die Neandertalspecies und die Sapiensspecies, festgestellt sind. Die Sapiensspecies zerfiel in eine Anzahl deutlich unterscheidbare Rassen. Nun handelt es sich zunächst darum, das zeitliche Verhältnis all dieser Formen, ihre Stellung zu den geologischen Stufen innerhalb des Diluviums und zu den Kulturstufen bezw. Kulturkreisen darin zu bestimmen. Arbeiten über die geologischen Verhältnisse, Versuche, die zahlreichen und typischen Kulturen, je mit ihren eigentümlichen Faunen, ihrem Gerätmaterial und ihren Gerätformen chronologisch zu ordnen, liegen in sehr großer Zahl vor und allmählich klären sich all diese komplizierten Probleme, wenn man auch von Einigkeit weit entfernt ist. Auf die ganze ungeheuere Literatur über die paläolithischen Kulturen kann hier unmöglich eingegangen werden. Es sei auf die prähistorischen Werke hingewiesen (Hoernes, Mortillet, Rutot, R. R. Schmidt und viele andere). Als ganz besonders wichtig aber wird immer klarer, daß man geologisch (Eisbewegung — Klima usw.) und ebenso ergologisch (Kulturstufen) ein Altpaläolithikum und ein Jungpaläolithikum unterscheiden kann und daß jede der beiden Menschenspecies im allgemeinen für eines davon typisch ist. Im Altpaläolithikum, vom Acheuléen bis ins ausgehende Mousterien lebt die Neandertalspecies. Kein sicherer Fund aus dieser Species fällt in eine andere Zeit, alle sicheren bestätigen es. Ganz richtig bemerkt R. R. Schmidt: „Erst mit dem Beginn des Jungpaläolithikums begegnen wir verschiedenen Richtungslinien in der Entwickelung der diluvialen Bevölkerung, deren Zusammenhänge noch weiterer Untersuchung bedürfen. Der Beginn des Jungpaläolithikums bedeutet auch kulturell einen vollkommenen Wendepunkt in der

Entwickelung des Diluvialmenschen auf westeuropäischem Boden.“ Freilich, ganz scharf braucht diese Grenze nicht zu sein; man darf wohl annehmen, daß die Entwickelung der Sapiensform aus der anderen ungleich rasch, das Verschwinden der anderen verschieden gründlich und verschieden schnell erfolgt ist. Eine genaue Vorstellung, wie aus der Neandertalform die Sapiensform entstand, ist einstweilen noch unmöglich. Es sei auf das oben bezüglich der sogenannten „Uebergangsformen“ Gesagte verwiesen. Wahrscheinlich sind mehrfach und durch unter sich verschiedene morphologische Abänderungen die einzelnen diluvialen Sapiensformen entstanden — die meisten von ihnen sind ja, wie gezeigt wurde, innerhalb des Jungpaläolithikums nicht genauer datiert. So ist auch ihr gegenseitiges Verhältnis nicht festgestellt, da müssen erst neue Funde kommen. Noch viel weniger ist es möglich über das Verhalten der Neandertalart zu den heutigen außereuropäischen Rassen irgend etwas zu sagen (bezüglich der Australier wurde oben schon einiges erwähnt). Ueber die Vorfahren dieser heutigen Rassen wissen wir überhaupt nichts (Grimaldi s. unten). Man vergleiche die neuesten Ausführungen von Giuffrida-Ruggeri (1913).

Innerhalb des Altpaläolithikums dürfen wir wohl die Neandertalspecies als den Träger der Kulturen vom Acheuléen bis zum (einschließlich) Mousterien auffassen. Vor ihm — zur Chelléenkultur gehörig — lebte der Heidelberger Mensch, der vielleicht auch im englischen Piltdownfund erhalten ist.

Vom Ende des Mousterien an, also im Aurignacien hätten wir dann den Sapiens und zwar die Aurignacrasse. Spätere Kulturen lassen sich noch nicht im einzelnen mit Rassen parallelisieren. In ihnen lebte die Laugerie(Cro-Magnon-)Rasse, neben ihr die Grimaldirasse; am Ende des Paläolithikums ist die sogenannte Furfoozrasse nachweisbar (Offnet).

Endlich die Frage nach dem Verhältnis der diluvialen Sapiensrassen zu denen der rezenten, d. h. zunächst neolithischen Europäer. Auch da bestehen mehr Versuche und Hypothesen als Sicherheit. Das Material ist zu lückenhaft. Immerhin ist der neueste Versuch, den Schliz unternahm, außerordentlich zu begrüßen, auch wenn man sehr vieles davon als ganz provisorisch bezeichnen muß. Schliz (1912) geht von drei späteiszeitlichen (oder wie er sagt, aus der „frühen Nacheiszeit“) Typen aus, dem Cro-Magnontypus, dem Typus von Brünn und dem von Grenelle (= Furfooz).

Den Aurignactypus faßt Schliz als „eine Mittelform aus beiden Rasseneigentümlichkeiten“, nämlich Cro-Magnon und Brünn, auf, das würde wohl, phylogenetisch gesprochen, heißen, als Vorfahrenform der beiden divergenten Zweige.

Aus diesen drei Typen leitet er dann die neolithischen ab: Aus der Cro-Magnonrasse entsprangen die „Chamblandes“typen (neolithische Steinkistengräber in der Westschweiz) und die nordische Megalithbevölkerung, die dann wohl die nordische Rasse bildet. Aus dem Brünntypus entstanden verschiedene Gruppen im ganzen Donaugebiet, in Mittel- und Süddeutschland, allenthalben sich mit den anderen Typen mischend. Den Westen Europas nimmt die Bevölkerung der Dolmen ein, die, körperlich die wenig veränderten Nachkommen der Furfoozrasse, nach Zentraleuropa vordringt (Homo alpinus, wenigstens zum Teil), aber auch nach Norden vorstößt (Brachycephale in Holland, Dänemark usw.). Schliz schildert all das in engstem Zusammenhang mit Kulturströmungen und Völkerwanderungen — wie gesagt, sehr vieles ist noch sehr unsicher. Es sei erwähnt, daß ähnliche Versuche, wie der von Schliz auch anderwärts gemacht wurden; so führt Nielsen z. B. (Aarb. Nord. Oldk. og Hist. 1911) die dänischen steinzeitlichen Skelettformen auf Cro-Magnon, Furfooz und andere Typen zurück. — Es sei der Beispiele genug. Die heutigen europäischen Typen (vgl. den Artikel „Rassen“) lassen sich noch nicht auf die alten zurückführen, das meiste ist noch problematisch. Vielleicht dürfen noch ganz kurz folgende Punkte erwähnt werden: Das Vorhandensein der paläolithischen (?) Furfoozrasse wird von Giuffrida-Ruggeri u. a. dafür als Beweis angesehen, daß der heutige brachycephale sogenannte Homo alpinus (vgl. den Artikel „Rassen“) in Europa ursprünglich sei und nichts mit den Mongolen zu tun habe; bindend ist dieser Schluß ebensowenig wie die gegenteiligen Behauptungen anderer Autoren. — Die Cro-Magnonschädelform wird oft als Ahnenform für die Guanchenschädel (Teneriffa) angesehen — solche Beziehungen haben in der Tat eine gewisse Wahrscheinlichkeit (v. Behr, v. Luschan, Mehlis, Stahr u. a.; vgl. den Artikel „Rassen“). — Die Grimaldirasse wird man leicht als die Urform, d. h. aber hier nur als älteste bekannte und schon typische Form des heutigen Negers ansehen. — Beziehungen zur (späteren) mediterranen Rasse sind völlig im Dunkel. — Alle Versuche, sich eine Auswanderung der paläolithischen Rassen zu Ende der Eiszeit vorzustellen und dann heutige Eskimo oder Lappen oder Finnen oder andere als ihre Nachkommen anzunehmen, sind luftigste Hypothesen.

Um die morphologischen Merkmale „der“ diluvialen Menschenrassen angeben zu können brauchen wir noch viel mehr einwandfrei datierbares Fundmaterial. Wir müssen zwei-

tens noch viel vorhandenes Material ganz von vorn kritisch geologisch-prähistorisch und morphologisch durcharbeiten, wobei die Morphologie sich neuer den Schwalbeschen und Klaatschschen entsprechender und paralleler Methoden bedienen muß.

Wir wissen heute über die Primigeniusart viel besser Bescheid wie über die diluvialen Sapiensrassen.

4. Anhang: Amerikanische Funde. In der Einleitung wurde darauf hingewiesen, daß wir außerhalb Europas keine fossilen Hominiden kennen und nur Amerika besonders genannt. Man hat sehr viele Funde aus amerikanischem Boden — aber keinen, der von wirklicher Bedeutung wäre für die Vorgeschichte des Menschen. Hrdlička (1907, 1912) hat alles Wissenswerte in zwei sehr schönen kritischen Bearbeitungen — je für Nord- und Südamerika — zusammengestellt, die folgenden Angaben stützen sich hauptsächlich auf seine Ausführungen. In Nordamerika hat man 14 Funde dem diluvialen Menschen zuweisen wollen.

Darunter haben einzelne, wie der sogenannte „Lößmensch" von Nebraska, der „Kansasmensch" (Lansing), der „Calaverasschädel" (Kalifornien) eine besondere Berühmtheit erlangt und wurden stark diskutiert. Hrdlička faßt sein Urteil und seine Kritik über alle Formen dahin zusammen, daß es Funde von sicherem geologischem Alter und von irgendwie anatomisch von rezenten Skeletten abweichender Form nicht gibt. Alle diese nordamerikanischen Skelettreste sind rezente und haben ganz die Form rezenter Indianerschädel.

Noch mehr Widerspruch haben die Angaben über südamerikanische Funde hervorgerufen. Florentino Ameghino hat eine ganze Entwickelungsreihe von Formen beschrieben, sie als Vorläufer des Menschen zu erweisen gesucht (vgl. den Artikel „Anthropogenese", Bd. I, S. 476. — dort auch Literatur).

Die ganze Sache ist wohl nur ein Kapitel zur Geschichte wissenschaftlicher Irrungen und Abwege auf Grund vorgefaßter Theorien. Schwalbe, Mochi, Hrdlička u. A. zeigen, daß der Hauptfund, der sogenannte „Diprothomo" seine eigentümliche Stirnbildung nur einer falschen Orientierung des Schädelbruchstückes verdankt, daß er eine völlig rezente Form besitzt; Hrdlička zeigt (Auszug im Anatomischen Anzeiger 43, 1913, I), daß der berühmte Atlas von Monte Hermoso völlig und in allen Stücken in die Variationsbreite heutiger Indianerhalswirbel fällt — und das angeblich zugehörige Femur ist überhaupt nicht menschlich (Carnivor?). Von allen Funden ist das geologische Alter nicht einwandfrei festgestellt, über das Alter jener Pampasschichten gehen die Ansichten noch himmelweit auseinander. So wird man sagen können, ein diluvialer Mensch ist in Amerika noch nicht mit absoluter Sicherheit nachgewiesen und wenn unter den amerikanischen Funden diluviale sind, sind sie morphologisch völlig dem heutigen Indianertypus zuzuzählen.

Literatur. **Adloff**, *Das Gebiß des Menschen und der Anthropomorphen. Berlin 1908.* — **Blanckenhorn,** *Vorlage eines fossilen Menschenzahnes von der Selenka-Trinil-Expedition auf Java. Zeitschr. Ethn. 1910.* — **M. Boule,** *L'homme fossile de la Chapelle-aux Saints. Annal. de Paléont., T. 6, 1911; T. 7, 1912.* — **M. Boule und R. Anthony,** *L'encéphale de l'homme fossile de la chapelle-aux Saints. L'anthropologie 1911, T.* 22. — **W. Branca,** *Der Stand unserer Kenntnisse vom fossilen Menschen. Leipzig 1910.* — **Dubois,** *Pithecantropus erectus. Batavia 1894 (vergr.).* — **Derselbe,** *Remarks on the Brain-cast of Pithceanthropus erectus Journ. of Anat. and Phys.,* 33, *1899.* — **W. L. H. Duckworth,** *Cave Exploration at Gibraltar in September 1910. Journ. R. Anthr. Inst., Vol.* 41, *1911.* — **Dupont,** *L'homme pendant les ages de la pierre. Paris 1872.* — **Joh. Elbert,** *Ueber das Alter der Kendengschichten mit Pithecanthropus erectus Dubois. Neues Jahrb. f. Mineral., Geol. u. Pal., Beil.-Bd.* 25, *1908.* — **E. Fischer,** *Die Variationen an Radius und Ulna. Zeitschr. Morph. Anthr., Bd.* 9, *1906.* — **Fraipont** und **Lohest,** *La race humaine de Néanderthal . . . . à Spy. Arch. de Biol., T.* 7, *1887.* — **Giuffrida-Ruggeri,** *La posizione del Bregma nel cranio del pithecanthropus erectus etc. Atti Soc. Antr., Vol.* 10, *1904.* — **Derselbe,** *Homo sapiens. Wien-Leipzig 1913.* — **Gorjanović-Kramberger,** *Der diluviale Mensch von Krapina in Kroatien. Wiesbaden 1906.* — **Hrdlička,** *Skeletal Remains . . . . in North America. Smith. Inst. Bull.* 33. *Washington 1907.* — **Derselbe,** *Early Man in South America, ebenda, Bull.* 52, *1912.* — **A. Keith,** *Ancient Types of Man. London und New York 1911.* — **H. Klaatsch,** *Die fossilen Knochenreste des Menschen und ihre Bedeutung für das Abstammungsproblem. Erg. d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd.* 9, *1899.* — **Derselbe,** *Die wichtigsten Variationen am Skelett der freien unteren Extremität des Menschen und ihre Bedeutung für das Abstammungsproblem. Ebenda, Bd.* 10, *1900.* — **Derselbe,** *Gliedmaßen des Neandertalmenschen. Verhand. d. Anatom. Gesell. Bonn 1901.* — **Derselbe,** *Die Fortschritte der Lehre von den fossilen Knochenresten des Menschen in den Jahren 1900 bis 1903. Ergeb. d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd.* 12, *1902.* — **Derselbe,** *Anthropologischer Streifzug nach London. Zeitschr. f. Ethn., 1903.* — **Derselbe,** *Die Fortschritte der Lehre von der Neandertalrasse (1903 bis 1908). Erg. d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd.* 17, *1907.* — **Derselbe,** *Das Gesichtsskelett der Neandertalrasse und der Australier. Verhandl. d. Anat. Ges. Berlin, 1908.* — **Derselbe,** *The Skull of the Australian Aboriginal. Rep. Path. Lab. Lunacy Dep. Sidney 1908.* — **Derselbe,** *Die neuesten Ergebnisse der Paläontologie des Menschen und ihre Bedeutung für das Ab-*

stammungsproblem. Zeitschr. f. Ethn., 1909. — **Derselbe,** *Die Aurignacrasse und ihre Stellung im Stammbaum der Menschheit. Zeitschr. f. Ethn., 1910.* — **Derselbe,** *Kraniomorphologie und Kraniotrigonometrie. Arch. Anthr., N. F., Bd.* 8, *1909.* — **H. Klaatsch und O. Hauser,** *Homo mousteriensis Hauseri. Ein altdiluvialer Skelettfund im Departement Dordogne und seine Zugehörigkeit zum Neandertaltypus. Arch. f. Anthr., N. F., Bd.* 7., *1909.* — **Dieselben,** *Homo Aurignacensis Hauseri. Ein paläolithischer Skelettfund aus dem unteren Aurignacien der Station Combe-Capelle bei Montferrand (Périgord). Prähist. Zeitschr., 1910.* — **Kollmann,** *Neue Gedanken über das alte Problem von der Abstammung des Menschen. Anthr. Korrespondenzbl., 1905.* — **Maška,** *Der diluviale Mensch in Mähren. Brünn 1886 (auch Zeitschr. f. Ethn., 1886).* — **Mortillet,** *Le Préhistorique. Paris 1900.* — **Nehring,** *Ueber einen menschlichen Molar . . . von Taubach. Zeitschr. f. Ethn., 1895.* — **H. Obermaier,** *Les Restes Humains quaternaires dans L'Europe centrale. L'Anthropologie, T.* 16, 17, *1905/06.* — **Derselbe,** *Ein neues Moustérienskelett. Prähist. Zeitschr., 1909.* — **Quatrefages et Hamy,** *Crania Ethnica. Paris 1873.* — **Rutot,** *Revision stratigraphique des ossements humains quaternaires de l'Europe . . . . de Grenelle et de Clichy. Bull. Soc. Belg. Geol., T.* 24, *1910.* — **A. Rzehak,** *Der Unterkiefer von Ochos. Ein Beitrag zur Kenntnis des altdiluvialen Menschen. Verhandl. d. Naturf. Ver., Bd.* 44. *Brünn 1906.* — **Schliz,** *Beiträge zur prähistorischen Ethnologie. Prähist. Zeitschr.,* 4, *1912.* — **R. R. Schmidt,** *Die Grundlagen für die Diluvialchronologie und Paläethnologie Westeuropas. Zeitschr. f. Ethn., 1911.* — **Derselbe,** *Die diluviale Vorzeit Deutschlands. Stuttgart 1912.* — **O. Schoetensack,** *Der Unterkiefer des Homo Heidelbergensis aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg. Leipzig 1908.* — **G. Schwalbe,** *Studien über Pithecanthropus erectus Dubois. Zeitschr. f. Morph. u. Anthr.,* 1, *1899.* — **Derselbe,** *Der Neandertalschädel. Bonner Jahrbücher, H. 106, 1901.* — **Derselbe,** *Ueber die spezifischen Merkmale des Neandertalschädels. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Bonn 1901.* — **Derselbe,** *Der Schädel von Egisheim. Beiträge zur Anthropologie Elsaß-Lothringens, Heft* 3. *Straßburg 1902.* — **Derselbe,** *Die Vorgeschichte des Menschen. Braunschweig 1904.* — **Derselbe,** *Studien zur Vorgeschichte des Menschen. Sonderh. z. Zeitschr. Morph. u. Anth. Stuttgart 1906.* — **Derselbe,** *Studien zur Morphologie der südamerikanischen Primatenformen. Zeitschr. f. Morph. u. Anthr.,* 13, *1910.* — **Sera,** *Di alcuni carratteri . . . . nel cranio di Gibraltar. Atti Soc. rom. antr., Vol.* 15, *1909.* — **Derselbe,** *Australoidismo e neandertaloidismo. Arch. per l'Antr., Vol.* 40, *1910.* — **Lenore Selenka und M. Bankenhorn,** *Die Pithecanthropusschichten auf Java. Leipzig 1911.* — **Sobotta,** *Der Schädel von La Chapelle-aux Saints und die Mandibula des Homo Heidelbergensis von Mauer. Zeitschr. f. Morph. u. Anthr.,* 15, *1912.* — **Sollas,** *On the Cranial and Facial Characters of the Neandertal Race. Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B, Vol.* 199, *1907.* — **Testut,** *Recherches anthropologiques sur la squelette quaternaire de Chancelade, Dordogne. Bull. Soc. anthr. Lyon, 1889.* — **R. Verneau,** *Les Grottes de Grimaldi (Baoussé-Roussé). T. I: Géologie et Paléontologie par M. Boule. T. II: Anthropologie par Verneau. Monaco 1906.* — **Volz,** *Das geologische Alter der Pithecanthropusschichten bei Trinil, Ost-Java. N. Jahrb. Mineral. Geol. Pal., Festband 1907.* — **Walkhoff,** *Der Unterkiefer der Anthropomorphen und des Menschen usw. (Selenkas Studien, Heft* 9). *Wiesbaden 1902.* — **Derselbe,** *Die diluvialen menschlichen Kiefer Belgiens usw. Ebenda, Heft* 11, *1903.* — **Wilser,** *Menschwerdung. Stuttgart 1907.* — **Derselbe,** *Die naturwissenschaftliche Bezeichnung der Menschenarten. Verh. Naturf. Vers. Karlsruhe 1911.*

E. Fischer.

Fossil — Fossilien — Fossilisationsprozesse.

1. Fossil. 2. Fossilien. 3. Fossilisationsprozesse: a) Konservierung. b) Mumifizierung. c) Verkohlung. d) Versteinerung. α) Prozeß des Versteinerns. β) Erscheinungsformen von versteinerten Organismen. e) Deformierung.

1. **„Fossil“** (fossilis, ausgegraben). Mit der Bezeichnung „fossil“ wird ganz allgemein zum Ausdruck gebracht, daß etwas der geologischen Vorzeit angehört, d. h. daß seine Entstehung vor dem Beginn des Alluvium liegt. „Fossil“ ist somit ein Zeitbegriff. Im Gegensatz dazu bezeichnet „rezent“, daß etwas der gegenwärtigen geologischen Periode entstammt. Man spricht von fossilen Gesteinen (z. B. Tuffen) und von fossilen Organismen im Gegensatz zu rezenten, d. h. lebenden oder in historischer Zeit ausgestorbenen.

2. **Fossilien.** Die in den Erdschichten erhalten gebliebenen Ueberreste und Spuren vorweltlicher Organismen (Pflanzen und Tiere), die vor dem Anfang der jetzigen geologischen Periode gelebt haben, werden als Fossilien (Petrefakten, Versteinerungen) bezeichnet. Ein Kriterium für die Zugehörigkeit eines organischen Restes zu den Fossilien ist stets sein geologisches Alter. Sein Erhaltungszustand ist von untergeordneter Bedeutung. Zwar haben fossile Organismen im allgemeinen eine mehr oder minder tiefgehende Veränderung bei der Fossilisation erlitten, doch sind auch die Leichen diluvialer Tiere und Pflanzen, welche unter ganz besonders günstigen Bedingungen in nahezu unveränderter Form überliefert worden sind — wie die Kadaver von Mammut und Rhinozeros im Eise Sibiriens und im Erdwachs Galiziens und die Insekten im diluvialen Kopalharze —, zu den Fossilien zu zählen. Hingegen sind die in alluvialer Zeit in jüngste Gesteinsschichten eingebetteten tierischen und pflanzlichen Reste, auch wenn sie schon eine Umwandlung oder Durch-

tränkung mit mineralischer Substanz erfahren haben, nicht fossil, sondern rezent.

Eine Anzahl relativ langlebiger Pflanzen- und Tierarten existiert seit dem Tertiär und Diluvium bis in die Jetztzeit; sie treten demnach ebensowohl fossil wie rezent auf.

3. **Fossilisationsprozesse.** Die vorzeitlichen Organismen, von denen uns Reste überliefert worden sind, unterlagen nach ihrem Tode ebenso wie die Lebensspuren fossiler Tiere nach ihrem Entstehen einem Vorgange, der sie in eine die Ueberlieferung ermöglichende Form überführte. Je nach den gegebenen chemischen und physikalischen Verhältnissen hat dieser Fossilisationsprozeß zu sehr verschiedenen Resultaten geführt. Die Mehrzahl der vorliegenden Pflanzen und Tiere hat, zum Teil gleich nach dem Absterben, zum Teil erst im Laufe langer geologischer Zeiträume, durch Zerstörung gewisser Stoffe, Umwandlung anderer und Aufnahme neuer Bestandteile eine mehr oder minder weitgehende chemische Veränderung erfahren. Außerdem sind sehr viele von ihnen auch noch mechanischen Einflüssen unterworfen gewesen. In seltenen Fällen sind die Dokumente einstigen Lebens nahezu unverändert erhalten geblieben.

3a) Konservierung. Durch vollständigen Abschluß von Wasser und Luft wird einerseits die Zersetzung von Pflanzen und Tierleichen unmöglich gemacht und auf der anderen Seite die Zufuhr neuer Stoffe in Lösung oder Gasform verhindert, so daß die Organismen für lange, jedoch nicht unbegrenzte geologische Zeiten konserviert werden. Dies tritt ein, wenn kleinere Tiere oder Pflanzen eine Einbettung in das von Nadelbäumen abfließende Harz erfahren, z. B. die Insekten im diluvialen Kopalharz und im alttertiären Bernstein des Samlandes. Während die Insekten aus dem eiszeitlichen Kopalharz durch Lösung des Harzes noch wohlerhalten befreit werden können, ist dieses bei den älteren Bernsteinfossilien schon nicht mehr möglich, da bei ihnen im Laufe der längeren Zeit eine Selbstentmischung der organischen Substanz eingetreten ist. Hierbei ist der Tierkörper zu kohligem und organischem Staube zerfallen, so daß nur die stauberfüllte Körperhohlform des Insektes im Bernstein erhalten geblieben ist (Abel). Analoge Erhaltungsbedingungen sind im Erdwachs und auch im Eise gegeben. Beispiele sind: die guterhaltenen Kadaver von Rhinozeros †antiquitatis im Erdwachs von Boryslaw in Galizien und von Mammut und Nashorn im Landeise Sibiriens; auch in Torfmooren, wo die Leichen von feinem Pflanzenmulm umhüllt werden, und in Salzböden findet eine Konservierung statt, wie die getrockneten und gesalzenen Fischleichen am Ostufer des Kaspisees und der Fund von Pflanzen in der Leibeshöhle von †Diprotodon australe im Salzboden des Lake Callabonna in Australien beweisen. Konservierung beobachtet man naturgemäß vornehmlich bei Fossilien aus jüngeren geologischen Formationen, da die konservierten Organismen im Laufe längerer geologischer Zeiten ebenso wie die Bernsteininsekten zerfallen oder anderen Fossilisationsprozessen unterliegen.

3b) Mumifizierung. Bei großer Trockenheit und guter Durchlüftung eines Kadavers tritt eine Eintrocknung und Schrumpfung der Leiche ein. Fälle derartiger Mumifizierung von Fosssilien sind z. B. ein in Converse County (Wyoming, U. S. A.) gefundenes †Trachodon, dessen Epidermis ausgezeichnet erhalten geblieben ist, und ferner die geschrumpften Felle des †Grypotherium domesticum in südamerikanischen Höhlen.

3c) Verkohlung. Der Prozeß der Verkohlung, welchen sehr häufig Pflanzen, seltener tierische Stoffe durchmachen, ist ein unter beschränktem Luftzutritt sich abspielender Desoxydationsvorgang. Schnelle Bedeckung eines abgestorbenen organischen Körpers mit Gestein irgendwelcher Art ist daher in allen Fällen Vorbedingung zur Verkohlung, einem im allgemeinen langsam verlaufenden Prozesse, den erhöhte Temperatur und Druck in den Erdschichten beschleunigen können. Unter Verlust von ungleich mehr Sauerstoff und Wasserstoff als Kohlenstoff scheint eine relative Anreicherung des Kohlenstoffs in der Cellulose $(C_6H_{10}O_5)x$ stattzufinden. Pflanzen, die verhältnismäßig rasch unter Mithilfe von Wasser oder Wind in ein vor dem Verwesen schützendes, luftabschließendes Sediment eingehüllt wurden, sind bei dem Verkohlungsprozeß häufig in Torf (55 bis 60% C), Lignit (60% C), Braunkohle (66 bis 70% C), Steinkohle (80 bis 90% C) oder Graphit (100% C) übergegangen. Diese Produkte repräsentieren mehr oder minder vollständige Stadien der Verkohlung, jedoch nicht desselben pflanzlichen Ausgangsstoffes, da z. B. Braunkohle nicht in Steinkohle übergehen kann, sondern bei künstlicher Fortsetzung des Verkohlungsprozesses ein zwar kohlenstoffreicheres, aber wesentlich anders zusammengesetztes Erzeugnis als die Steinkohle ergibt. Die innere Struktur von Pflanzen, besonders von geologisch jüngeren, welche der Verkohlung unterlegen haben, ist häufig noch mit unbewaffnetem Auge oder mikroskopisch im Dünnschliff recht scharf zu erkennen. Bei tierischen Organismen findet man am häufigsten chitinöse Substanz verkohlt, aus welcher neben Sauerstoff und Wasserstoff auch der Stickstoff entwichen ist, z. B. bei Crustaceen, Insekten, Graptolithen. Seltener sind auch knorpelige Bestandteile von Tieren in echte

Kohle umgewandelt worden, wie bei den Ganoidfischen †Coccosteus und †Cephalaspis und bei †Palaeospondylus Gunni.

3d) Versteinerung. *α*) Prozeß des Versteinerns. Während Konservierung, Mumifizierung und Verkohlung Vorgänge sind, bei welchen der organische Ueberrest keine neuen Stoffe aufnimmt, wird dem versteinerungsfähigen Bestandteile des pflanzlichen oder tierischen Körpers bei der Versteinerung, dem wichtigsten aller Fossilisationsprozesse, meistens mineralische Substanz zugeführt. Diese wird entweder zu dem vorhandenen Materiale des Organismus addiert oder gegen dieses teilweise oder ganz eingetauscht; endlich kann sie auch als Ersatz für bereits fortgeführtes Material dienen.

Damit ein organischer Rest versteinern kann, muß er in ein Gestein eingebettet werden. Dies umhüllende Medium, welches das Versteinerungsmineral selbst enthält oder Mineralstoffen in irgendeiner Form den Zutritt gestattet, schützt den Ueberrest vor frühzeitigem vollständigem Zerfallen. Infolgedessen kann die Durchtränkung desselben erst lange nach dem Einbetten erfolgen. Bei einem z. B. auf dem Festlande verendeten freiliegenden Tiere ist dies unmöglich, da der Kadaver, von Aasfressern abgenagt, unter den Einflüssen der Verwitterung schon nach kurzer Zeit der völligen Vernichtung anheimfällt. Aus diesem Grunde bietet das Meer mit seiner ständigen Sedimentation vielfach günstigere Verhältnisse für die Versteinerung als das Festland, und so erklärt sich auch der große Reichtum an marinen Versteinerungen und die Seltenheit von fossilen Landbewohnern.

Pflanzen finden sich häufig vollkommen versteinert; bei den Tieren unterliegen jedoch im allgemeinen nur die Hartgebilde ihres Schutz- und Stützskelettes diesem Fossilisationsprozesse. Alle Weichteile, auch Haare, Horn und Chitin werden ebenso wie die Fett- und Leimsubstanzen der Knochen und die Farbstoffe der Schalen von Mollusken, Echinodermen usw. durch die der Versteinerung voraufgehende oder gleichzeitig mit ihr stattfindende Verwesung zerstört.

Nur unter besonderen Bedingungen ist eine Versteinerung von tierischen Weichgebilden möglich. So finden sich im lithographischen Schiefer des Oberen Jura Bayerns Muskeln und Sehnen von Fischen, Cephalopoden und Reptilien in einer Weise versteinert, die noch die feinen Strukturverhältnisse des Muskelgewebes im mikroskopischen Bilde erkennen läßt. Nach O. Reis besteht hier die Fossilisationsmasse zu 77% aus phosphorsaurem Kalk neben kohlensaurem und schwefelsaurem Calcium, phosphorsauren Alkalien und Fluorcalcium. Bedingt ist dieser Erhaltungszustand durch den schnellen Verlauf des Fossilisationsprozesses in dem äußerst feinkörnigen Gestein der strandnahen Solnhofener Schiefer. In einem halbfaulen Zustande wurde das Muskelgewebe sehr schnell von mineralischen Stoffen durchtränkt, und erst nach dem Erhärten fand die vollständige Zerstörung der organischen Substanz statt. Auch versteinerte Haut ist als große Seltenheit von Ichthyosauruskadavern und von einem Haifisch aus dem Mergelschiefer des Oberen Lias von Holzmaden in Württemberg nachgewiesen. — Abdrücke von Organismen und organischen Bestandteilen, die selber gar nicht oder nur unter besonders günstigen Verhältnissen bei schneller Verfestigung des Sedimentes erhaltungsfähig sind, findet man hier und da im Gestein. So kennt man Abdrücke von Medusen, ferner von epidermalen Gebilden wie Krallen und Federn von Vögeln (†Archaeopteryx), von häutigen Flügeln des †Rhamphorhynchus und von Insektenflügeln.

Die Versteinerung der in Zusammenhang gebliebenen oder voneinander getrennten tierischen Skelettelemente kann im einzelnen führen zu: Verkalkung, Dolomitisierung, Verkieselung, Barytisierung, Vergipsung, Phosphoritisierung, Vererzung, z. B. Pyritisierung, Limonitisierung usw.

Folgende Versteinerungsmineralien, d. h. Stoffe, welche die ursprüngliche Substanz des Organismus ersetzt haben, werden nach J. C. Hartzell beobachtet:

Häufig: Calcit ($CaCO_3$), Magnesit ($MgCO_3$), Pyrit und Markasit (FeS_2), Kieselsäureanhydrit (SiO_2), Limonit ($2FeO.3H_2O$), Hämatit (Fe_2O_3), Apatit (Phosphorit) ($Ca_5F(PO_4)_3$), Gips ($CaSO_4.2H_2O$), Baryt ($BaSO_4$). Seltener: Eisenspat ($FeCO_3$), Zinkspat ($ZnCO_3$), Zinkblende (ZnS), Bleiglanz (PbS), Cerussit ($PbCO_3$), Malachit ($CuCO_3.Cu(OH)_2$), Hornsilber ($AgCl$), Flußspat (CaF_2), Kupfer (Cu), Silber (Ag), Schwefel (S), Zinnstein (SnO_2), Psilomelan (MnO_2), Vivianit ($FeP_2O_8 8H_2O$), Coelestin ($SnSO_4$), Anglesit ($PbSO_4$), Kupferglanz (Cu_2S), Zinnober (HgS), Kaolin ($H_4Al_2Si_2O_4$), Gümbelit, Glaukonit, Margarit, Calamit ($H_2Zn_2SiO_5$).

Diese mineralischen Substanzen, welche meist in Lösung zu den Skelettelementen gelangen, stammen entweder aus den im Gestein zirkulierenden Wässern und sind dann anorganischen Ursprungs, oder sie sind auf die Zersetzung von organischen Verbindungen wie die Weichteile des fossilen Organismus und die in dessen Nachbarschaft der Verwesung unterliegenden organischen Substanzen zurückzuführen. Organischer Herkunft ist wohl erstens der meiste Schwefel im Pyrit, dem besonders bei wirbellosen Tieren,

aber auch bei Vertebraten und Pflanzen auftretenden Fossilisationsmaterial, und in anderen Sulfiden, ebenso wie zweitens die Phosphorsäure in einigen phosphoritischen Mineralien; auch das weitaus am meisten verbreitete unter den Versteinerungsmitteln, das Calciumkarbonat, und die Kieselsäure können insofern von Organismen hergeleitet werden, als sie unter Umständen aus pflanzlichen und tierischen Kalk- und Kieselskeletten (Kieselspongien, Radiolarien, Diatomeen) gelöst und in dem betreffenden Fossil wieder ausgeschieden werden konnten.

Der Fossilisationsprozeß strebt ein Gleichgewicht an zwischen dem Fossilisationszustande und den im Gestein vorhandenen chemischen und physikalischen Verhältnissen. Ist dies erreicht, so bleibt der Zustand eines Fossils derselbe; ändern sich aber dann die chemischen und physikalischen Bedingungen, was im Laufe des erdgeschichtlichen Geschehens häufiger eintreten kann, so beginnt der Prozeß von neuem, um ein anderes Gleichgewicht einzustellen. Hierbei wird sehr oft ein Versteinerungsmineral in ein anderes übergeführt oder durch ein ganz neues ersetzt.

Bei dem Ersatz von Kalk durch Kieselsäure, einem Versteinerungsprozeß, der von außen nach innen bei einer Fossilschale fortschreitet, treten merkwürdige konzentrische Ringe, die sogenannten Verkieselungsringe, auf; sie legen Zeugnis ab von dem allmählichen Verlaufe des Vorganges. Diese Ringe entstehen entweder zwischen den äußeren Schalenlamellen der verkieselnden Versteinerung, oder sie bedecken in gewissen Abständen deren Oberfläche. Im Zentrum befindet sich im allgemeinen ein erhabenes Kieselkörnchen, um das sich bei fortschreitender Verkieselung immer zahlreichere Kreise bilden.

β) Erscheinungsformen von versteinerten Organismen. Wird die Kalkschale einer Muschel oder Schnecke von Ton- oder Kalkschlamm eingehüllt und der innere Hohlraum mit Sediment ausgefüllt, so drückt sich die Schale mit allen Skulpturfeinheiten in dem weichen, später zu festem Gestein erhärtenden Schlamme ab.

Die so eingeschlossene Schale kann — durch Aufnahme neuer mineralischer Substanz nur unwesentlich verändert — als „Original" erhalten bleiben und die ursprünglichen Strukturverhältnisse auf das schärfste bewahren. Es ist dies eine Erscheinungsform, die auch meistens den Knochen versteinerter Wirbeltiere eigen ist, und die ebenso Pflanzen aufweisen, bei denen mineralische Substanz, z. B. Kieselsäure, in die Hohlräume der pflanzlichen Gewebe eingedrungen ist unter allmählicher, zum Teil erst nach der Ablagerung des Minerals erfolgten Zerstörung der Cellulose.

Wird die eingebettete Schale jedoch durch kohlensäuregeschwängerte Wässer aufgelöst, so bleibt im Innern ein Ausguß des Schaleninnern, ein „Steinkern", und in dem umhüllenden Gestein ein „Abdruck" der äußeren Schalenform übrig.

Wenn der durch Auflösung der Schale zwischen Steinkern und Abdruck entstandene Hohlraum später wieder durch eindringende Lösungen von einem Mineral erfüllt wird, so entsteht eine „Pseudomorphose", die zwar keine Struktur, aber die getreue Oberflächenform der ursprünglichen Schale und ebenso ein Bild von deren Innenseite erkennen läßt. Pseudomorphosen entstehen auch durch schrittweisen Ersatz der ursprünglichen Schalensubstanz.

„Inkrustierungen" sind oberflächliche Umrindungen organischer Gebilde. Nach der Zerstörung der inkrustierten Substanz bleibt ein Abdruck derselben erhalten.

Eine Sondergruppe von Fossilien sind die Lebensspuren fossiler Organismen, die sich in Form von Fährten, Wohnstätten, Fraßspuren, Nahrungsresten in der Leibeshöhle, Koprolithen, Embryonen, Eiern usw., in den Gesteinen erhalten finden. Unter ihnen sind Fährten, mit denen sich ein besonderer Zweig der Paläontologie, die Ichnologie, beschäftigt, von größerer Wichtigkeit. Man kennt nicht nur Fährten von fossilen Wirbeltieren, sondern auch von Crustaceen, Mollusken und Würmern. Damit der in weichen Sand eingetretene Fußeindruck eines Reptils oder eine in Schlamm eingedrückte Kriechspur eines Krebses erhalten bleiben konnte, mußte vom Winde oder vom Wasser sehr schnell Sand oder Schlamm über die Spur gebreitet werden. Auf diese Weise ist uns entweder ein negativer Abdruck des Reptilfußes usw. oder eine Ausfüllung (Pseudomorphose) desselben überliefert worden. Fährten von Landwirbeltieren sind aus den verschiedensten Formationen bekannt. Besonders häufig sind die Chirotherienfährten in den Triassandsteinen Europas und Nordamerikas; ferner die Fußeindrücke des Dinosauriers †Iguanodon im Wealdensandstein bei Hannover und bei Hastings in England.

3e) Deformierung. Außer den sehr wichtigen chemischen Prozessen sind die in Gesteine eingeschlossenen Organismen auch mechanischen Veränderungen unterworfen, wie sie durch den Druck der auflagernden Schichten und den Faltungsdruck hervorgerufen werden. Die durch diese Kräfte erzeugte Formänderung der Fossilien, die je nach der Plastizität des umgebenden Gesteines zu Zerquetschung, Zerreißen usw. des Organismus führt — Verquetschen kann beispielsweise an Ammoniten und Zerreißen

an Belemnitenrostren häufig recht instruktiv beobachtet werden — ist bei der Beurteilung von Fossilien gebührend zu berücksichtigen.

An den meistens stark deformierten Fossilien der lithographischen Schiefer im Oberen Jura Bayerns hat A. Rothpletz recht reizvolle Studien angestellt, welche ihn zu interessanten Schlüssen über den Verlauf und die Zeitdauer des Fossilisationsprozesses ebenso wie der Sedimentation führten. Vollkommen flachgedrückte Ammoniten, die normal auf der Schichtenebene einer Schieferplatte ruhen sollten, liegen dort auf einem schwach erhöhten Sockel, welcher über die Schichtfläche in die nächste Gesteinsplatte hineinragt. Unter dem Sockel ist die Platte nach oben aufgewölbt ebenso wie die Deckschicht über dem Ammoniten. Die Ursache dieser Aufwölbung sieht Rothpletz in dem durch die Verwesungsgase des Ammoniten veranlaßten Auftriebe zu einer Zeit, als das einbettende Gestein noch frisch und feucht war. Die Zeitdauer der sich relativ schnell abspielenden Verwesung des Ammonitentieres genügte also zum Absatz der gehobenen Plattenkalkschicht. Rothpletz nimmt für eine 5 cm dicke Schicht ein Jahr an. Da der Fossilisationsprozeß so schnell verlaufen war, daß die Zeit zum Ausfüllen der Ammonitengehäuse nicht hinreichte, so wurden diese infolge des Gewichtes der aufgelagerten Schlammassen gepreßt und dabei vollkommen flachgedrückt. Diese Erscheinung kann auch an Fossilien in anderen rasch sedimentierten Gesteinen beobachtet werden.

Literatur. **Zittel**, *Handbuch der Paläontologie, Bd. I (Einleitung). München 1876 bis 1880.* — **O. Abel**, *Paläobiologie der Wirbeltiere, Stuttgart 1912, S. 17 bis 95.* — **W. Branca**, *Die Anwendung der Röntgenstrahlen in der Paläontologie. Abh. Akad. d. Wiss., Berlin 1906, S. 1 bis 55.* — **J. C. Hartzell**, *Conditions of Fossilisation. Journ. of Geology, Vol.* **14**, *No. 4. Chicago 1906.* — **O. Reis**, *Ueber eine Art Fossilisation der Muskulatur. Mitteilungen d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München, 1890.* — **Derselbe**, *Untersuchungen über petrifizierte Muskulatur. Ueber Phosphoritisierung der Cutis, der Testikel und des Rückenmarks bei fossilen Fischen. Archiv f. mikroskop. Anatomie und Entwicklungsgesch., Bd.* **41** *(1891), Bd.* **44** *(1894) und Bd.* **52** *(1898), Bonn.* — **Dean**, *The Preservation of Muscle-Fibres in Sharks o. th. Cleveland Shale. American Geologist, Vol.* **30**, *1902.* — **A. Rothpletz**, *Ueber die Einbettung der Ammoniten in die Solnhofener Schichten. Abhandl. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss., II. Kl., Bd.* **24**, *2. Abt., München 1909, S. 313 bis 337.*

Th. Brandes.

Foucault
Jean Bernard Léon.

Geboren am 18. September 1819 in Paris, gestorben am 11. Februar 1868 ebenda. Er war der Sohn eines Buchhändlers. Schon früh beschäftigte er sich mit physikalischen und chemischen Problemen. 1845 wurde er Redakteur des wissenschaftlichen Teiles des Journal des Débats, 1855 Physiker an der Pariser Sternwarte, 1862 Mitglied des Längenbureaus. 1851 unternahm er den unter seinem Namen bekannten Pendelversuch zum Nachweis der Achsendrehung der Erde. 1854 maß er nach Aragos Angabe die Differenz der Lichtgeschwindigkeiten in Luft und Wasser, und verhalf dadurch der Wellentheorie des Lichts zu endgültigem Sieg. Seinen Namen tragen ebenfalls die von ihm beschriebenen Wirbelströme im Eisenkern von Wechselstromelektromagneten.

Literatur. ***Lissajous,*** *Notice historique sur la vie et les travaux de Léon F. Paris 1875.*

E. Drude.

Fourcroy
Antoine François.

Geboren am 15. Juni 1755, gestorben am 16. Dezember 1809 zu Paris, hat in einflußreichen Stellungen, zuletzt an der Spitze des französischen Unterrichtswesens als Lehrer und Organisator wie kaum ein anderer Zeitgenosse zur Hebung der naturwissenschaftlichen Studien beigetragen. Er war bei der Gründung der École polytechnique und der École centrale, sowie des Naturhistorischen Museums beteiligt und erfolgreich tätig. Als Mitarbeiter Lavoisiers (siehe dort) hat er seinen großen Einfluß bei der Einführung und Anerkennung des antiphlogistischen Systems kräftig zur Geltung gebracht. In besonderen Schriften, namentlich in seiner „Philosophie chimique", verherrlicht er diese neue Lehre, die er als Chimie française zu bezeichnen beliebte. Seine Experimentaluntersuchungen betrafen häufig Gegenstände der organischen, besonders der physiologischen und pathologischen Chemie. Am weitesten verbreitet waren seine in 4 Bänden erschienenen „Elements d'histoire naturelle et de chimie".

E. von Meyer.

Fourier
Jean Baptiste Joseph.

Geboren am 21. März 1768 in Auxerre, gestorben am 16. Mai 1830 in Paris. Er war der Sohn eines armen Schneidermeisters; auf Veranlassung des Bischofs von Auxerre wurde er in der dortigen, von Benediktinern geleiteten Militärschule erzogen. Als Novize trat er alsdann in das Benediktinerkloster St.-Benoît-sur-Loire ein, verließ es aber beim Ausbruch der Revolution, der er

sich mit Begeisterung anschloß. Er erhielt den Lehrstuhl für Mathematik zu Auxerre und hatte ihn bis 1794 inne. 1798 ging er mit Bonaparte nach Aegypten und wurde Mitglied und Sekretär des Institut de l'Égypte. 1802 bis 1815 war er Präfekt des Isère-Departements, 1817 Mitglied des Instituts von Frankreich und nach Laplaces Tod Präsident der polytechnischen Schule. Er gab 1807 eine Erweiterung des Prinzips der virtuellen Verrückungen, als Fouriersches Prinzip bekannt, 1822 die grundlegende Theorie der Wärmeleitung. Am bekanntesten ist er geworden durch das Fouriersche Theorem, den Beweis, daß sich jede periodische Funktion durch eine Reihe von einfachen harmonischen Funktionen (Sinus- und Kosinusfunktionen) darstellen läßt (siehe den Artikel „Fouriersches Theorem").

Literatur. ***F. Arago,*** *Éloge historique de J. F. Paris 1834.* — ***Mauger,*** *Notice biographique sur F., l'annuaire de l'Yonne, 1873.* — ***V. Cousin,*** *Notes biographiques sur F. Paris 1831.*

E. Drude.

Fouriersches Theorem.

1. Einleitung. 2. Periodische Funktion durch Sinusfunktionen angenähert. 3. Annäherung mit Hilfe äquidistanter Ordinaten. 4. Abkürzung des Verfahrens nach den auftretenden Symmetrieen. 5. Beispiele von Zerlegungen. 6. Apparate und graphische Verfahren. 7. Das Isolieren von Gliedern hoher Ordnung. 8. Das Fouriersche Theorem für eine aperiodische reelle Funktion einer Veränderlichen.

1. Einleitung. Vorgänge, die sich nach einer bestimmten Zeit fortgesetzt in gleicher Weise wiederholen, wie z. B. die Schwingung eines Pendels oder der oszillatorische Vorgang in einer Wasserwelle oder einer Schall- oder Lichtwelle oder in einem Wechselstrom oder irgendeiner Erscheinung, die durch die Umdrehung oder den Hin- und Hergang einer Maschine hervorgerufen wird, finden ihre mathematische Darstellung durch eine „periodische" Funktion. Das Fouriersche Theorem bezieht sich auf die Möglichkeit eine beliebige periodische Funktion als eine Summe von speziellen periodischen Funktionen, den Sinusfunktionen, zusammenzusetzen. Der beliebige periodische Vorgang wird dadurch aufgefaßt als eine Superposition von besonders einfachen periodischen Vorgängen. So stellt z. B. eine sinusförmige Schallwelle periodisch wiederholt einen reinen Ton ohne Obertöne dar. Das Fouriersche Theorem besagt hier, daß ein reiner Ton von beliebiger Klangfarbe durch eine sinusförmige Schallwelle mit den darüber gelagerten sinusförmigen Schallwellen der doppelten, 3-fachen, 4-fachen usw. Frequenz dargestellt werden kann.

2. Periodische Funktion durch Sinusfunktionen angenähert. Unter einer periodischen Funktion einer Veränderlichen versteht der Mathematiker eine solche Funktion, deren Werte ungeändert bleiben, wenn man zu der Veränderlichen eine Konstante hinzufügt oder als Gleichung geschrieben, wenn

$$f(x + c) = f(x)$$

Es ergibt sich sogleich, daß auch die Hinzufügung eines beliebigen positiven oder negativen Vielfachen von c die Werte nicht ändert

$$f(x \pm nc) = f(x) \qquad (n = \text{ganze Zahl})$$

Figur 1 veranschaulicht das durch graphische Darstellung.

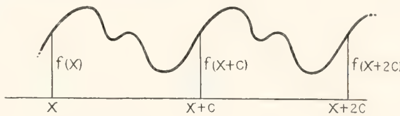


Fig. 1.

Der kleinste positive Wert von c, der dies leistet, heißt die „Periode" der Funktion. Alle übrigen Werte sind ganze positive oder negative Vielfache der Periode (abgesehen von dem trivialen Fall, wo f (x) überhaupt von x unabhängig ist). Die graphische Darstellung der Funktion durch eine Kurve, deren rechtwinkelige Koordinaten x, y durch die Gleichung $y = f(x)$ zusammenhängen, besteht in einer beliebig gestalteten Welle von der Abszissenbreite der Periode, die sich nach rechts und links beliebig oft wiederholt. Durch passende Aenderung der Einheit, in der wir die Abszisse messen, läßt sich bei einer gegebenen Kurve erreichen, daß der Periode die Zahl 2π entspricht. Dann ist also

$$f(x + 2\pi) = f(x)$$

und 2π ist der kleinste positive Wert, für den diese Gleichung erfüllt sein kann. Um für die Funktion f(x), die uns auch graphisch gegeben sein kann, einen analytischen Ausdruck zu schaffen, der sie für alle reellen Werte von x mit ausreichender Genauigkeit zu ersetzen imstande ist, empfiehlt es sich eine Summe von Sinus- und Cosinus-Funktionen von der folgenden Form anzusetzen:

$$a_0 + a_1 \cos x + a_2 \cos 2x + \ldots + a_n \cos nx$$
$$+ b_1 \sin x + b_2 \sin 2x + \quad + b_n \sin nx$$

und die Konstanten $a_0, a_1, b_1; a_2, b_2; \ldots a_n, b_n$ so zu bestimmen, daß dieser analytische Ausdruck (er sei mit $S_n(x)$ bezeichnet) in dem Intervall einer Periode z. B. von $x = 0$ bis $x = 2\pi$ das Quadrat des „Fehlers"

$S_n(x) - f(x)$ im Durchschnitt möglichst klein macht. Wir erhalten dann in einem gewissen Sinne die beste Annäherung, die mit dieser Zahl von Konstanten bei der vorgesetzten Form möglich ist. Der Durchschnitt des Quadrates der Differenz ist durch das Integral:

$$\frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi}[S_n(x) - f(x)]^2 dx$$

ausgedrückt oder auch

$$\frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi}[S_n(x)]^2 dx - \frac{1}{\pi}\int_0^{2\pi} f(x) S_n(x) dx + \frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi}[f(x)]^2 dx$$

Das erste dieser drei Integrale vereinfacht sich bei der Ausführung. Es ist nämlich:

$$\frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi}\cos(\lambda x)\cos(\mu x)dx = \frac{1}{4\pi}\int_0^{2\pi}\cos[(\lambda+\mu)x]dx + \frac{1}{4\pi}\int_0^{2\pi}\cos[(\lambda-\mu)x]dx,$$

$$\frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi}\sin(\lambda x)\cos(\mu x)dx = \frac{1}{4\pi}\int_0^{2\pi}\sin[(\lambda+\mu)x]dx + \frac{1}{4\pi}\int_0^{2\pi}\sin[(\lambda-\mu)x]dx,$$

$$\frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi}\sin(\lambda x)\sin(\mu x)dx = \frac{1}{4\pi}\int_0^{2\pi}\cos[(\lambda-\mu)x]dx - \frac{1}{4\pi}\int_0^{2\pi}\cos[(\lambda+\mu)x]dx.$$

Infolgedessen ergibt sich, daß die Integrale der linken Seite dieser drei Gleichungen verschwinden, sobald λ und μ von einander verschieden sind, daß dagegen für $\lambda = \mu$ die linke Seite der zweiten Gleichung zwar auch verschwindet, die der ersten und dritten aber den Wert ½ annehmen. Daraus folgt dann, daß

$$\frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi} S_n(x) a_\lambda \cos(\lambda x)dx = \frac{a_\lambda^2}{2}$$

für $\lambda = 1, 2, \ldots n$,

$$\frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi} S_n(x) b_\lambda \sin(\lambda x)dx = \frac{b_\lambda^2}{2}$$

für $\lambda = 1, 2, \ldots n$,

während, wie unmittelbar einzusehen.

$$\frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi} S_n(x) a_0 dx = a_0^2.$$

Damit ergibt sich der Mittelwert von $[S_n(x)]^2$

$$\frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi}[S_n(x)]^2 dx$$

$$= \frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi} S_n(x)[a_0 + a_1\cos x + b_1 \sin x + \ldots + a_n\cos(nx) + b_n\sin(nx)]dx$$

$$= a_0^2 + \frac{a_1^2 + b_1^2}{2} + \frac{a_2^2 + b_2^2}{2} + \ldots + \frac{a_n^2 + b_n^2}{2}.$$

Der Mittelwert des Fehlerquadrats wird daher

$$\frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi}[S_n(x) - f(x)]^2 dx$$

$$= + a_0^2 + \sum_{\lambda=1}^{n}\frac{a_\lambda^2 + b_\lambda^2}{2}$$

$$- \sum_{\lambda=0}^{n} a_\lambda \frac{1}{\pi}\int_0^{2\pi} f(x)\cos(\lambda x)dx$$

$$- \sum_{\lambda=1}^{n} b_\lambda \frac{1}{\pi}\int_0^{2\pi} f(x)\sin(\lambda x)dx + \frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi}[f(x)]^2 dx$$

und hängt so für eine gegebene Funktion $f(x)$ in sehr einfacher Weise von den Koeffizienten $a_0, a_1, b_1 \ldots a_n, b_n$ ab. Jetzt ist es leicht, anzugeben, welche Werte diese Koeffizienten erhalten müssen, damit der Mittelwert des Fehlerquadrats so klein wie möglich wird.

Denn setzen wir der Kürze halber

$$\frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi} f(x)dx = A_0,$$

$$\frac{1}{\pi}\int_0^{2\pi} f(x)\cos(\lambda x)dx = A_\lambda,$$

$$\frac{1}{\pi}\int_0^{2\pi} f(x)\sin(\lambda x)dx = B_\lambda, \quad (\lambda = 1 \ldots n)$$

wo also A_0 den Mittelwert von $f(x)$ und A_λ, B_λ die Mittelwerte von $2f(x)\cos(\lambda x)$,

$2f(x)\sin(\lambda x)$ bedeuten, so kann man den Mittelwert des Fehlerquadrats schreiben

$$a_0^2 + \sum_{\lambda=1}^{n} \frac{a_\lambda^2 + b_\lambda^2}{2}$$

$$- 2a_0A_0 - \sum_{\lambda=1}^{n} (a_\lambda A_\lambda + b_\lambda B_\lambda)$$

$$+ \frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi} [f(x)]^2 dx$$

oder

$$+ (a_0 - A_0)^2 + \sum_{\lambda=1}^{n} \frac{(a_\lambda - A_\lambda)^2 + (b_\lambda - B_\lambda)^2}{2}$$

$$- A_0^2 - \sum_{\lambda=1}^{n} \frac{A_\lambda^2 + B_\lambda^2}{2} + \frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi} [f(x)]^2 dx$$

und aus dieser Form erhellt unmittelbar, daß der kleinste Wert, den der Mittelwert annehmen kann, gleich

$$\frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi} [f(x)]^2 dx - A_0^2 - \sum_{\lambda=1}^{n} \frac{A_\lambda^2 + B_\lambda^2}{2}$$

ist und daß dieser Wert dann und nur dann angenommen wird, wenn

$a_0 = A_0,\ a_\lambda = A_\lambda,\ b_\lambda = B_\lambda\ (\lambda = 1, 2, \ldots n).$

Sobald die Koeffizienten a, b mit diesen allein durch die gegebene Funktion f(x) bestimmten Werten nicht sämtlich übereinstimmen, so ist der Mittelwert des Fehlerquadrats notwendig größer, und zwar um den Betrag

$$(a_0 - A_0)^2 + \sum_{\lambda=1}^{n} \frac{(a_\lambda - A_\lambda)^2 + (b_\lambda - B_\lambda)^2}{2}.$$

Für eine gegebene Funktion f(x) erhalten wir somit den Näherungsausdruck

$$S_n(x) = \frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi} f(x)dx + \frac{1}{\pi}\int_0^{2\pi} f(x)\cos(x)dx \,.\, \cos x + \ldots + \frac{1}{\pi}\int_0^{2\pi} f(x)\cos(nx)dx \,.\, \cos nx$$

$$+ \frac{1}{\pi}\int_0^{2\pi} f(x)\sin(x)dx \,.\, \sin x + \ldots + \frac{1}{\pi}\int_0^{2\pi} f(x)\sin(nx)dx \,.\, \sin nx \ ^{1)}$$

und dieser Näherungsausdruck ist in dem oben angegebenen Sinne der beste, der sich mit den vorgegebenen Sinus- und Cosinusgliedern erreichen läßt. Nimmt man weitere Sinus- und Cosinusglieder für größere Werte von n hinzu, so ändern sich die schon berechneten Glieder des Näherungsausdruckes nicht, sondern es treten nur noch weitere Glieder hinzu. In dem Ausdruck für den Mittelwert des Fehlerquadrats können dann nur negative Terme hinzutreten, d. h. der Mittelwert des Fehlerquadrats muß dadurch kleiner werden.

Bei allen für die physikalische Forschung in Betracht kommenden Funktionen läßt sich zeigen, daß der Mittelwert des Fehlerquadrats beliebig klein wird, wenn man n hinreichend groß nimmt. Vor allem gilt das für alle stetigen Funktionen und für alle Funktionen, die innerhalb einer Periode aus einer endlichen Anzahl von Stücken stetiger Funktionen bestehen. Wenn bei dieser Beschaffenheit von f(x) die unendliche Reihe

$$A_0 + A_1\cos x + A_2\cos(2x) + \ldots$$
$$+ B_1\sin x + B_2\sin(2x) + \ldots$$

(A_0, A_1, B_1; . . . in der oben angegebenen Bedeutung) in einem Intervall gleichmäßig konvergiert, so wird sie dort mit der Funktion f(x) übereinstimmen. Denn unter diesen Umständen muß der Mittelwert des Fehlerquadrats für die unendliche Reihe Null sein und folglich kann der Fehler selbst nur an solchen Stellen von Null verschieden sein, wo er unstetig ist. Wenn eine stetige Funktion f(x) innerhalb ihrer Periode nur eine endliche Anzahl Maxima und Minima besitzt, so läßt sich ebenfalls zeigen, daß die unendliche Reihe den Wert der Funktion f(x) für alle Werte von x besitzt, für die f(x) nicht unstetig ist. Die unendliche Reihe wird die Fouriersche Reihenentwickelung genannt. Ist die Funktion f(x) durch einen analytischen Ausdruck oder stückweise durch analytische Ausdrücke gegeben, so lassen sich die Koeffizienten auf analytischem Wege berechnen. Handelt es sich dagegen um eine empirische Funktion, so ist das nicht möglich. Man wendet dann je nach der Form, in der die empirische Funktion vorliegt, verschiedene Methoden an.

3. Annäherung mit Hilfe äquidistanter Ordinaten. Es sei f(x) dadurch gegeben, daß ihre Werte an m gleichweit voneinander entfernten Teilpunkten der Periode also etwa für

$$x_\nu = \nu\frac{2\pi}{m} \qquad (\nu = 0, 1, 2 \ldots m-1)$$

gemessen seien. Die Werte mögen mit

$$y_0, y_1, \ldots, y_{m-1}$$

[1]) Jedes der Integrale kann auch statt von 0 bis 2π von $-\pi$ bis $+\pi$ oder von x_0 bis $x_0 + 2\pi$ integriert werden. Das ändert nichts an ihren Werten.

bezeichnet werden. Wir suchen einen Ausdruck

$$S_n(x) = a_0 + a_1 \cos x + a_2 \cos 2x + \ldots a_n \cos(nx) + b_1 \sin x + b_2 \sin 2x + \ldots b_n \sin(nx)$$

zu bilden, der die Funktion an den gemessenen Stellen möglichst gut darstellen soll. Dabei darf die Zahl der Koeffizienten a_λ, b_λ nicht größer sein als die Zahl der gemessenen Ordinaten, weil sie sonst unbestimmt werden. Wir wollen ihre Zahl kleiner als die Anzahl der gemessenen Ordinaten setzen.

Der Fehler des Näherungsausdrucks $S_n(x)$ ist an der Stelle x_ν gleich

$$S_n(x_\nu) - y_\nu.$$

Wir suchen nun die Koeffizienten a, b so zu bestimmen, daß der Mittelwert des Fehlerquadrats

$$\frac{1}{m}\sum_{\nu=0}^{m-1}(S_n(x_\nu) - y_\nu)^2 = \frac{1}{m}\sum_{\nu=0}^{m-1}(S_n(x_\nu))^2 - \frac{2}{m}\sum_{\nu=0}^{m-1} S_n(x_\nu)y_\nu + \frac{1}{m}\sum_{\nu=0}^{m-1} y_\nu^2$$

möglichst klein wird. Der leitende Gedanke ist also derselbe wie oben, nur daß an Stelle des Integrals eine Summe tritt entsprechend der beschränkten Anzahl der vorliegenden Messungen. Aehnlich wie oben finden wir nun

$$\frac{1}{m}\sum_{\nu=0}^{m-1}(S_n(x_\nu))^2 = a_0^2 + \frac{a_1^2 + b_1^2}{2} + \ldots + \frac{a_n^2 + b_m^2}{2}$$

und wenn wir analog den früheren Bezeichnungen

$$\frac{1}{m}\sum_{\nu=0}^{m-1} y_\nu = A_0, \quad \frac{2}{m}\sum_{\nu=0}^{m-1} y_\nu \cos(\lambda x_\nu) = A_\lambda$$

$$\frac{2}{m}\sum_{\nu=0}^{m-1} y_\nu \sin(\lambda x_\nu) = B_\lambda$$

$$(\lambda = 1, 2, \ldots n)$$

setzen, so wird

$$\frac{1}{m}\sum_{\nu=0}^{m-1}[S_n(x_\nu) - y_\nu]^2 = a_0^2 + \sum_{\lambda=1}^{n}\frac{a_\lambda^2 + b_\lambda^2}{2} - 2a_0A_0 - \sum_{\lambda=1}^{n}(a_\lambda A_\lambda + b_\lambda B_\lambda) + \frac{1}{m}\sum_{\nu=0}^{m-1} y_\nu^2$$

$$= (a_0 - A_0)^2 + \sum_{\lambda=1}^{n}\frac{(a_\lambda - A_\lambda)^2 + (b_\lambda - B_\lambda)^2}{2} - A_0^2 - \sum_{\lambda=1}^{n}\frac{A_\lambda^2 + B_\lambda^2}{2} + \frac{1}{m}\sum_{\nu=0}^{m-1} y_\nu^2.$$

Daraus ergibt sich ganz ähnlich wie oben, daß für gegebene Werte von y_ν der kleinste Mittelwert des Fehlerquadrats dann und nur dann herauskommt, wenn

$$a_0 = A_0, \; a_\lambda = A_\lambda, \; b_\lambda = B_\lambda$$

gesetzt wird.

Dieser kleinste Wert ist gleich

$$\frac{1}{m}\sum_{\nu=0}^{m-1} y_\nu^2 - A_0^2 - \sum_{\lambda=1}^{n}\frac{A_\lambda^2 + B_\lambda^2}{2}.$$

Nimmt man in dem Näherungswert weitere Glieder hinzu, so ändern sich die schon berechneten Werte A, B nicht, sofern die Zahl der Koeffizienten kleiner bleibt als die der beobachteten Ordinaten. Für die Durchführung der Rechnung ist es am zweckmäßigsten, m durch 4 teilbar anzunehmen, damit die auftretenden numerischen Werte von $\sin(\lambda x_\nu)$ und $\cos(\lambda x_\nu)$ sich möglichst wiederholen. Auch wollen wir die Zahl der Koeffizienten gleich der der Ordinaten machen, $n = \frac{m}{2}$ annehmen und für $S_n(x)$ den Ausdruck betrachten

$$S_n(x) = a_0 + a_1 \cos(x) + \ldots + a_{n-1}\cos((n-1)x) + a_n \cos(nx) + b_1 \sin(x) + \ldots + b_{n-1}\sin((n-1)x).$$

Wir können dann den Fehler von $S_n(x)$ an allen m Teilpunkten zum Verschwinden bringen. Die Werte der Koeffizienten finden wir wie oben. Es ergibt sich

$$\frac{1}{m}\sum_{\nu=0}^{m-1}[S_n(x_\nu)]^2 = a_0^2 + a_n^2 + \sum_{\nu=1}^{n-1}\frac{a_\lambda^2 + b_\lambda^2}{2}$$

und daraus folgt, daß alle Fehler Null werden für

$$a_0 = \frac{1}{m}\sum_{\nu=0}^{m-1} y_\nu, \quad a_n = \frac{1}{m}\sum_{\lambda=0}^{m-1}(-1)^\nu y_\nu,$$

$$a_\lambda = \frac{2}{m}\sum_{\nu=0}^{m-1}\cos(\lambda x_\nu)y_\nu,$$

$$b_\lambda = \frac{2}{m}\sum_{\nu=1}^{m-1}\sin(\lambda x_\nu)y_\nu.$$

Es ist dann

$$\frac{1}{m}\sum_{\nu=0}^{m-1} y_\nu^2 = a_0^2 + a_n^2 + \sum_{\lambda=1}^{m-1}\frac{a_\lambda + b_\lambda^2}{2}$$

Läßt man in dem Ausdruck für $S_n(x)$ irgendwelche Glieder weg, so behalten die übrig bleibenden immer die Eigenschaft, das mittlere Fehlerquadrat so klein zu machen, wie es ohne Hinzuziehung anderer Glieder möglich ist. Um die Koeffizienten a, b zu berechnen, faßt man zweckmäßig die Glieder zusammen, die mit denselben numerischen Werten der Größen $\cos(\lambda x_\nu)$ und $\sin(\lambda x_\nu)$ multipliziert sind. Zu dem Ende schreibt man die $m = 2n$ gemessenen Ordinaten in zwei Zeilen so

$$\begin{array}{cccccc} y_0 & y_1 & y_2 & y_3 & \ldots y_{n-1} & y_n \\ & y_{m-1} & y_{m-2} & y_{m-3} & \ldots y_{n-1} & \end{array}$$

und bildet von den untereinander stehenden Größen die Summen und die Differenzen:

$$u_0\, u_1\, u_2\, u_3 \ldots u_{n-1}\, u_n$$
$$v_1\, v_2\, v_3 \ldots v_{n-1}$$

wo

$$u_0 = y_0,\ u_n = y_n,\ u_\nu = y_\nu + y_{m-\nu},$$
$$v_\nu = y_\nu - y_{m-\nu}.$$

Damit erhalten wir

$$ma_0 = \sum_{\nu=0}^{n} u_\nu,\ ma_n = \sum_{\nu=0}^{n} (-1)^\nu u_\nu;$$

$$na_\lambda = \sum_{\nu=0}^{n} \cos(\lambda x_\nu) u_\nu,\ nb_\lambda = \sum_{\nu=1}^{n-1} \sin(\lambda x_\nu) v_\nu.$$

Es offenbart sich hier eine Symmetrie, insofern als die Größen u_ν, v_ν in ganz analoger Weise durch die Koeffizienten a, b ausgedrückt werden können:

$$u_0 = \sum_{\lambda=0}^{n} a_\lambda,\ u_n = \sum_{\lambda=0}^{n} (-1)^\lambda a_\lambda;$$

$$\tfrac{1}{2} u_\nu = \sum_{\lambda=0}^{n} \cos(\lambda x_\nu) a_\lambda,\ \tfrac{1}{2} v_\nu = \sum_{\lambda=1}^{n-1} \sin(\lambda x_\nu) b_\lambda.$$

Mit anderen Worten, wenn man in den Summen, durch die die Werte $u_0, u_n; \frac{1}{2}u_\nu$, $\frac{1}{2}v_\nu$ (und damit indirekt auch die Werte

$$\Big(y_0 = u_0,\ y_n = u_n;\ y_\nu = \frac{u_\nu + v_\nu}{2}\ (\nu < n),$$
$$y_{m-\nu} = \frac{u_\nu - v_\nu}{2}\ (\nu > n)\Big)$$

aus den Koeffizienten a, b berechnet werden, an Stelle von a_0, a_n; a_λ, b_λ die Werte u_0, u_n; u_λ, v_λ einsetzt, so liefern sie die Werte ma_0, ma_n; na_λ, nb_λ. Genau dieselbe Operation, die Glieder einer Fourierschen Reihe zu summieren (die Cosinusglieder für sich und die Sinusglieder für sich), liefert auch die Koeffizienten; die Synthese ist zugleich die Analyse.

Die Berechnung wird durch weiteres Zusammenfassen erleichtert, in dem man die Größen u und v je in zwei Zeilen schreibt und wieder die Summen und Differenzen der untereinander stehenden Größen bildet:

	u_0	u_1	u_2	$\ldots u_{s-1}\, u_s$
	u_n	u_{n-1}	u_{n-2}	$\ldots u_{s+1}$
Summen:	$\mathfrak{u}_0$	$\mathfrak{u}_1$	$\mathfrak{u}_2$	$\ldots \mathfrak{u}_{s-1}\, \mathfrak{u}_s$
Differenzen:	$\mathfrak{u}'_0$	$\mathfrak{u}'_1$	$\mathfrak{u}'_2$	$\ldots \mathfrak{u}'_{s-1}$

	v_1	$v_2 \ldots$	$v_{s-1}\, v_s$
	v_{n-1}	v_{n-2}	v_{s+1}
Summen:	$\mathfrak{v}_1$	$\mathfrak{v}_2$	$\mathfrak{v}_{s-1}\, \mathfrak{v}_s$
Differenzen:	$\mathfrak{v}'_1$	$\mathfrak{v}'_2$	$\mathfrak{v}'_{s-1}$

$(s = n/2 = m/4)$

Dann ist:

$$ma_0 = \sum_{\nu=0}^{s} \mathfrak{u}_\nu,\ ma_n = \sum_{\nu=0}^{s} (-1)^\nu \mathfrak{u}_\nu;$$

$$na_\lambda = \sum_{\nu=0}^{s} \cos(\lambda x_\nu) \mathfrak{u}_\nu,\ nb_\lambda = \sum_{\nu=1}^{s-1} \sin(\lambda x_\nu) \mathfrak{v}'_\nu$$

für gerade Werte von λ und

$$na_\lambda = \sum_{\nu=0}^{s-1} \cos(\lambda x_\nu) \mathfrak{u}'_\nu,\ nb_\lambda = \sum_{\nu=1}^{s+\nu} \sin(\lambda x_\nu) \mathfrak{v}_\nu$$

für ungerade Werte von λ.

Eine weitere Vereinfachung der Rechnung besteht darin, daß man a_λ und $a_{n-\lambda}$, ebenso b_λ und $b_{n-\lambda}$ gleichzeitig ins Auge faßt. Es ergibt sich nämlich für gerades oder ungerades λ:

$$na_{n-\lambda} = \sum_{\nu=0}^{s} (-1)^\nu \cos(\lambda x_\nu) \mathfrak{u}_\nu$$

oder

$$na_{n-\lambda} = \sum_{\nu=0}^{s-1} (-1)^\nu \cos(\lambda x_\nu) \mathfrak{u}'_\nu$$

und

$$nb_{n-\lambda} = \sum_{\nu=1}^{s-1} (-1)^{\nu-1} \sin(\lambda x_\nu) \mathfrak{v}'_\nu$$

oder

$$nb_{n-\lambda} = \sum_{\nu=1}^{s} (-1)^{\nu-1} \sin(\lambda x_\nu) \mathfrak{v}_\nu.$$

Hat man z. B. nicht mehr als 12 Ordinaten gemessen, so ist $m = 12$, $n = 6$, $s = 3$

Die Werte von $\cos(\lambda x_\nu)$ und $\sin(\lambda x_\nu)$ sind dann nur $\pm \sin 30^0$, $\pm \sin 60^0$, ± 1, wodurch es gelingt, die Rechnung auf ein einfaches Schema zu bringen, mit Hilfe dessen sich die Koeffizienten aus den gegebenen 12 Ordinaten in kurzer Zeit ermitteln lassen.[1])

4. Abkürzung des Verfahrens nach den auftretenden Symmetrien. Eine ähnliche Zusammenfassung wird übrigens zweckmäßig auch in dem Falle angewandt, wo die Funktion analytisch gegeben ist und die Koeffizienten durch Integrale dargestellt werden. Ist f(x) die gegebene periodische Funktion, so sei

$$\varphi(x) = f(x) + f(2\pi - x) = f(x) + f(-x)$$
$$\psi(x) = f(x) - f(2\pi - x) = f(x) - f(-x).$$

Dann ist

$$a_0 = \frac{1}{2\pi}\int_0^\pi \varphi(x)dx,\ a_\lambda = \frac{1}{\pi}\int_0^\pi \varphi(x)\cos(\lambda x)dx$$

$$b_\lambda = \frac{1}{\pi}\int_0^\pi \psi(x)\sin(\lambda x)dx.$$

Und wenn weiter

$$\varphi_1(x) = \varphi(x) + \varphi(\pi - x)$$
$$\varphi_2(x) = \varphi(x) - \varphi(\pi - x)$$
$$\psi_1(x) = \psi(x) + \psi(\pi - x)$$
$$\psi_2(x) = \psi(x) - \psi(\pi - x)$$

gesetzt wird, so ergibt sich:

[1]) Wegen des Schemas vgl. C. Runge „Theorie und Praxis der Reihen", 8°, Leipzig 1904, S. 153. Ferner C. Runge, Nachrichten der K. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, 1908, wo der Fall von 24 Ordinaten auf den von 12 zurückgeführt wird.

$$a_0 = \frac{1}{2\pi}\int_0^{\pi/2}\varphi_1(x)dx,\ a_\lambda = \frac{1}{\pi}\int_0^{\pi/2}\varphi_1(x)\cos(\lambda x)dx$$

$$b_\lambda = \frac{1}{\pi}\int_0^{\pi/2}\psi_2(x)\sin(\lambda x)dx$$

(für gerades λ)

und

$$a_\lambda = \frac{1}{\pi}\int_0^{\pi/2}\varphi_2(x)\cos(\lambda x)dx,$$

$$b_\lambda = \frac{1}{\pi}\int_0^{\pi/2}\psi_1(x)\sin(\lambda x)dx$$

(für ungerades λ).

Bei einer „geraden Funktion" ($f(x) = f(-x)$) ist $\varphi(x) = 2f(x)$ und $\psi(x) = 0$, folglich:

$$b_\lambda = 0,\ a_0 = \frac{1}{\pi}\int_0^{\pi} f(x)dx,$$

$$a_\lambda = \frac{2}{\pi}\int_0^{\pi} f(x)\cos(\lambda x)dx,$$

bei einer „ungeraden Funktion" ($f(x) = -f(-x)$, ist $\varphi(x) = 0$ und $\psi(x) = 2f(x)$ folglich:

$$a_0 = a_\lambda = 0,\ b_\lambda = \frac{2}{\pi}\int_0^{\pi} f(x)\sin(\lambda x)dx.$$

In beiden Fällen brauchen wir also nur über die halbe Periode zu integrieren, und die Fouriersche Reihe besteht bei der geraden Funktion nur aus Cosinusgliedern, bei der ungeraden nur aus Sinusgliedern. Und umgekehrt, wenn die Fouriersche Reihe nur aus Cosinusgliedern besteht, so ist die dargestellte Funktion „gerade" ($f(x) = f(-x)$), wenn sie nur aus Sinusgliedern besteht, so ist sie „ungerade" ($f(x) = -f(-x)$). Wenn $f(x)$ so beschaffen ist, daß $f(x) = f(\pi - x)$, so haben $\varphi(x)$ und $\psi(x)$ dieselbe Eigenschaft. Folglich verschwinden dann $\varphi_2(x)$ und $\psi_2(x)$ und in der Fourierschen Reihe fehlen demnach die Cosinusglieder mit ungeradem und die Sinusglieder mit geradem Index.

Ist andererseits $f(x) = -f(\pi - x)$, so verschwinden $\varphi_1(x)$ und $\psi_1(x)$, und in der Fourierschen Reihe fehlen infolgedessen die Cosinusglieder mit geradem λ und die Sinusglieder mit ungeradem λ. Es können auch gleichzeitig eine der beiden Bedingungen $f(x) = \pm f(-x)$ und eine der beiden Bedingungen $f(x) = \pm f(\pi - x)$ erfüllt sein. Dann besteht die Fouriersche Reihe entweder nur aus Cosinusgliedern oder nur aus Sinusgliedern und gleichzeitig sind nur Glieder mit geradem oder nur Glieder mit ungeradem Index vertreten. In diesen Fällen braucht man nur über den vierten Teil der Periode zu integrieren. Z. B. wenn $f(x) = -f(2\pi - x)$ und gleichzeitig $f(x) = f(\pi - x)$, so ist $\varphi(x) = 0$, $\psi(x) = 2f(x)$, $\psi_2(x) = 0$, $\psi_1(x) = 4f(x)$; mithin:

$$a_0 = a_\lambda = 0,\ b_\lambda = 0\ \text{(für gerades } \lambda)$$

$$b_\lambda = \frac{4}{\pi}\int_0^{\pi/2} f(x)\sin(\lambda x)dx\ \text{(für ungerades } \lambda).$$

5. **Beispiele von Zerlegungen.** Soll z. B. $f(x)$ von 0 bis π einen konstanten Wert h; von π bis 2π den entgegengesetzten Wert $-h$ haben (Fig. 2), so ergibt sich für ungerades λ:

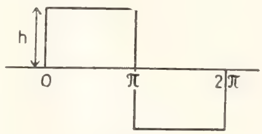


Fig. 2.

$$b_\lambda = \frac{4}{\pi}\int_0^{\pi/2} h\sin(\lambda x)dx$$

$$= \frac{4h}{\pi}\left[-\frac{\cos\lambda x}{\lambda}\right]_0^{\pi/2} = \frac{4h}{\pi}\frac{1}{\lambda}$$

Die Fouriersche Reihe ist daher:

$$f(x) = \frac{4h}{\pi}\left[\sin x + \frac{\sin(3x)}{3} + \frac{\sin(5x)}{5} + \dots\right]$$

Bricht man die Reihe bei irgendeinem Gliede, z. B. hinter $\frac{\sin(11x)}{11}$ ab, so wird das mittlere Fehlerquadrat, wie oben gezeigt, gleich:

$$\frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi}(f(x))^2dx - \frac{8h^2}{\pi^2}\left[1 + \frac{1}{9} + \frac{1}{25} + \dots + \frac{1}{121}\right]$$

$$= h^2\left\{1 - \frac{8}{\pi^2}\left[1 + \frac{1}{9} + \frac{1}{25} + \dots + \frac{1}{121}\right]\right\}$$

$$= h^2 \cdot 0{,}0337.$$

Das mittlere Fehlerquadrat wird beliebig klein, wenn man hinreichend viele Glieder der Reihe zuläßt, wie sich auch direkt zeigen läßt, da:

$$1 + \frac{1}{9} + \frac{1}{25} + \dots = \frac{\pi^2}{8}.$$

Das mittlere Fehlerquadrat, das man beim

Abbrechen hinter $\frac{\sin(2n-1)x}{2n-1}$ erhält, läßt sich daher auch in der Form schreiben:

$$\frac{h^2 . 8}{\pi^2}\left[\frac{1}{(2n+1)^2}+\frac{1}{(2n+3)^2}+\dots\right] < \frac{h^2 4}{\pi^2}\left[\left(\frac{1}{2n}-\frac{1}{2n+2}\right)+\left(\frac{1}{2n+2}-\frac{1}{2n+4}\right)+\dots\right]=\frac{h^2 2}{\pi^2 n}.$$

Obgleich das mittlere Fehlerquadrat beliebig klein wird, so ist dennoch der Fehler selbst, auch wenn man beliebig viele Glieder nimmt, nicht überall beliebig klein. Vielmehr bleiben in der Nähe der Sprungstellen $x = 0$, π, 2π Abweichungen der Näherungskurve übrig, die mit wachsender Gliederzahl nicht beliebig klein werden, sondern sich nur immer enger an die Sprungstelle heranziehen, so daß sie auf das mittlere Fehlerquadrat immer weniger Einfluß gewinnen.

Dasselbe gilt von jeder Sprungstelle einer periodischen Funktion. Wenn auch der Mittelwert des Fehlerquadrats bei einer hinreichenden Zahl von Gliedern der Fourierschen Reihe beliebig klein wird, so wird doch das Maximum des Fehlers selbst in der Nähe einer Sprungstelle nicht beliebig klein, wie viele Glieder man auch hinzunehmen mag.

Setzt man in die Fouriersche Reihe den Wert der Veränderlichen ein, wo der Sprung eintritt, so ergibt die Fouriersche Reihe das arithmetische Mittel der beiden Werte, zwischen denen der Sprung stattfindet.

2. Beispiel. $f(x)$ möge von $x = 0$ bis $x = \varepsilon < \pi$ und von $x = 2\pi - \varepsilon$ bis 2π den Wert h haben, während es für alle anderen Werte von x verschwindet (Fig. 3).

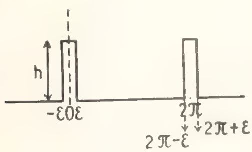


Fig. 3.

Hier haben wir $\psi(x) = f(x) - f(2\pi - x) = 0$, und für $x = 0$ bis ε, $\varphi(x) = f(x) + f(2\pi - x) = 2h$, dagegen für $x = \varepsilon$ bis π $\varphi(x) = 0$. Mithin wird:

$$a_0 = \frac{h\varepsilon}{\pi},\ a_\lambda = \frac{2h}{\pi}\int_0^\varepsilon \cos(\lambda x)dx = \frac{2h}{\pi}\frac{\sin(\lambda\varepsilon)}{\lambda}$$

$$b_\lambda = 0$$

$$f(x) = \frac{2h}{\pi}\left[\frac{\varepsilon}{2} + \sin\varepsilon\cos x + \frac{\sin(2\varepsilon)}{2}\cos(2x) + \frac{\sin(3\varepsilon)}{3}\cos(3x) + \dots\right].$$

Das mittlere Fehlerquadrat der Näherung, die man erhält, wenn man hinter dem Gliede $\frac{2h}{\pi}\frac{\sin(n\varepsilon)}{n}\cos(nx)$ abbricht, ist gleich:

$$\frac{h^2\varepsilon}{\pi} - \frac{2h^2}{\pi^2}\left[\frac{\varepsilon^2}{2} + \sin^2\varepsilon + \frac{\sin^2(2\varepsilon)}{2^2} + \frac{\sin^2(3\varepsilon)}{3^2} + \dots + \frac{\sin^2(n\varepsilon)}{n^2}\right].$$

Für die unendliche Reihe wird das mittlere Fehlerquadrat gleich Null. Folglich kann es für den Näherungswert auch in die Form gebracht werden:

$$\frac{2h^2}{\pi^2}\left[\frac{\sin^2(n+1)\varepsilon}{(n+1)^2} + \frac{\sin^2(n+2)\varepsilon}{(n+2)^2} + \dots\right] < \frac{2h^2}{\pi^2}\cdot\frac{1}{n+\frac{1}{2}}.$$

3. Beispiel. $f(x) = x$ für $x = 0$ bis π und $f(2\pi - x) = f(x)$ (Fig. 4). Damit ist:

$$a_0 = \frac{\pi}{2},\ a_\lambda = \frac{2}{\pi}\int_0^\pi x\cos(\lambda x)dx$$

$$b_\lambda = 0.$$

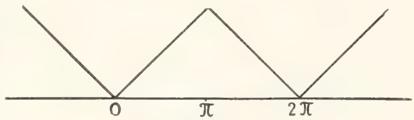


Fig. 4.

Nun ist

$$\int_0^\pi x\cos(\lambda x)dx = \left[\frac{x\sin(\lambda x)}{\lambda}\right]_0^\pi - \int_0^\pi \frac{\sin(\lambda x)}{\lambda}dx$$

$$= \left[\frac{\cos(\lambda x)}{\lambda^2}\right]_0^\pi = \frac{(-1)^\lambda - 1}{\lambda^2}$$

folglich:

$$f(x) = \frac{\pi}{2} - \frac{4}{\pi}\left(\cos x + \frac{\cos(3x)}{3^2} + \frac{\cos(5x)}{5^2} + \dots\right).$$

Mittlerer Fehler, wenn man hinter

$$-\frac{4}{\pi}\frac{\cos(2n-1)x}{(2n-1)^2}$$

abbricht:

$$\frac{8}{\pi^2}\left[\frac{1}{(2n+1)^4} + \frac{1}{(2n+3)^4} + \dots\right] < \frac{8}{3\pi^2}\cdot\frac{1}{(2n)^3}.$$

6. Apparate und graphische Verfahren. Zur Berechnung der Koeffizienten der Fourierschen Reihe kann man sich an

Stelle der Rechnung auch mathematischer Apparate bedienen oder man kann die Summationen oder Integrationen auf graphischem Wege ausführen. Viele der zu diesem Zwecke erfundenen Apparate haben heute nicht viel mehr als historisches Interesse, weil sie von den neueren überholt sind. Integrationen führen aus die Apparate von W. Thomson (1876)[1]), Sharp und Henrici (1894)[2]), Yule (1895)[3]), le Conte (1898)[4]), Mader (1909)[5]). Dagegen beruht der Analysator von Michelson und Stratton[6]) auf der Summation einer diskreten Anzahl von Termen, die den äquidistant über die Periode verteilten Ordinaten der zu analysierenden Kurve entsprechen. Der Apparat zeichnet einmal, wenn die Koeffizienten der Fourierschen Reihe gegeben sind, die Kurve, deren Ordinaten die Werte der Fourierschen Reihe als Funktion der Veränderlichen darstellen, andererseits, wenn die Werte der Fourierschen Reihe gegeben sind, die Kurve, deren Ordinaten in den äquidistanten Teilpunkten der Periode die Koeffizienten als Funktion ihres Index darstellen.

Die graphische Ermittelung der Integrale von der Form

$$\int_0^{2\pi} f(x)\cos(\lambda x)dx \text{ oder } \int_0^{2\pi} f(x)\sin(\lambda x)dx$$

geschieht am besten, indem man eine neue Veränderliche einführt und z. B.

$$t = \sin(\lambda x)$$

also

$$dt = \lambda\cos(\lambda x)dx$$

setzt. f(x) geht bei Einführung der neuen Veränderlichen in eine Funktion F(t) von t über und das Integral wird

$$\frac{1}{\lambda}\int F(t)dt.$$

Beim Durchlaufen des Intervalls $x = 0$ bis 2π läuft die neue Veränderliche λmal von o über $+1$ zurück zu -1 und wieder zu o. Stellt man F(t) durch die Ordinate einer Kurve dar zur Abszisse t, so bedeutet

$$\int F(t)dt$$

die von der Kurve umkreiste Fläche. Diese Kurve wird aus der Kurve $y = f(x)$ dadurch gewonnen, daß man auf der x-Achse die Punkte markiert, wo t vorgeschriebene Werte hat, z. B. $t = 0;\ \pm 0,1;\ \pm 0,2;\ldots \pm 1$. Die zu diesen Punkten gehörigen Ordinaten der ursprünglichen Kurve $y = f(x)$ sind dann neu zu ordnen entsprechend dem zugehörigen Wert von t, so daß t zur Abszisse wird. Es kommt auf dasselbe hinaus, als hätte man die Kurve $y = f(x)$ um einen Kreiszylinder vom Umfang $\frac{2\pi}{\lambda}$ gewickelt, so daß die x-Achse von $x = 0$ bis $x = 2\pi$ λmal um den Zylinder herumläuft, und hätte die so aufgerollte Kurve senkrecht auf eine der Zylinderachse parallele Ebene projiziert.[1])

Die Summen z. B.

$$\sum_\nu y_\nu \cos\lambda x_\nu$$

können graphisch durch die Endordinate einer gebrochenen Linie ermittelt werden. Man trägt dazu die Längen y_ν hintereinander auf der Abszissenachse ab. Die gebrochene Linie beginnt bei Null und hat ihre Ecken über den Stellen, wo die Strecken y_ν aneinander stoßen. Die Neigung der Seite der gebrochenen Linie, die über y_ν liegt, wird so bestimmt, daß die Tangente des Winkels, den sie mit der x-Achse macht, gleich $\cos(\lambda x_\nu)$ ist. Die gebrochene Linie läßt sich sehr schnell zeichnen, wenn man sich eines von v. Sanden[2]) angegebenen Instruments bedient. Es besteht aus einem Hartgummipolygon, dessen Seiten die verschiedenen den Werten $\cos(\lambda x_\nu)$ entsprechenden Richtungen angibt, wenn man eine Seite die Richtung der x-Achse annehmen läßt. Man führt die Hartgummiplatte längs der Reißschiene und kann so die einzelnen Seiten der gebrochenen Linie ziehen.

7. Das Isolieren von Gliedern hoher Ordnung. Hat man eine Funktion in eine Fouriersche Reihe entwickelt:

$$f(x) = a_0 + a_1\cos x + a_2\cos(2x) + \ldots$$
$$+ b_1\sin x + b_2\sin(2x) + \ldots$$

so kann man in einfacher Weise die Summe der Glieder aussondern, deren Ordnungszahl die Vielfachen einer ganzen Zahl sind. Um z. B. die Glieder:

$$a_0 + a_3\cos(3x) + a_6\cos(6x) + \ldots$$
$$+ b_3\sin(3x) + b_6\sin(6x) + \ldots$$

zu erhalten, hat man nur nötig, das arithmetische Mittel der drei Werte:

[1]) W. Thomson, Proc. of the Royal Soc. London 1876, 1878.
[2]) Sharp und Henrici, Phil. Mag. 1894.
[3]) Yule, Phil. Mag. 1895.
[4]) Le Conte, Phys. Review 1898.
[5]) Mader, Elektrotechn. Zeitschr. 1909.
[6]) Michelson und Stratton, Amer. Journ. of Science 1898.

[1]) Clifford, Lond. Math. Proc. 5 (1873), p. 11; Finsterwalder, Harmonische Analyse Zeitschr. f. Math. und Physik, Bd. 43 (1898) p. 85.
[2]) v. Sanden, Zeitschrift für Mathematik und Physik, Bd. 61, 1912.

$$f(x),\ f\left(x+\frac{2\pi}{3}\right),\ f\left(x+2\frac{2\pi}{3}\right)$$

zu bilden. In der Summe heben sich alle Glieder weg mit Ausnahme derer, deren Ordnungszahl durch 3 teilbar ist. Denn es ist:

$$\frac{1}{3}\left(\cos(\lambda x)+\cos\left(\lambda x+\lambda\frac{2\pi}{3}\right)+\cos\left(\lambda x+2\lambda\frac{2\pi}{3}\right)\right)$$

und

$$\frac{1}{3}\left(\sin(\lambda x)+\sin\left(\lambda x+\lambda\frac{2\pi}{3}\right)+\sin\left(\lambda x+2\lambda\frac{2\pi}{3}\right)\right)$$

gleich Null, wenn λ nicht durch 3 teilbar ist, und gleich 1, wenn es teilbar ist. Man sieht dies am besten ein, wenn man $\cos(\lambda x)$, $\sin(\lambda x)$ als die Komponenten einer Kraft auffaßt, die am Nullpunkt angreift, und ebenso $\cos\left(\lambda x+\lambda\frac{2\pi}{3}\right)$, $\sin\left(\lambda x+\lambda\frac{2\pi}{3}\right)$ und $\cos\left(\lambda x+2\lambda\frac{2\pi}{3}\right)$, $\sin\left(\lambda x+2\lambda\frac{2\pi}{3}\right)$. Die drei Kräfte sind gleichgroß und symmetrisch um den Nullpunkt verteilt; sie halten sich infolgedessen im Gleichgewicht.

Will man ein einzelnes Glied $a_n\cos(nx)+b_n\sin(nx)$ einigermaßen hoher Ordnung untersuchen, so kann man auf diese Weise eine Funktion bilden, deren Fouriersche Entwickelung mit diesem Gliede anfängt. Ihre Periode ist $\frac{2\pi}{n}$ und für sie spielt also das betreffende Glied dieselbe Rolle wie das Glied erster Ordnung für die Funktion mit der Periode 2π. Wenn nun die Koeffizienten a_n b_n mit wachsendem n hinreichend stark abnehmen, so wird das nächste Glied $a_{2n}\cos(2nx)+b_{2n}\sin(2nx)$, besonders wenn n eine größere Zahl ist, gegen $a_n\cos(nx)+b_n\sin(nx)$ nicht mehr in Betracht kommen, ebensowenig wie die darauf folgenden Glieder, und demnach kann die Funktion

$$\frac{1}{n}\left\{f(x)+f\left(x+\frac{2\pi}{n}\right)+\ldots+f\left(x+(n-1)\frac{2\pi}{n}\right)\right\}$$

nach Abzug der Konstante a_0 als eine Annäherung an das Glied nter Ordnung

$$a_n\cos(nx)+b_n\sin(nx)$$

betrachtet werden. Um die Funktion durch eine Kurve darzustellen, würde man graphisch so verfahren, daß man die Periode der Kurve $y=f(x)$ in n-Teile teilt und auf Pauspapier die n-Teile der Kurve über demselben Abszissenabschnitt zeichnet. Für jede Abszisse dieses Abschnitts erhält man auf diese Weise n-Kurvenpunkte. Der Schwerpunkt dieser n-Punkte beschreibt die gesuchte Kurve, wenn die Abszisse den Abschnitt durchläuft.

8. Das Fouriersche Theorem für eine aperiodische reelle Funktion einer Veränderlichen. Es sei $\Phi(t)$ eine Funktion von t, die für $t=-\infty$ bis $t=\infty$ definiert ist, ohne eine Periode zu besitzen. Wir leiten aus ihr eine periodische Funktion $\varphi(t)$ ab, indem wir festsetzen, daß $\varphi(t)$ für $t=-c/_2$ bis $t=c/_2$ mit $\Phi(t)$ übereinstimmen und für Werte von t außerhalb dieses Intervalls dieselben Werte periodisch wieder annehmen soll, so daß

$$\varphi(t+c)=\varphi(t)$$

Die positive Größe c wollen wir uns groß vorstellen. Wenn t als die Zeit aufgefaßt wird, so würde das heißen, daß $\varphi(t)$ erst in einer ferneren Zukunft oder ferneren Vergangenheit von $\Phi(t)$ abweicht und daher $\Phi(t)$ überall vertreten kann, wo es auf diese zukünftigen und früheren Werte nicht ankommt. Die Funktion $\varphi(t)$ verwandelt sich in eine Funktion von x mit der Periode 2π, wenn wir $x=\frac{2\pi}{c}t$ setzen oder:

$$\varphi(t)=\varphi\left(\frac{cx}{2\pi}\right)=f(x),\ f(x+2\pi)=f(x).$$

Diese Funktion f(x) denken wir uns in eine Fouriersche Reihe entwickelt:

$$f(x)=a_0+a_1\cos x+a_2\cos(2x)+\ldots$$
$$+b_1\sin x+b_2\sin(2x)+\ldots$$

oder für $t=-c/_2$ bis $+c/_2$:

$$\Phi(t)=a_0+\sum_u(A_u\cos(ut)+B_u\sin(ut)),$$

wo für u die Werte $u=\frac{2\pi}{c}, 2.\frac{2\pi}{c}, 3.\frac{2\pi}{c},\ldots$ einzusetzen sind und unter A_u die Werte a_1, a_2, a_3 ... unter B_u die Werte b_1, b_2, b_3 ... verstanden sind: also, daß für $u=\lambda\frac{2\pi}{c}$:

$$A_u=\frac{1}{\pi}\int_{-\pi}^{\pi}f(x)\cos(\lambda x)dx$$
$$=\frac{2}{c}\int_{-c/2}^{+c/2}\Phi(t)\cos(ut)dt$$

$$B_u=\frac{1}{\pi}\int_{-\pi}^{\pi}f(x)\sin(\lambda x)dx$$
$$=\frac{2}{c}\int_{-c/2}^{+c/2}\Phi(t)\sin(ut)dt$$

$$a_0=\frac{1}{2\pi}\int_{-\pi}^{\pi}f(x)dx=\frac{1}{c}\int_{-c/2}^{c/2}\Phi(t)dt.$$

Für einen gegebenen Wert von t, der absolut genommen kleiner ist als c/2, wollen wir uns die Glieder

$$\frac{ca_0}{2}, \quad \frac{c}{2}(A_u \cos(ut) + B_u \sin(ut))$$

als Ordinaten zur Abszisse u aufgetragen denken, wobei $\frac{ca_0}{2}$ die Abszisse u = o erhalten soll. Diese Ordinaten folgen in dem Abstande $\frac{2\pi}{c}$ aufeinander. Multiplizieren wir jede Ordinate mit $\frac{2\pi}{c}$, so stellt das Produkt πa_0, $\pi(A_u \cos ut + B_u \sin ut)$ den Flächeninhalt eines Rechtecks von der Breite des Abstandes zweier Ordinaten und der Höhe der betreffenden Ordinate dar.

Die Fouriersche Reihe für $\Phi(t)$:

$$\Phi(t) = a_0 + \sum_u A_u \cos(ut) + B_u \sin(ut)$$

kann also aufgefaßt werden als der πte Teil der von all diesen Rechtecken überdeckten Fläche (im algebraischen Sinne gerechnet).

Wir betrachten nun die Integrale:

$$\int_{-c/2}^{c/2} \Phi(t) \cos(ut)dt \quad \text{und} \quad \int_{-c/2}^{c/2} \Phi(t) \sin(ut)dt$$

als Funktionen von u nicht nur für die diskreten Werte $u = \frac{2\pi}{c}, 2.\frac{2\pi}{c}, 3.\frac{2\pi}{c}, \ldots$ sondern für kontinuierlich veränderliche positive Werte von u und wollen die Beschaffenheit von $\Phi(t)$ so voraussetzen, daß beide Integrale mit wachsendem c in zwei bestimmte Funktionen von u übergehen:

$$C(u) = \lim_{c=\infty} \int_{-c/2}^{c/2} \Phi(t) \cos(ut)dt;$$

$$S(u) = \lim_{c=\infty} \int_{-c/2}^{c/2} \Phi(t) \sin(ut)dt.$$

Bis auf Größen, die gegen 1/c beliebig klein werden, ist dann

$$A_u = \frac{2}{c} C(u); \; B_u = \frac{2}{c} S(u).$$

Wenn wir ferner annehmen, daß

$$\int_{-c/2}^{c/2} \Phi(t)dt$$

mit wachsendem c unterhalb einer endlichen Grenze bleibt, so folgt daraus, daß a_0 mit wachsendem c beliebig klein werden muß.

Mit wachsendem c geht nun die von den Rechtecken überdeckte Fläche in die von der Kurve

$$C(u) \cos(ut) + S(u) \sin(ut)$$

und der u-Achse begrenzten Fläche über, so daß wir erhalten:

$$\Phi(t) = \frac{1}{\pi} \int_0^\infty (C(u) \cos(ut) + S(u) \sin(ut))du;$$

und diese Gleichung gilt nun für jeden beliebigen positiven oder negativen Wert von t.

Physikalisch gesprochen stellt, wenn wir t als die Zeit auffassen,

$$\frac{1}{\pi} (C(u) \cos(ut) + S(u) \sin(ut))\, du$$

eine Sinusschwingung dar von der Amplitude

$$\frac{1}{\pi} \sqrt{C^2 + S^2}\, du$$

und der Schwingungszahl u (Zahl der Schwingungen in 2π-Zeiteinheiten). Als Summe von Lichtschwingungen aufgefaßt bedeutet mithin das Integral ein kontinuierliches Spektrum von Schwingungen, wobei jeder Schwingungszahl eine gewisse Intensität und Phasenverschiebung zukommt.

In dieser Darstellung finden wir die Symmetrie wieder, die wir oben zwischen den Ordinaten in äquidistanten Teilpunkten der Periode und den Koeffizienten der Fourierschen Entwickelung fanden. In der unendlichen Fourierschen Reihe ging diese Symmetrie verloren; aber in der Integraldarstellung erscheint sie wieder; denn die Funktionen C(u) und S(u), die die Rolle der Koeffizienten spielen, werden aus $\Phi(t)$ durch den nämlichen Integrationsprozeß gewonnen wie $\Phi(t)$ aus C(u) und S(u), nur vertauschen u und t ihre Rollen.

Literatur. ***H. Burkhardt,*** *Trigonometrische Interpolation. In der Enzyklopädie der mathematischen Wissenschaften. Bd. II, 1. Teil.* — ***Derselbe,*** *Jahresbericht der deutschen mathematischen Vereinigung* **10**, *1902.*

C. Runge.

v. Fraas
Oskar.

Er wurde am 17. Januar 1824 zu Lorch in Württemberg als Sohn eines Pfarrers geboren. Trotz seiner großen Liebe zu den Naturwissenschaften studierte er dem Wunsche seines Vaters folgend Theologie, zuerst auf dem Seminar in Blaubeuren, dann in Tübingen. Während seines Studiums in Tübingen verwandte er seine freie Zeit zu naturwissenschaftlichen Arbeiten, hörte die Vorlesungen Quenstedts, der bald in ein freundschaftliches Verhältnis zu ihm trat und ihn besonders zu geognostischen Studien anregte. So löste er 1845 die philosophische Preisaufgabe der Universität über die geognostische Aufnahme der Umgegend Tübingens. Nachdem er seine theologische Prüfung bestanden hatte, setzte er als Vikar seines Vaters in Balingen die geognostischen Studien fort, ging 1847 nach Paris, wo er die École des mines besuchte, wurde 1848 Vikar in Leutkirch und 1850 Pfarrer in Lauffen. Als solcher wurde er bald bekannt durch seine prächtige Sammlung von Jurafossilien. 1854 bot man ihm die Stelle eines wissenschaftlichen Hilfsarbeiters am königlichen Naturalienkabinett in Stuttgart an, die er gerne annahm. 1856 wurde er Konservator an diesem Institut und Professor. Durch seine zahlreichen Ausgrabungen und Höhlenuntersuchungen wurde er bald der bekannteste Mann im Schwabenland. Auch ins Ausland unternahm er Studienreisen. So bereiste er 1865 und 1866 Aegypten, die Sinaihalbinsel und Palästina; 1875 erforschte er im Auftrag des Generalgouverneurs von Syrien Rustem Pascha den bis dahin unbekannten Libanon. Mit seinem Sohne Eberhard besuchte er 1882 Südfrankreich und Spanien. 1891 wurde er Erster Vorstand der Stuttgarter Naturaliensammlung. Als er 1894 in den Ruhestand trat, wurde ihm in Anerkennung seiner Verdienste der persönliche Adel verliehen. Er starb am 29. November 1897 in seinem Landhause bei Stuttgart.

Seiner unermüdlichen Sammeltätigkeit verdankt das Stuttgarter Naturalienkabinett seinen Ruf als musterhafte Lokalsammlung. Von seinen zahlreichen Werken mag hier erwähnt werden: „Die nutzbaren Mineralien Württembergs" (Stuttgart 1860), „Fauna von Steinheim mit Rücksicht auf die miozänen Säugetiere und Vogelreste" (das. 1870), „Vor der Sündflut, eine populäre Geschichte der Urwelt" (das. 1870), „Drei Monate am Libanon" (das. 1876), „Geologische Beobachtungen am Libanon" (das. 1878), „Monographie über Aëtosaurus ferratus, die gepanzerte Vogelechse aus dem Stubensandstein bei Stuttgart" (das. 1877) und schließlich „Die geognostische Beschreibung von Württemberg, Baden und Hohenzollern" (das. 1882).

Literatur. ***V. Hantzsch,*** *Oskar von Fraas, Allgemeine Deutsche Biographie, Bd.* 48, *S. 671 bis 674.*

O. Marschall.

Frank
Albert Bernhard.

Geboren am 17. Januar 1839 zu Dresden. Er studierte von 1861 ab in Leipzig zunächst Medizin, dann Naturwissenschaften, speziell Botanik, und promovierte ebendort 1865. Bald darauf habilitierte er sich als Privatdozent für Botanik und wurde im Jahre 1878 außerordentlicher Professor, beides ebenfalls in Leipzig. Im Jahre 1881 wurde er als Professor an die Landwirtschaftliche Hochschule nach Berlin berufen, welche Stellung er im Jahre 1899 mit derjenigen eines Direktors der am Kaiserlichen Gesundheitsamte in Berlin neu begründeten biologischen Abteilung für Land- und Forstwirtschaft vertauschte. Er starb am 27. September 1900. — Die wissenschaftliche Tätigkeit Franks erstreckte sich vorzüglich auf Pflanzenphysiologie und Pflanzenpathologie. Erwähnt seien seine Arbeiten über Geotropismus (1868 bis 1873), die Stickstoffassimilation der Leguminosen (1879 bis 1899), die Mycorrhiza der Holzgewächse (1885 bis 1894), sowie über zahlreiche Krankheiten der Zuckerrübe, Kartoffel, Obstbäume usw. (1894 bis 1900). In weitere Kreise drangen u. a. sein Lehrbuch der Botanik (Leipzig 1892/93), das Lehrbuch der Pflanzenphysiologie (Berlin; 1. Aufl. 1890, 2. Aufl. 1896) und das umfangreiche Werk „Die Krankheiten der Pflanzen" (Breslau; 1. Aufl. 1880, 2. Aufl. 1895/96).

Literatur. ***Fr. Krüger*** *in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd.* 19, *1901, S. 10; dort auch ein Schriftenverzeichnis.*

W. Ruhland.

Frankenheim
Moritz Ludwig.

Geboren am 29. Juni 1801 in Braunschweig, gestorben am 14. Januar 1869 in Dresden. Er war 1826—1827 Dozent in Berlin, wurde alsdann außerordentlicher, 1850 ordentlicher Professor in Breslau und trat 1866 in den Ruhestand. Er beschäftigte sich hauptsächlich mit der Untersuchung der Kohäsion und Kapillarität.

E. Drude.

Frankland
Edward.

Er war am 18. Januar 1825 in Georgetown bei Lancaster geboren, starb am 9. August 1899 auf seinem Landsitze The Jews in Reigate, nachdem er sich schon 1885 von seiner Professur an der Normal School of Science zurückgezogen hatte. Seine Studienzeit verbrachte er in Deutschland, wo er sich unter dem Einfluß von Liebig, Bunsen und besonders von Kolbe zu einem hervorragenden Chemiker entwickelte. Schon seine Erstlingsarbeiten über Organometalle lenkten die Aufmerksamkeit auf ihn und führten ihn, nachdem er dieses Gebiet einer tieferen Bearbeitung unterzogen hatte, zur Begründung der Valenzlehre (1852 bis 1853), unter deren Einfluß die Chemie sich bis heute mächtig entwickelt hat. Seine späteren Forschungen haben ebenfalls die organische Chemie wesentlich bereichert; sie

galten aber auch Fragen der angewandten Chemie, z. B. der Wasserversorgung, Abwässerreinigung, ferner klimatologischen und physiologischen Problemen. Seine Forschungen hat er selbst in dem Werke „Experimental researches in pure, applied and physical chemistry“ (1877) vereinigt. Seine „Lecture notes for chemical students“ sind in England sehr verbreitet. Ueber sein Leben, Wesen und Wirken gibt der von J. Wislicenus geschriebene Nekrolog (Ber. 33, 3847) Aufschluß.

E. von Meyer.

Franklin
Benjamin.

Geboren am 17. Januar 1706 auf Governors-Island bei Boston, gestorben am 17. April 1790 in Philadelphia. Er war der Sohn eines Seifensieders und mußte frühzeitig seinem Vater im Geschäft helfen, dabei blieb seine Schulbildung eine mangelhafte. Mit 12 Jahren trat er als Lehrling in die Buchhandlung und Druckerei seines Bruders ein, und fand hier reichliche Gelegenheit, seinen Wissensdurst zu befriedigen. So wurde Franklin ein hervorragender Gelehrter und Staatsmann, ohne jemals einen systematischen Lehrgang durchgemacht zu haben. Er ging 1724 als Buchdrucker nach London, kehrte 1726 nach Amerika zurück und errichtete zwei Jahre später eine eigene Druckerei, der er in der Folge eine Buch- und Papierhandlung angliederte. Etwa im Jahr 1745 begann er seine elektrischen Untersuchungen und setzte diese fort, bis um 1755 die Politik seine Kräfte voll in Anspruch nahm. 1753 wurde er zum Generalpostmeister der englisch-amerikanischen Kolonien ernannt, ging indessen dieses Postens verlustig, als er, von der pennsylvanischen Landesversammlung als Agent nach London gesandt, die Sache der Kolonien allzu eifrig verteidigte. Zweimal war Franklin als Gesandter in England, einmal in Frankreich, wo er den Frieden schloß; an der Unabhängigkeitserklärung der Vereinigten Staaten 1776 hat er hervorragenden Anteil. Er war als Mitglied des Kongresses der Vereinigten Staaten tätig, bis Krankheit ihn zwei Jahre vor seinem Tode zwang, sich vom politischen Leben zurückzuziehen. Franklins Forschungen galten der Elektrizitätslehre. Allgemein bekannt ist er als der Erfinder des Blitzableiters und des elektrischen Drachens. Er lieferte den Nachweis, daß im Innern des Leiters keine freie Elektrizität vorhanden ist und stellte die sogenannte unitarische Theorie der Elektrizität auf, die unter Annahme eines einzigen Fluidums statt zweier die Erscheinungen erklärte, ein Gedanke, der in der Elektronentheorie wieder aufgelebt ist.

Literatur. *Autobiographie (bis 1757), herausgegeben von* ***Bigelow,*** *3. Aufl. Philadelphia 1893., —* ***Will Temple Franklin,*** *Memoirs of the life and writings of B. F. London 1817. —* ***Jared Sparks,*** *Works etc. of B. F. Boston 1840. —* ***Mc Master,*** *Benjamin F. as a man of letters. Boston 1887.*

E. Drude.

v. Fraunhofer
Joseph.

Geboren am 6. März 1787 in Straubing bei München, gestorben am 7. Juni 1826 in München. Er war der Sohn eines armen Glasers, von dem er so stark im Geschäft angespannt wurde, daß er bis zum 14. Jahre des Lesens und Schreibens unkundig blieb. 1799 trat er bei einem Glasschleifer und Spiegelmacher in die Lehre. Durch einen Zufall wurde König Max auf ihn aufmerksam und versah ihn mit Lehrbüchern der Mathematik und Optik. 1806 bekam Fraunhofer eine Anstellung als Optiker im mechanisch-optischen Institut von Reichenbach und Utzschneider in Benediktbeuren, wurde infolge seiner hervorragenden Leistungen schon 1809 Teilhaber und 1818 Direktor des Instituts. Nach Verlegung des Instituts nach München wurde Fraunhofer 1823 zum Mitglied der Akademie der Wissenschaften und zum Professor am physikalischen Kabinet derselben ernannt; 1824 wurde ihm der Adel verliehen. Fraunhofer hat sich um die Entwickelung der Optik große Verdienste erworben. Die Herstellung leistungsfähiger Instrumente befähigte ihn zu subtilen Beobachtungen. Er ist der Entdecker der dunklen Linien im Sonnenspektrum, die seinen Namen tragen. Seine mittels einer eigens konstruierten Teilmaschine hergestellten Gitter ermöglichten ihm die Beobachtung zahlreicher Beugungserscheinungen und die Berechnung der Wellenlängen der verschiedenen Lichtsorten. Die Brechungsquotienten der verschiedenen Glassorten maß er vermittels seiner Methode des Minimums der Ablenkung. Das achromatische Fernrohr hat er erheblich vervollkommnet und zahlreiche andere optische Instrumente konstruiert.

Literatur. ***Utzschneider,*** *Astronomische Nachrichten, Band 5, 1825. —* ***Voit,*** *Joseph F. München 1887.*

E. Drude.

Fresenius
Carl Remigius.

Geboren am 28. Dezember 1818 zu Frankfurt a. M., hat er in Wiesbaden, wo er am 11. Juni 1897 gestorben ist, über ein halbes Jahrhundert lang höchst erfolgreich gewirkt. Zuerst Apotheker, dann chemischen Studien in Bonn und Gießen unter Liebig hingegeben, hat er sich, nach kurzer Dozentenzeit an letzterer Universität, in Wiesbaden niedergelassen, wo er 1847 ein chemisches Laboratorium gründete, das dem Unterricht in der Analyse und analytischen Forschungen gewidmet sein sollte. Die letzteren hatten Fresenius schon seit Beginn der Studien stark beschäftigt; davon gibt Zeugnis die zuerst 1841 erschienene „Anleitung zur qualitativen Analyse“, der im Jahre 1846 die erste Auflage der „Anleitung zur quantitativen Analyse“ folgte. Beide Werke erlebten zahlreiche, an Umfang immer zunehmende Auflagen. Die Ausgestaltung des analytischen Unterrichtes, die Ausbildung der quantitativen Methoden nahmen die vollste Aufmerksamkeit von Fresenius und seinen Mitarbeitern in Anspruch.

Im Jahre 1862 gründete er die Zeitschrift für analytische Chemie, die sich starken Zuspruchs erfreute.

Seine experimentellen Untersuchungen liegen in der Hauptsache auf analytischem Gebiete; sie galten besonders der verfeinerten Untersuchung von Mineralwassern, der Ausarbeitung mannigfaltigster Methoden zur Bestimmung technischer Produkte u. a. m. Nach seinem Tode wurde das Laboratorium von seinen Söhnen im Verein mit tüchtigen Dozenten weitergeleitet. Fresenius hat sich dauernd im öffentlichen Leben, besonders zum Wohle der Stadt Wiesbaden, betätigt. Vgl. den Nekrolog, verfaßt von seinem Sohne Heinrich (Zeitschrift für analytische Chemie 1897).

E. von Meyer.

Fresnel
Augustin Jean.

Geboren am 10. Mai 1788 in Broglie in der Normandie, gestorben am 14. Juli 1827 in Ville d'Avray bei Paris. Er war der Sohn eines Architekten, besuchte die Zentralschule zu Caen, später, 1804 bis 1806, die polytechnische Schule und die École des ponts-et-chaussés. Als Ingenieur war er in der Vendée tätig, bis Napoleon während der hunderttägigen Regierung den eifrigen Royalisten seines Amtes entsetzte und ihn zu Nyons unter polizeiliche Aufsicht stellte. Dort unternahm er seine ersten optischen Versuche. Unter den Bourbonen wurde er in sein Amt wieder eingesetzt, rückte zum Ingenieur-en-chef des ponts-et-chaussées auf und wurde zum Mitglied der Akademie ernannt. Fresnel hat der Optik durch seine Untersuchungen und Berechnungen hervorragende Dienste geleistet. Er gab eine Theorie der Interferenz und Beugung des Lichtes, der Farben dünner Blättchen, speziell der Newtonschen Ringe. Durch den Spiegelversuch, der unter seinem Namen bekannt ist, lieferte er den experimentellen Nachweis der Wellentheorie des Lichts. Grundlegend sind seine Untersuchungen über die Reflexion und Polarisation des Lichts und die gemeinsam mit Arago gemachte Entdeckung von der Interferenz des polarisierten Lichtes, sowie seine Theorie der Drehung der Polarisationsebene im Quarz. Die von ihm konstruierten Leuchtturmlinsen fanden weite Verbreitung.

Literatur. *Arago, Biographie von A. J. F., im I. Band der sämtlichen Werke.*

E. Drude.

Friedel
Charles.

Geboren am 13. März 1832 in Straßburg, gestorben am 20. April 1899 in Montauban, wo er zum Besuch einer Tochter weilte, widmete Friedel sich zuerst vorwiegend der mineralogischen Chemie; er war an der École des mines und an der Sorbonne, dann seit 1884 an letzterer allein als Professor der organischen Chemie tätig. Sein Bestreben, den praktisch chemischen Unterricht in Frankreich zu heben, war schließlich erfolgreich.

Friedels wichtigste Experimentaluntersuchungen betreffen Gegenstände der organischen Chemie, die er in einzelnen Teilen wesentlich bereichert hat, so durch seine Arbeiten über Ketone, über Siliciumverbindungen (in Gemeinschaft mit Ladenburg und Crafts), besonders durch die Entdeckung der eigentümlichen Wirkungen des Aluminiumchlorids auf Benzol und seine Abkömmlinge. Die letztere Reaktion hat der organischen Chemie eine fast unerschöpfliche Reihe bedeutsamer Forschungen zugeführt. Auch für die mineralogische Chemie, besonders für die künstliche Bildung von Mineralien, haben seine mannigfaltigen Untersuchungen Bedeutung gehabt. Der von Ladenburg verfaßte Nekrolog (Ber. **32**, 3721) gibt über alle seine Arbeiten sowie über sein Leben und Wirken trefflich Aufschluß.

E. von Meyer.

Fries
Elias Magnus.

Geboren am 15. August 1794 im Sprengel Femsjö in Småland, studierte in Lund, wo er sich 1814 als Privatdozent habilitierte und 1824 zum Professor ernannt wurde. 1828 ging er in gleicher Eigenschaft nach Upsala, wo er zunächst nur die praktische Oekonomie, seit 1851 auch die Botanik vertrat. Daneben war er bis 1859 auch Direktor des Botanischen Gartens und Museums. 1844/45 und 1847/48 vertrat er die Universität Upsala in den Reichstagsversammlungen. 1859 trat er in den Ruhestand und starb am 8. Februar 1878 zu Upsala.

Seine Arbeiten gehören zu den grundlegenden Werken der systematischen Mykologie. Genannt sei vor allem das „Systema mycologicum" (3 Bände, Greifswald 1821 bis 1829; „Supplementa" ebendort 1830 bis 1832), zu welchem der „Elenchus fungorum" (Greifswald, 2 Bde., 1828) und die „Novae symbolae mycologicae" (Upsala 1851) ergänzend hinzutraten. Ausführliche Darstellungen widmete er besonders der Pilzflora Schwedens (so u. a. die „Monographia hymenomycetum Sueciae", 2 Bde., Upsala 1857 bis 1863, und mehrerer Abbildungswerke) und der Gesamtflora gewisser Teile Schwedens. Sehr wichtig sind auch seine lichenologischen Arbeiten, von denen die „Lichenographia Europaea reformata" (Lund und Greifswald 1831) hier erwähnt sei.

W. Ruhland.

Frucht und Same.

A. Frucht.

1. Begriff. 2. Bedingungen der Fruchtbildung. 3. Bestandteile. 4. Entwickelung und Anatomie. 5. Einteilung. 6. Fruchtformen. 7. Verschiedenfrüchtigkeit.[1])

1. Begriff. Eine genaue Begrenzung des Begriffes der Frucht (fructus) unterliegt mancherlei Schwierigkeit. Am einfachsten wäre freilich als Frucht der umgewandelte Fruchtknoten zu bezeichnen, welcher die Samen einschließt. Aber schon Gärtner, der Begründer der Fruchtkunde (Carpologie), hat im Jahre 1788 diesen Begriff auf das die Samen einschließende Gehäuse ohne Rücksicht auf seinem Ursprung erweitert und zwar mit Recht, da es nicht immer ein morphologisch einheitliches, aus Fruchtblättern (carpella) entstandenes Organ darstellt, sondern zu seinem Aufbau oft alle in der Blüte befindlichen Organe (mit einziger Ausnahme der Staubblätter), der Stengel und viele außerhalb der Blüte stehende Teile der Pflanze herangezogen werden können. So nimmt neben den Fruchtblättern die Blütenachse stets innigsten Anteil an dem Abschlusse des Fruchtgehäuses und bildet bei unterständigen Fruchtknoten den überwiegenden Teil der Fruchtwand. Nicht selten wird die Blütenhülle zum Gehäuse der Samen wie bei Mirabilis u. a. Auch Vor- und Hochblätter sind daran beteiligt, wie bei der Grasfrucht u. a. Noch viel häufiger ist jedoch die Beteiligung verschiedener, auch in der Nähe der Blüte stehender Organe an den Verbreitungseinrichtungen der Frucht, so daß bei der Begriffsbestimmung der Frucht auf alle für die Verbreitung der Früchte und Samen biologisch tätigen und mit der Frucht in Verbindung stehenden Organe, namentlich auch auf die sogenannten akzessorischen Organe (accessoria) Bedacht genommen werden muß. Wir fassen daher als Frucht alle besonders umgewandelten Organe der Pflanze zusammen, welche die Samen bis zur Reife umschließen, dann ausstreuen oder mit denselben von der Pflanze abgetrennt werden.

Dadurch ist es ermöglicht, auch manchen Gymnospermen, die nach der üblichen Begriffsbestimmung keine Früchte besitzen würden, Früchte zuzuerkennen. Das ist gewiß berechtigt, denn eine Wacholderbeere ist sicher sowohl morphologisch als biologisch eine vollwertige Frucht, d. h. ein Samen einschließendes Gehäuse. Bei solcher Auffassung fällt dann aber auch der übel angewandte Begriff der Scheinfrüchte (fr. spurii), als welche man sehr Verschiedenes, wie den Fruchtstand der Feige, die Sammelfrüchte der Erdbeere, Himbeere und der Hagebutte u. a. m. bezeichnete. Die bei diesen Früchten vorhandene fleischige Blütenachse ändert sicher nicht den Wert derselben als echte, mit einem Fruchtfleische versehene Früchte, denn sonst wären auch die Johannisbeere, der Apfel und die Birne keine Früchte und auch die Wacholderbeere und Maulbeere könnten keine Früchte darstellen, obwohl sie ein die Samen einschließendes Gehäuse besitzen, da dieses und das Fruchtfleisch nicht aus den Fruchtblättern, sondern aus anderen Blattorganen (Blütenhülle, Stützblätter) gebildet werden. Zieht man die Gleichwertigkeit aller in der Blüte und in ihrer Nähe stehender Blätter in Betracht, so wird die Ablehnung der Scheinfrüchte noch weiter unterstützt.

Hingegen lassen sich die Sammelfrüchte, als welche man gewöhnlich einzelne Blüten mit mehreren getrennten, aber zusammen abfallenden Einzelfrüchten (discocarpia) oder auch Blüten mit mehreren Einzelfrüchten überhaupt (apocarpia) bezeichnet, und die zusammengesetzten Früchte (polyanthocarpia), welche aus den verbundenen Früchten mehrerer Blüten bestehen, dann den Früchten leicht einordnen.

Es gibt aber auch aus Fruchtblättern erzeugte Gehäuse, die aus irgend einem Grunde keine Samen enthalten. Das sind taube Früchte, wozu auch die in Kultur befindlichen samenlosen („kernlosen") Fruchtsorten von Bananen, Rosinen, Apfelsinen, Quitten u. a. gehören. Endlich gibt es auch nacktsamige Samenpflanzen, welche keine Früchte, sondern nur Samen erzeugen, wie z. B. Cycas, Gingko, die Eibe u. a.

2. Bedingungen der Fruchtbildung. Zu einer normalen Frucht- und Samenbildung ist Bestäubung und nachfolgende Befruchtung der Eizellen in den Samenanlagen erforderlich, denn nur durch Einleitung der Embryobildung treten jene Umwandlungen ein, die zur Fruchtbildung führen. Da aber auch auf ungeschlechtlichem Wege, also ohne Befruchtung Keime (Embryonen) in den Samenanlagen entstehen können, wie z. B. aus Nucellarzellen, aus Zellen des Embryosackes usw., deren Bildung ebenfalls Fruchtbildung anregt, muß die Embryobildung in den Samenanlagen als das alleinige Erfordernis der normalen Fruchtbildung angesehen werden. Man kann daher die Fruchtbildung mit Befruchtung, Sexokarpie, und die ohne Befruchtung, Parthenokarpie, unterscheiden.

Taube Früchte, wie sie nur die Kultur durch Pfropfung erhalten kann, scheinen vielfach durch Verkümmerung normal befruchteter Samenanlagen ihre Samenlosig-

[1]) Die „Verbreitungsmittel der Pflanzen" werden in einem besonderen Artikel behandelt.

keit zu erreichen. Die Bestäubung allein ist zur Fruchtbildung nicht genügend, wenn sie auch die ersten Veränderungen zur Fruchtbildung manchmal anregt wie bei den Orchidaceen, oder selbst auf den Charakter der Früchte Einfluß nimmt wie bei den Mischfrüchten (Xenien). Wohl aber wird die Fruchtbildung indirekt durch den Ursprung des bestäubenden Pollens in hohem Maße beeinflußt, weil sich danach die Qualität und Zahl der Samen, sowie die Möglichkeit der Befruchtung überhaupt richtet. Die Erfolge der Befruchtung bestimmen aber wieder in erster Linie den „Fruchtertrag", wobei natürlich die graduell verschiedene „Fruchtbarkeit" der Pflanze und des Individuums mitspielt. So bedarf eine eingeschlechtige Blüte nicht nur der Anwesenheit einer Blüte des anderen Geschlechtes, sondern auch der Agentien, die die Bestäubung besorgen, die ebenso bedeutungsvoll bei anderen Blüten, die auf bestimmte andere Arten der Bestäubung angewiesen sind, zur Fruchtbildung mitwirken. Der Fruchtertrag insektenblütiger Gewächse wird auf solche Weise von der Menge und Art der Bestäuber und von der Häufigkeit oder Seltenheit ihrer Besuche so wesentlich abhängig gemacht, daß dessen Zu- oder Abnahme direkt nachweisbar ist, wie z. B. beim Wiesenklee. Windblütige Pflanzen sind wieder durch meteorologische Umstände: Wind, Wetter, namentlich Regen, in ihrer Fruchtbildung beeinflußt. Regnet es z. B. während der Blütezeit des Getreides, der Gymnospermen oder der Kätzchenblütler, so tritt ein starker Ausfall im Fruchtertrage ein. Die Kreuzung oder Wechselbestäubung ist bei zahlreichen Pflanzen unbedingt zur Frucht- und Samenbildung nicht nur notwendig, sondern sie erfordert auch eine Bestäubung durch den Pollen bestimmter Blüten. Daher kann meist nur der Pollen derselben Art, nahe verwandter Formen und Arten befruchten und die auf solche Weise entstandenen Artbastarde sind trotzdem in ihrer Fruchtbarkeit geschwächt oder bleiben gänzlich unfruchtbar, da ihr Pollen gewöhnlich verkümmert und nicht imstande ist, befruchtend zu wirken. Nur durch Rückkreuzung mit den Stammeltern kann bei diesen Bastarden hin und wieder Fruchtbildung eintreten.

3. Bestandteile der Frucht. Die wesentlichen Teile der Frucht sind der Same (semen) und das Fruchtgehäuse oder die Fruchtschale (pericarpium, spermothece), welches die Samen einschließt und morphologisch sehr Verschiedenes darstellen kann. Alle anderen Bestandteile, welche das Samengehäuse umgeben oder mit demselben in irgendeine Verbindung treten, nennt man die Neben- oder akzessorischen Organe (accessoria) der Frucht.

4. Entwickelung und Anatomie. Die erste Periode der Entwickelung der Früchte fällt mit jener der Fruchtblätter bis zur Empfangsfähigkeit der Narbe zusammen. Die zweite Periode beginnt mit der erfolgten Bestäubung. Dann vertrocknet zunächst die Narbe und meist auch der Griffel, welcher gewöhnlich abfällt oder nur stehen bleibt, wenn er bei der Verbreitung der Frucht mitwirkt. Auch die übrigen Blütenteile, insofern sie nicht als Schutzorgane der heranreifenden Frucht dienen, wie viele Kelche und Hüllen, verwelken, fallen ab oder bilden wichtige Verbreitungseinrichtungen. Der Fruchtknoten wird zur eigentlichen Frucht, indem sich das Fruchtgehäuse zum Samengehäuse umwandelt. Letzteres geschieht unter mannigfachen Veränderungen der Gewebe der Fruchtwand. Vor allem tritt reichliche Vermehrung und Ausdehnung der Zellen ein, um das für die heranwachsenden Samen notwendige, vergrößerte Gehäuse auszubilden. Auch findet zugleich eine erhebliche Stoffanhäufung, insbesondere von Stärke in den Zellen und besonders in den Placenten statt, um das Baumaterial für die Samen vorrätig zu haben. Diesen Vorgängen schließt sich eine meist schärfere Gliederung des Perikarps in drei Zellschichten an und zwar in das Exo- oder Epikarpium (das ist die äußere Epidermis), Endokarpium (das ist die innere Epidermis der Fruchtwand) und in das Mesokarpium, das sich zwischen dem Epi- und Endokarpium als anfangs chlorophyllführendes, die Gefäßbündel umgebendes Gewebe einschiebt. Auch die Placentargewebe erleiden bei der Ausbildung der Samen Veränderungen und werden zum Samenpolster (spermaphora, trophospermium). Die dritte Periode in der Entwickelung der Früchte kennzeichnet sich durch zweckdienliche Umwandlung und endgültige Ausbildung aller Zellen, insbesondere durch die Veränderungen der Zellhäute, durch chemische Umwandlung oder Austrocknung ihres Inhaltes und durch das Reifen der Samen. Im Reifezustande läßt dann das Perikarp gewöhnlich anatomisch verschiedene Gewebe mit bestimmten Funktionen erkennen und zwar vor allem die Hartschichte (sclerocarpium), ein festes, aus Sklereiden gebildetes mechanisches Gewebe, weiter das Fruchtfleisch (sarcocarpium), ein weiches, nicht verholztes, Säfte und Nährstoffe enthaltendes Parenchym, und oft auch eine Trockenschichte (xerocarpium), das sind trocken und inhaltsarm gewordene Zellschichten. Es hängt von der physiologischen Aufgabe der Fruchtwand ab, welche Gewebeschichten zur Ausbildung gelangen. Im allgemeinen besteht aber die Regel, daß Hartschichten in der Fruchtwand nur dann zur Ausbildung gelangen, wenn die Frucht-

wand, wie bei den Schließfrüchten, den Schutz der mit dünner Samenschale bekleideten Samen zu übernehmen hat, daß dagegen bei fleischigen und sich öffnenden Früchten die Fruchtwand vornehmlich aus dünnwandigen Zellen besteht, die Samen aber dann mit einer festen und widerstandsfähigen Samenschale ausgerüstet sind. Uebernehmen jedoch mit sklerenchymatischen Geweben versehene Hochblätter den Schutz der Frucht, wie bei der Grasfrucht (caryopsis), dann verschwinden die mechanischen Gewebe sowohl in der Fruchtwand wie auch in der Samenschale; ja das Perikarp kann wie bei Mirabilis zuletzt nur mehr in einer Zelllage vorhanden sein, oder die Samenschale kann verloren gehen wie bei Gräsern.

Das Epi- und das Endokarp werden gewöhnlich nur aus einer Zellage gebildet. Beim Mesokarp findet man jedoch nur selten eine oder zwei Zellagen wie bei Salsola, Chenopodium, Urtica, Plantago. Zumeist ist es mehr- oder vielschichtig. Oft wird nur das Epikarp zu einer stark verdickten, mechanisch wirksamen Oberhaut wie bei Polygonum, Galium, Myrrhis; aber es gibt auch Perikarpien, bei denen dem Endokarpium allein der mechanische Schutz der Fruchtwand obliegt wie bei Humulus, Cannabis, Ribes. Am häufigsten werden verschiedene Zellschichten des Mesokarpiums sklerenchymatisch und bilden dann oft wieder weiter differenzierte Lagen innerhalb der Hartschicht, die meist dem Epi- oder dem Endokarpium anliegen. Bei manchen Perikarpien nehmen aber auch überdies Epi- oder Endokarp an der Hartschicht Anteil (Urtica) oder die Fruchtwand wird völlig sklerenchymatisch wie bei Corylus, Plantago, Carthamus, oder völlig sarkokarpisch wie bei Musa, Phytolacca, Aesculus, Solanum, oder völlig xerokarpisch wie bei Panicum, Avena, Chenopodium. Eine scharfe Differenzierung des Mesokarps in ein Sarkokarp und ein innenliegendes Sklerokarpium ist allen Steinfrüchten eigen. Bei trockenen Schließfrüchten sind gewöhnlich die nach außen liegenden Zellagen des Mesokarpiums zur Hartschicht umgewandelt wie bei Zea, Fagus, Quercus, Fagopyrum, und nur selten die inneren wie bei Beta, Spinacia. Noch viel weitergehende Gliederungen der Gewebe mit mannigfach in Bündeln und Strängen vereinigten Elementen zeigen die Perikarpien der Compositae und Umbelliferae. Das Endokarpium geht bei manchen Schließfrüchten verloren, wird unscheinbar oder zerstückelt. Es kann aber auch größere biologische Bedeutung durch die Bildung des Fruchtmarkes oder Fruchtbreies (pulpa) gewinnen. Dieses ist bald ein nährstoffreiches und oft saftiges, lockeres Gewebe, das von den inneren Teilen der Fruchtwand ausgehend, die Fruchtfächer füllt wie bei der Banane, Cassia, Punica, Adansonia oder ein schwammiges, markähnliches Parenchym wie bei vielen Hülsen, beim Gartenrettich.

Die Pulpa kann aber auch aus saftigen Emergenzen des Endokarpiums gebildet werden wie bei den Citrusfrüchten. Nicht mit dem Fruchtbrei zu verwechseln ist jedoch der ähnliche Funktionen übernehmende Samenmantel in vielen Früchten. Manchmal erzeugt die Innenseite des Perikarps auch ein reichliches Haarkleid wie bei Acer oder hygroskopische Haare (Elateren), die zur Ausstreuung der Samen dienen, wie bei vielen Orchidazeen (Fig. 5, 1 und 2).

Eine spezielle anatomische und biologische Ausgestaltung erfährt das Perikarp noch durch den Besitz verschiedener Farbstoffe (gefärbte Früchte), von Schleim und Klebestoffen (Viscum, Rhipsalis), Alkaloiden, Kalkoxalat, Gerbstoffen, Oelen und Harzen (Juniperus, Citrus, Copaiba, Hymenaea, Myrtaceae, Umbelliferae, Rutaceae, Anacardiaceae u. a.), von Milchsäften (Euphorbiaceae, Papaveraceae) und durch die Ausbildung verschiedener Akzessorien wie Haare, Stacheln, Schuppen und ähnlicher Organe.

Das letzte Stadium, die **Fruchtreife**, charakterisiert sich durch das Abfallen der Schließfrüchte, durch das Zerbrechen der Bruch- und Teilfrüchte oder durch das Oeffnen der Streufrüchte zu Zwecken der Ausstreuung der Samen (disseminatio).

Das Abfallen der Schließfrüchte erfolgt infolge der am Fruchtstiele sich bildenden Trennungsschichten gerade so wie bei den Blättern im Herbste. Die **Oeffnung** (dehiscentia), deren Art und Weise vom anatomischen Bau der Fruchtwand abhängt, hat verschiedene Ursachen. Bei trockenen Streufrüchten ist sie ein rein physikalischer Vorgang, der durch ungleiche Hygroskopizität der Zellwände verschieden schnell quellbarer Gewebe veranlaßt wird. Die meisten trockenen Streufrüchte werden durch Austrocknung geöffnet (Xerochasie) und durch Befeuchtung wieder geschlossen; selten ist das Umgekehrte der Fall (Hygrochasie). Das dadurch entstehende, ungleiche Schrumpfen (Kontraktion) der Gewebe führt zu Spannungsunterschieden vor allem zwischen den Kontraktions- und den Widerstandselementen, besonders zwischen dünnwandigen Zellen und Sklereiden oder zwischen nach entgegengesetzter Richtung (antagonistisch) verlaufenden Geweben. Infolgedessen zerreißt das Perikarp meist an genau bestimmten Stellen geringsten Widerstandes, welche gewöhnlich aus weichen und dünnen Gewebeschichten bestehende Trennungslinien darbieten, selten bei dem Mangel derselben ganz unregelmäßig. Hierbei krümmen sich die Widerstandselemente (Hartschichten) gewöhnlich nach der Richtung des geringsten Widerstandes gegen die Weichschichten. Dieses Zerreißen der Fruchtwand kann allmählich oder bei momentaner Ueberwindung des Hindernisses plötzlich geschehen, wobei die Samen oder Fruchtteile ausgeschleudert werden (Schleuder-, Spring-, Explosionsfrüchte). Manchmal erfolgt letzteres mit lautem Knalle wie bei Hura. Im besonderen zeigt die Dehiszenz und die Ausstreuung der Samen verschiedene Typen (s. unten **6** „Fruchtformen“). Infolge Anfeuchtung krümmen sich die Kapselklappen von Mesembryanthemum, Telephium, Colobanthus, Anastatica nach auswärts und öffnen die Früchte. In ähnlicher Weise bewegen sich auch die Hüllschuppen von Odontospermum und streuen die Früchte aus.

Wieder anders öffnen sich einige fleischige Streufrüchte. Bei diesen werden durch starke

Turgeszenz der äußeren Perikarpschichten Druckdifferenzen gegen benachbarte, nicht durch den Turgor gespannte Gewebe ausgeübt, die schließlich zu einem verschiedenartigen Zerplatzen der Früchte und bei plötzlicher ausgelöster Bewegung zum Fortschleudern der Samen führen, wie bei Impatiens (Fig. 8, 1), Cyclanthera (Fig. 8, 2). Der Druck der durch den Turgor prallen Fruchtwand kann sich aber auch gegen den Inhalt der Fruchtfächer richten, wodurch bei dem Mangel von Trennungslinien deren Inhalt plötzlich aus der durch Ablösung des Fruchtstieles entstandenen Pore herausgeschossen wird, wie bei Elaterium (Abb. 8, 3). Beeren streuen die Samen erst nach dem breiigen oder mehligen Zerfall des Sarkokarpiums aus, wenn nicht die Samen schon beim Verzehren des Fruchtfleisches durch Tiere frei werden.

Die chemischen Veränderungen, welche die Gewebe der Fruchtwand erleiden, sind außerordentlich mannigfach. Es ändert sich der Wassergehalt, die Menge der Kohlenhydrate, Fette, Proteine, organischen Säuren, der Asche und ihrer Bestandteile. Im allgemeinen finden sich die für den Menschen und die Tiere genießbaren Stoffe entweder im Perikarp oder in den Samen, selten in beiden zugleich. Das Fruchtfleisch hat immer einen höheren Gehalt an Wasser (bei Stein- und Kernobst bis 84, bei den Erdbeeren bis 90, beim Kürbis bis 92%). Hingegen enthält es geringe Mengen von stickstoffhaltigen Substanzen (Ausnahme die Dattel bis 23,25%) und Stärke (letztere öfters im Fruchtmarke wie bei der Banane). Der Zuckergehalt des Fruchtfleisches bleibt meist unter 10%, steigt aber bei der Banane auf 22, in Weintrauben auf 30, bei der Dattel auf 36, bei Feigen auf 50, bei Ceratonia selbst auf 60%. Mannigfache organische Säuren sind in verschiedener Menge vorhanden (s. den Artikel „Obst"), ebenso Fette (bei der Olive bis 50%), Gerbstoffe, Pektine, ätherische Oele u. a. m.

5. **Einteilung.** Seit Linné, der 1751 acht Fruchtformen unterschied und benannte, wurden zahlreiche Versuche gemacht, die Früchte zu klassifizieren. Die hierdurch aufgestellten „Fruchtsysteme" zeigen aber große Verschiedenheiten, weil nicht nur der Begriff der Frucht schwankte, sondern auch bald morphologische und anatomische Merkmale, bald biologische Eigentümlichkeiten und endlich auch entwickelungsgeschichtliche Gründe für die Einteilung als maßgebend betrachtet wurden. Der Oeffnungsweise (Dehiszenz) der Früchte und der Beschaffenheit (Konsistenz) der Fruchtwand wurde stets besondere Wichtigkeit zuerkannt. Weiter wurden hierzu die Abstammung der Früchte aus einer Blüte oder aus mehreren Blüten, die Zahl der an einer Einzelfrucht beteiligten Fruchtblätter, die Art der Ausstreuung der Samen und das Abfallen der Früchte gewürdigt. Darin sind die neueren Fruchtsysteme einig, daß die große Zahl der oft nach geringfügigen Merkmalen unterschiedenen Fruchtformen möglichst zu reduzieren und eine präzise Nomenklatur anzustreben sei. Hier sei die von Beck im Jahre 1891 aufgestellte Einteilung und Nomenklatur mit einigen Aenderungen zur Grundlage der weiteren Ausführungen gemacht:

I. Blüten- oder echte Früchte (anthocarpia, eucarpia).

Die Früchte, deren Samen von Fruchtblättern eingeschlossen werden, gehen aus Blüten hervor

1. Einzelfrüchte (monanthocarpia, fructus simplices).

Die Frucht geht aus einer Blüte hervor.

A. Streu- oder Springfrüchte (rhexocarpia, fructus disseminantes).

Das Fruchtgehäuse öffnet sich und streut die Samen aus.

a) Die Balgfrucht (follicarpium, monocarpium dehiscens).

b) Die Kapselfrucht (capsula, syncarpium dehiscens).

B. Fallfrüchte (piptocarpia, fructus secedentes).

Früchte geschlossen abfällig oder einzelne die Samen umschließende Teile der Frucht abfällig.

c) Die Einzelschließfrucht (monocarpium, monocarpium vel apocarpium indehiscens).

d) Die Gliederfrucht (lomentum, monocarpium mericarpum).

e) Die Bruchfrucht (mericarpium, syncarpium mericarpum).

f) Die Teil- oder Spaltfrucht (schizocarpium, syncarpium schizocarpum).

g) Die Becherfrucht (discocarpium).

h) Die Sammelschließfrucht (polycarpium, syncarpium indehiscens).

2. Zusammengesetzte Früchte (polyanthocarpia, fructus compositi).

Die Frucht geht aus zwei oder mehreren Blüten hervor.

i) Der Fruchthaufen (sorocarpium).

k) Der Fruchtstand (desmocarpium).

II. Samenstände (spermatocarpia).

Die Früchte, denen Fruchtblätter fehlen, gehen nicht aus Blüten hervor und sind von Deckblättern völlig umschlossene Samen oder Samenstände.

l) Der Zapfen (strobilus, conus).

m) Der Beerenzapfen (galbulus).

n) Die Samenbeere (arillocarpium).

Zum Verständnis der nachfolgenden Fruchtformen sei noch vorausgeschickt: Monokarpium heißt eine Frucht, die nur aus einem Fruchtblatte gebildet wird.

Synkarpium ist eine Frucht, die aus mehreren, verschieden verwachsenen Fruchtblättern einer Blüte hervorgeht.

Apokarpium ist die Frucht einer Blüte, die aus zwei oder mehreren freien Monokarpien besteht, welche einzeln abfallen oder die Samen ausstreuen.

Diskokarpium heißt eine Frucht, die aus zwei oder mehreren Monokarpien besteht, die durch Akzessorien verbunden zusammen abfallen.

Schizokarpium ist ein Synkarpium, das in abfallende Monokarpien zerfällt.

Merikarpium ist eine Frucht, die in ein- oder mehrsamige, abfällige Stücke zerfällt, welche Teile von Mono- oder Synkarpien darstellen.

Danach verstehen sich auch die Ausdrücke mono-, syn-, apo-, schizo- und merikarp.

6. Die Fruchtformen.

I. Blüten- oder echte Früchte (anthocarpia, eucarpia). Charakter oben S. 381.

1. Einzelfrüchte (monanthocarpia). Charakter und Gliederung oben S. 381.

A. Streu- oder Springfrüchte (rhexocarpia). Charakter und Gliederung oben S. 381.

a) Die Balgfrucht (follicarpium, monocarpium dehiscens). Die Frucht wird aus einem einzigen, sich öffnenden Fruchtblatte gebildet, das die Samen ausstreut. Mono- und apokarpe Balgfrüchte kommen vor. Hierzu: 1. Der Balg (folliculus). 2. Die Hülse (legumen). 3. Der Rachenbalg (stomatocarpium). 4. Der Schlauchbalg (utriculus).

1. Der Balg (folliculus) ist eine aus einem einzigen Fruchtblatte bestehende, die Samen ausstreuende Frucht, welche der Länge nach an einer Naht (Fuge, sutura) aufklappt.

Die Blüte ist meist apokarp (Caltha, Magnolia, Tetracera), seltener monokarp (Delphinium consolida; Fig. 1, 1 und 2). Der Balg zeigt einfache, rundliche oder längliche, oft seitlich abgeplattete, ziemlich kurze Taschen, verlängert sich manchmal aber beträchtlich (manche Apocynaceae, Asclepiadaceae) oder wird spindelig und zugespitzt. Hin und wieder ist er länger gestielt (Connarus, Cymbopetalum). Er öffnet sich entweder der ganzen Länge nach oder nur teilweise gegen die Spitze hin. Die Spalte befindet sich entweder an der Bauchnaht (sutura ventralis; Fig. 1, 1, 2 und 5) und spaltet dann auch die Placenta (wie bei vielen Helleboreae, Connarus, Sedum, Butomus), oder an der Rückennaht (s. dorsalis) wie bei Magnolia, Cymbopetalum, oder der Balg ist plazentenbrüchig (f. placentifragus), indem sich die Fruchtwand mit zwei Spalten von der Placenta loslöst wie bei Asclepiadaceae (Fig. 1, 6 und 8). Die Beschaffenheit des Perikarps ist gewöhnlich trocken, häutig oder lederig. Es kommen aber auch dicke und holzige (Hakea- und Grevillea-Arten), fleischige (Paeonia; Fig. 1, 5) und saftige, daher beerenartige Bälge vor (wie bei Akebia, Decaisnea, Doliocarpus, Tabernaemontana). Bei den apokarp werdenden Bälgen der Xanthoxyleae (Fig. 1, 9) löst sich das trockene und pergamentartige Endokarp vom Exokarp elastisch ab und drückt oder schnellt den Samen aus. Der Balg ist einfächerig; Kammerungen werden durch die sich vom Samen ablösenden äußeren Integumente bei Banksia erzielt. Samen sind gewöhnlich in der Mehrzahl vorhanden und stehen bei der ventralen Oeffnung an beiden Balgrändern. Selten enthält der Balg nur einen Samen, so beim Sternanis (Illicium), bei Magnolia, Hibbertia, Evodia, Connarus, Empleurum, Xanthoxylum (Fig. 1, 9). Zyklisch angeordnete,



Fig. 1. 1 Balg von Delphinium consolda, 2 Schema der Balgöffnung (Querschnitt), 3 Hülsen und 4 Same von Hakea repanda, 5 Balg von Paeonia peregrina, 6 Doppelbalg und 7 Same von Vincetoxicum, 8 Schema der Oeffnung des Doppelbalges (Querschnitt), 9 apokarpe Bälge von Xanthoxylum americanum. Alle Früchte geöffnet. — 1, 9 vergrößert, 5, 6, 7 verkleinert. Original.

apokarpe Bälge zeigen sich öfters am Grunde mehr oder minder verbunden und bilden Uebergänge zu den Balgkapseln (wie Helleborus, viele Apocynaceae). Die zwei apokarpen, plazentenbrüchigen Bälge in den Blüten der Asclepiadaceae und gewisser Apocynaceae hat man als Doppelbalg (bifolliculus, conceptaculum; Fig. 1, 6 und 8) bezeichnet. Durch Fehlschlagen eines Balges dieser Frucht werden oft echte Monokarpien erzeugt. Apokarpe Bälge entstehen aber auch schizokarp bei den Xanthoxyleae aus nur mit den Griffeln verwachsenen Synkarpien.

Akzessorien finden sich bei diesem alten, der Form nach einfach gestalteten Fruchttypus, der wenige biologische Einrichtungen zeigt, nur selten. Außer dem verschiedenen Haarkleide, das hin und wieder auch das Fruchtfach bedeckt,

kommen manchmal Weichstacheln (Asclepias), wulstig knotige Höcker (Agelaea paradoxa), Flügelkanten, krause Lappen (Dregea abyssinica) vor. Arillodien an den Samen müssen oft als Lockmittel dienen (Connaraceae). Auch bauchig aufgeblasene Bälge kommen bei Helleborus vesiculosus vor, die wohl nur als Schüttelorgane dienen. Geflügelte Samen enthält der Balg mancher Proteazeen (Embothrium u. a.).

2. Die Hülse (legumen) ist ein Monokarpium, das sich mit zwei Längsspalten zweiklappig öffnet (Fig. 2, 7). Sie ist die charakteristische Fruchtform der meisten Hülsenfrüchtler (Leguminosae) und Proteaceae.

Die Größe der Hülse richtet sich nach der Anzahl der Samen und ist sehr verschieden (wenige Millimeter bis etwa 50 cm wie bei Gleditschia- und Bauhinia-Arten). Die Form der Hülse wechselt außerordentlich. Gewöhnlich ist sie ellipsoidisch, länglich oder walzenförmig, sehr oft seitlich zusammengedrückt (Robinia, Cercis, Gleditschia-Arten, Poinciana, Amherstia, Lens). Weiter gibt es vierseitig geflügelte (Lotus tetragonolobus, Cassia alata, Sesbania-Arten), aufgeblasene (Colutea, Astragalus cicer, Cicer arietinum, Caesalpinia bonducella), holperige (Phaseolus, Fig. 2, 1; Cassia-Arten), rosenkranzförmige (einige Sophora- und Erythrina-Arten) und anders gestaltete Hülsen. Die Hülse ist ferner häufig gekrümmt und sichelförmig gebogen, manchmal hackig (Astragalus hamosus), schrauben- oder schneckenförmig eingerollt (Medicago, Fig. 2, 5 und 6) oder gewunden (Pithecolobium-Arten), nicht selten deutlich gestielt. Die Oeffnung erfolgt gewöhnlich absteigend (von der Spitze gegen den Grund) an der Rücken- und Bauchnaht, wobei die Placenta median gespalten wird (Fig. 2, 7). Manchmal wird nur der obere Teil der Hülse aufgesprengt. Durch mediane, sich spaltende Flügel an den Nähten (Robinia, Cercis, Lathyrus ochrus) scheinen die Nähte manchmal auf den Klappen zu stehen. Nur bei Hämatoxylon liegen beide Spalten abgerückt, denn die Hülse zerspringt hier in zwei kahnförmige Teile, von denen der eine die Bauch-, der andere die Rückennaht an seinem Kiele trägt. Scheinbar transversal öffnet sich die in der Blüte querstehende, holzige Hülse von Banksia. Oft erfolgt durch das plötzliche Aufklappen und die Einrollung der Klappen ein Ausschleudern der Samen auf einige Meter Entfernung (Lotus, Fig. 2, 3; Vicia-, Lathyrus-Arten). Die Wurfweite der Samen beträgt bei Kraunhia- und Bauhinia-Arten selbst 10 bis 15 Meter. Das anfangs saftige oder fleischige Perikarp (Pisum, Phaseolus) wird zuletzt gewöhnlich häutig, lederig und trocken. Derbe, holzige Hülsen sieht man bei manchen Leguminosen und insbesondere bei den Proteaceen (Fig. 1, 3). Hingegen sind zur Fruchtreife fleischige und saftige Perikarpien selten (Cynometria, Myristica). Sehr schön sieht man beerenartige Hülsen bei der Muskatnuß (Myristica fragrans), deren einziger Same überdies einen prachtvoll zinnoberrot gefärbten, zerschlitzten Samenmantel (arillus) besitzt (Fig. 26, 3 und 4).

Die Hülse ist gewöhnlich einfächerig. Sehr häufig kommen Kammerungen (septa) vor. Sie erfolgen entweder der Länge nach wie bei Astragalus-Arten durch sekundäre (falsche) Scheidewände, welche von der Rückennaht mehr minder gegen die Placenta vorspringen und sich mit letzterer öfters verbinden, so daß die Hülse zweifächerig wird (Fig. 2, 2), oder durch die furchige Ein-



Fig. 2. 1 Hülse von Phaseolus coccineus (geöffnet), 2 gefächerte Hülse von Astragalus cicer (durchschnitten), 3 geflügelte Hülse von Lotus tetragonolobus, 4 Samen derselben, 5 Hülsen von Medicago denticulata (von oben gesehen) und 6 von Medicago orbicularis, 7 Schema der Oeffnung der Hülse (Querschnitt). — 2, 4 bis 6 vergrößert, 1 verkleinert. Original.

faltung der Rückennaht. Manchmal springen aber auch die Plazenten oder die eingefurchte Bauchnaht weit ins Innere des Faches vor wie bei Oxytropis-Arten, Colutea. Ausnahmsweise wird die Hülse von Banksia, Dryandra und anderen Protaceen durch das sich von der inneren Samenschale abtrennende äußere Integument der Samen der Länge nach gekammert. Häufig sind auch quere, durch pulpöse Wucherungen der inneren Fruchtwand entstehende Scheidewände von sehr verschiedener, meist markiger Konsistenz, wie bei Phaseolus (Fig. 2, 1), Vicia faba, Lupinus, Poinciana. Gewöhnlich enthält die Hülse mehrere Samen. Einsamige Hülsen zeigen die Gattungen Copaiba, Schizolobium, Trifolium, Anthyllis, manche Proteaceae.

Akzessorien sind häufig. Der Griffel bleibt sehr oft stehen und bildet Schnäbel (Trigonella) oder Haken (Vicia-, Lathyrus-Arten). Behaarung tritt häufig auf. Steife Borsten werden oft zu kräftiger Wehr (Vicia lutea, Glycyrrhiza echi-

nata, Caesalpina bonducella). Brechen die Borsten überdies leicht ab, dann erregen sie Jucken und Brennen der Haut (Mucuna-Arten). Selten sind Drüsenhaare (Adenocarpus, Robinia viscosa). Zur Verbreitung durch Tiere dienen Borsten und Stacheln (Medicago, Fig. 2, 5), auch Widerhaken (Medicago-Arten, Glycyrrhiza-Arten). Kleine Hülsen erhalten durch den mannigfach gestalteten und mit ihnen abfallenden Kelch vortreffliche Verbreitungsausrüstungen. So werden bei vielen Trifolium-Arten die Zipfel und Borsten des Kelches federig behaart (T. arvense, T. angustifolium) oder der Kelch wird blasig aufgetrieben (Anthyllis, Trifolium fragiferum, T. tomentosum, T. resupinatum), sowie zu einem flachen Flügelkelch umgestaltet (Trifolium procumbens, T. agrarium). Auch Rippen und Leisten bedecken hin und wieder neben den oben genannten Flügeln die Hülsen (Mucuna). Manche Hülsen zeigen auch einen oft wohlschmeckenden Fruchtbrei, in dem die Samen eingebettet sind. Auch andere Akzessorien besitzen die Samen der Hülsen. Vor allem sind prächtig gefärbte, oft wohlschmeckende Arillodien an den durch ihren Glanz auffälligen Samen zu erwähnen, die auffällige Kontrastfärbungen in grellem Rot und Schwarz gegenüber der weißen, inneren Fruchtwand erzeugen (wie bei der Paternostererbse Abrus precatorius, Adenanthera, Intria). Geflügelte Samen enthält die Hülse vieler Proteaceen (Hakea, Fig. 1, 3 und 4; Banksia).

Zahlreiche Uebergänge der Hülse zu Einzelschließfrüchten, Bälgen und zur Rahmenhülse (wie Lysiloma) kommen vor.

3. Der Rachenbalg (stomatocarpium) ist ein Monokarpium, das quer mit einer Spalte aufspringt. Hierbei öffnet sich das trockene Perikarp entweder rachenförmig (Jeffersonia, Fig. 3, 1 und 2) oder der obere Teil wird hin und wieder als Deckel abgeworfen (Leontice thalictroides).

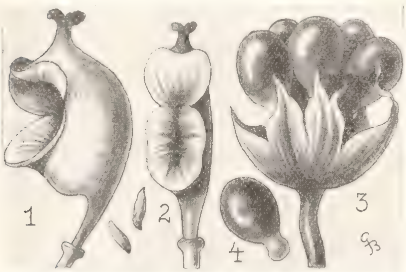


Fig. 3. 1, 2 Rachenbalg von Jeffersonia diphylla, Seiten- und Vorderansicht sowie zwei Samen, 3, 4 Schlauchbalg von Leontice altaica mit einem Samen. Vergrößert. Original.

4. Der Schlauchbalg (utriculus) ist ein unregelmäßig sich öffnendes, die Samen ausstreuendes Monokarpium.

Bei Epimedium spaltet sich die Fruchtwand von der Spitze gegen abwärts unregelmäßig zwischen den Nähten, wobei öfters zwei Klappen entstehen oder sie zerreist an der Spitze unregelmäßig und löcherig oder klappt mit ungleichen Lappen auf (Leontice-Arten, Fig. 3, 3). Auch löst sich manchmal die Fruchtwand in zusammenhängenden Stücken von einem stehenbleibenden Teile ab (Talauma). Gestielte, regellos aufspringende, apokarpe Schlauchbälge mit fleischiger Fruchtwand und geflügelten Samen scheinen die Früchte einiger Oxymitra-Arten zu bilden. Auch die Frucht der Lemnaceae kann ebenfalls als ein monokarper Schlauchbalg aufgefaßt werden, dessen Fruchtwand sich später gänzlich oder nur teilweise am Grunde zersetzt.

b) Die Kapsel (capsula) ist eine sehr häufige Frucht, die aus einem Synkarpium von 2 oder mehreren Fruchtblättern einer Blüte gebildet wird, das sich in verschiedener Weise öffnet und die Samen ausstreut. Nur in bezug auf die Oeffnungsweise gelingt es, Formen derselben schärfer zu unterscheiden und zwar 1. die Spaltkapsel oder Kapsel im engeren Sinne (capsula); 2. die Deckelkapsel (pyxidium); 3. die Löcher- oder Porenkapsel (opecarpium, capsula forata); 4. die Schlauchkapsel (sacellus).

1. Bei der Spaltkapsel (capsula) öffnen sich die Fruchtblätter der Länge nach. Spaltkapseln gehen aus ober- und unterständigen Frucktknoten hervor. Sie deswegen zu trennen, geht wegen der zahlreichen Uebergänge in einzelnen Gattungen (z. B. Saxifraga) nicht an, auch weil sich biologisch keine Unterschiede zeigen.

Die Form der Spaltkapsel ist äußerst mannigfach und richtet sich vornehmlich nach der Anzahl der verbundenen Fruchtblätter und der in ihnen enthaltenen Samen. Die Anzahl der vereinigten Fruchtblätter schwankt zwischen 2 und 18. Zwei besitzen die Salicaceae, Scrophulariaceae, 3 viele Liliaceae, Viola, Drosera, 4 viele Oenotheraceae, Erica, 5 viele Caryophyllaceae, Oxalis, Rhododendron, 6 die Aristolochiaceae, noch mehr Eucryphia.

Die Fächerung der Kapsel wird hingegen von der Einrollung der Fruchtblattränder und der Plazentation abhängig gemacht. Es zeigen z. B. eine einfächerige Kapsel die Gattungen Orchis, Viola, Primula, eine zweifächerige Gentiana, Verbascum, 3 Fächer (loculi) die Kapseln von Lilium, Iris, 4 Kapselfächer Euonymus, Oenothera, 5 Oxalis, Impatiens, Rhododendron, 6 Aristolochia. Nicht immer ist die Fächerung eine vollkommene. So zeigen manche Silene-Arten, Sauvagesia im unteren Teile eine fünffächerige, in der Mitte ob der Ablösung der Scheidewände vom Zentrum eine gekammerte und im oberen Teile eine einfächerige Kapsel. Manchmal erfolgt die Fächerung durch Plazentarwucherungen. So wird die Kapsel der Cruciferae durch eine Plazentarwand zur zweifächerigen Schote. Aehnliches zeigen manche Bignoniaceae. Bei Datura und Solandra werden die beiden Fächer der Kapsel durch falsche, vom Rücken der Fächer ausgehende Scheidewände nochmals gefächert. Bei Pharbitis und Ipomaea

bilden sich diese falschen Scheidewände vom Zentrum aus. In den Fächern der Kapsel von Mesembryanthemum werden ebenfalls solche radiäre Zwischenwände in anderer Weise eingeschoben. Bei Papaver sind es die gegen das Zentrum lamellenartig vorspringenden, wandraumes in der Kapsel von Sarracenia, welcher durch die nicht völlige Verbindung der Scheidewände im Zentrum der Kapsel zustande kommt. Eine solche Trennung der Fruchtblätter bemerkt man auch bei manchen Kapseln der Liliaceae. Ein saftiges, zweiklappig abfallendes



Fig. 4. 1 Spaltkapsel von Carapa guianensis, 2 Schoten von Lunaria annua und 3 von Cheiranthus cheiri, beide geöffnet, 4 fachspaltige Kapseln von Eremurus robustus mit einem herausfallenden Samen und 5 von Fritillaria imperialis, daneben 2 Samen, beide geöffnet, 6 Schötchen von Thlaspi arvense (noch geschlossen), 7 von Capsella bursa pastoris (geöffnet), 8 Zahnkapsevl on Agrostemma githago, darunter ein Same s (vergrößert). — 1, 5, 8 verkleinert, 6, 7 vergrößert. Original.

ständigen Plazenten, welche die einfächerige Kapsel kämmern. Noch auffälliger ist eine derartige Fächerung bei Dolichandrone, wo die Plazentarwände überdies jedes Fach noch unvollkommen von der Mitte aus fächern. Ausnahmsweise wird bei der Kapsel von Hibiscus tiliaceus auch eine weitere Fächerung der Fächer durch quere Wände in mehrere Stockwerke vorgefunden.

Die Konsistenz der anfangs fleischigen Fruchtwand wird zur Reifezeit trocken und lederig, manchmal holzig. Selten ist sie fleischig und saftig, wodurch die Kapsel zu einer sich öffnenden beerenartigen Frucht wird. Sehr derbe und holzige Perikarpien besitzen die Kapseln von Vallea, vieler Meliaceae (Swietenia, Cedrela, Carapa) und Bignoniaceae. Fleischige Kapseln findet man bei Aesculus, Impatiens, Cordyline, bei einigen Amaryllidaceae und Bromeliaceae. Als besondere Eigentümlichkeit des Perikarps sieht man große Lufträume an der Kapsel von Nigella damascena, die samenlose Fächer an der Außenseite der Fruchtfächer zu bilden scheinen. Auffällig ist auch die Bildung eines zentralen Hohläußeres und ein hornartig erhärtetes inneres Fruchtgehäuse, an dessen Bildung auch die Plazenten teilnehmen, haben die merkwürdig gestalteten, doppeltgehörnten, unvollkommen fachspaltigen Kapseln von Proboscidea (Fig. 9,2).

Die Oeffnung der Kapsel geschieht stets der Länge nach (deh. longitudinalis), und zwar entweder von der Spitze nach abwärts (absteigend, deh. descendens, Fig. 4, 4 und 8) oder vom Grunde nach aufwärts (aufsteigend, deh. adscendens, Fig. 4, 1 und 3), selten nur in der Mitte durch einen Längsriß oder eine Längsritze (ritzenförmig, deh. rimosa). Dabei können die Spalten (fissurae) vollkommen sein, d. h. sich über die ganze Länge der Frucht erstrecken: dann zerspringt die Kapsel völlig mit Klappen (valvae), die früher oder später nach der Ausstreuung der Samen abfallen (Fig. 4, 2 und 7). Oder die Oeffnung ist unvollkommen: sie erstreckt sich dann nur auf bestimmte Teile der Kapsel. Geschieht die absteigende Oeffnung unvollkommen oder nur zum Teile, so bilden sich Zähne (dentes) der Kapsel aus, die sich sehr oft nach außen rollen (sehr schön bei den meisten Caryo-

phyllaceae [Fig. 4, 8] und vielen Primulaceae). Manchmal bildet sich nur in der Mitte eine Ritze (rima), wie bei Oxalis, oder die Klappen bleiben an der Spitze und am Grunde noch miteinander verbunden, wie bei vielen Orchidaceae (Fig. 5, 1), Canna, Aristolochia- und Orobanche-Arten. Bei unvollkommener aufsteigender Oeffnung bilden sich nach abwärts gerichtete Zähne, wie bei Ledum. Bei Gordonia kann man auch den seltenen Fall einer gleichzeitig auf- und absteigenden Oeffnungsweise durch Zähne wahrnehmen. Eigentümlich ist auch, daß manche Kapseln, obwohl sie aus zwei Fruchtblättern bestehen, sich nicht, wie es Regel ist, an allen Fruchtblättern öffnen, sondern nur an einem, wodurch sie einem Balge nicht unähnlich werden (Incarvillea, Amphicome, Roettlera, Angraecum). Eigentümlich öffnet sich auch die Kapsel von Cuphea. Hier spaltet sich zuerst das die Kapsel umgebende, röhrenförmige Hypanthium schlitzförmig am Rücken; sodann reißt die sich loslösende, die Samen tragende, knorpelige Placenta das rückenständige Fach der Kapsel durch und krümmt sich durch den erzeugten Spalt nach rückwärts. Es besorgt somit hier die Placenta die Ausstreuung der Samen.

Der Ort, wo die Längsspaltung der Kapsel stattfindet, wechselt, wird jedoch streng eingehalten. Danach kann die Kapsel sein:

1. Fachspaltig (c. loculicida). Jedes Fach öffnet sich an der Rückennaht mit einer Spalte (Fig. 6, 1). Einfächerige Synkarpien



Fig. 5. 1 Spaltkapsel von Stanhopea aurantia (verkleinert), 2 Schleuderhaare und Samen derselben (vergrößert), 3 ein Same (stark vergrößert). Original.

öffnen sich solcherart zwischen den Plazenten und die Klappen tragen dann die Plazenten und Samen auf der Mitte ihrer Innenseite. Fachspaltig, dabei mehrfächerig und oberständig sind die Kapseln von Lilium, Tulipa, Ornithogalum, Syringa, Euonymus, Gossypium, vieler Acanthaceae; unterständig jene der Iridaceae, von Narcissus, Pancratium, vieler Rubiaceae und Melastomaceae, dabei unvollkommen sich öffnend jene von Eucalyptus, Mitella, Heuchera; einfächerig hingegen sind die fachspaltigen Kapseln von Viola, Pittosporum, Parnassia, Bixa, der Cistaceae. Es kommt bei der Fachspaltigkeit öfters vor, daß der Rückennerv des Fruchtblattes sich auslöst und mit seinen Zweigen die Spaltenränder gitterig verbindet, wie bei Lilium, oder daß die Klappen netzig verbunden bleiben wie bei Fritillaria (Fig. 4, 5). Aehnlich ist auch die Loslösung des unverzweigten Rückennerves an der einfächerigen Kapsel der Orchidaceae (Fig. 5, 1), die dadurch sechsritzig aufspringt. Zu den fachspaltigen Kapseln rechnet man auch jene, die bei zentraler, grundständiger Placenta sich der Länge nach öffnen, wie die Zahnkapsel von Primula. Interessant ist auch die fachspaltige Oeffnung der unterständigen Kapsel von Begonia, bei der statt des Rückennerves der am Rücken jedes Faches stehende Flügel durch zwei Spalten losgelöst wird. Bei Linum spaltet sich auch die vom Rücken in jedes Fach hineinragende, falsche Scheidewand.

2. Scheidewandbrüchig (c. septifraga). Die Kapsel zerreißt an den Scheidewänden. Hierbei kann der Spalt mehr innen liegen, so daß das Mittelsäulchen mit den winkelständigen Plazenten und den inneren Teilen der Scheidewände stehen bleibt, wie bei manchen Ericaceae (Fig. 6, 2),

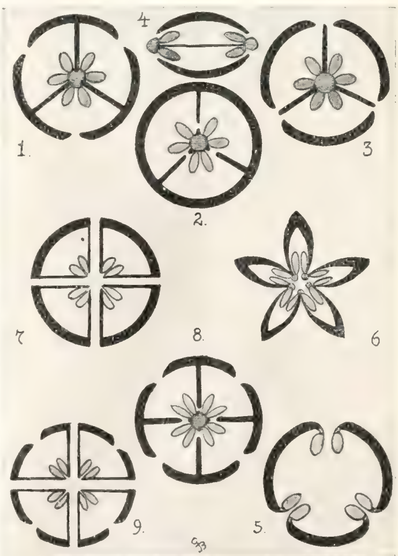


Fig. 6. Schemata der Oeffnungsweisen der Kapseln (Querschnitte). 1 fachspaltig, 2 und 3 scheidewandbrüchig, 4 plazentenbrüchig, 5 und 6 bauchspaltig, 7 scheidewandspaltig, 8 fachspaltig und scheidewandbrüchig, 9 fachspaltig und scheidewandspaltig. Original.

oder es kann der Abbruch der Scheidewände auch an der äußeren Wand erfolgen, indem sich Klappen durch zwei neben jeder Scheidewand in der Außenwand liegende Spalten abtrennen, wie es bei Cedrela und vielen Bignoniaceae der Fall ist (Fig. 6, 8). So erfolgt die Oeffnung auch bei Boisdevalia, Ipomaea und anderen Convolvulaceae, in deren Kapseln sich bei vielen Arten auch die echten und falschen Scheidewände verbreitern und ein durchlöchertes Innengehäuse in der Kapsel bilden. Bei manchen Bignoniaceae kompliziert sich aber diese Oeffnungsweise noch dadurch, daß sich ein wandständiger Rahmen von den so gebildeten Klappen ablöst, in welchem zwar gewöhnlich die Scheidewände samt den Plazenten eingespannt sind (Bignonia), aber auch manchmal herausfallen, wie bei Arabidaea, Memora, Pithecotenium und anderen Bignoniaceae. Gewöhnlich ist diese scheidewandbrüchige Oeffnung mit einer anderen verbunden, um die Samen besser aus den Fächern zu entlassen.

3. Scheidewandspaltig (c. septicida). Die Fruchtblätter lösen sich z. T. aus dem Zusammenhange, indem die Scheidewände sich spalten (Fig. 6, 7). Diese Oeffnungsweise ist sehr oft mit der folgenden verbunden, um die Fächer besser zu öffnen. Solcherart sind die oberständigen Kapseln von Hypericum, Monotropa, Digitalis, Swietenia, Carapa (Fig. 4, 1) hier aufsteigend sich öffnend, ferner die unterständigen Früchte von Philadelphus, Cinchona- und Aristolochia-Arten, letztere unvollkommen und aufsteigend sich öffnend.

4. Bauchspaltig (c. ventricida). Die Fruchtfächer öffnen sich an der Bauchnaht. Das erfolgt in zweierlei Weise:

a) Durch einen Spalt, durch welchen gewöhnlich die Plazenten gespalten werden (deh. placenticida, Fig. 6, 5). So öffnen sich die einfächerigen Kapsel von Gentiana, Loasa, Jamesia. Dann gehören hierzu die sogenannten Balgkapseln (c. follicularis, cyamium, Fig. 6, 6). Als solche sind zu nennen: die aus halbverwachsenen Fruchtblättern hervorgehenden, mehrfächerigen Kapseln von Helleborus, Nigella, die nur an der Spitze sich öffnenden Kapseln von Colchicum und Staphylea, die ebenfalls nur an der Spitze sich spaltende unterständige Frucht von Saxifraga-Arten, die Kapseln von Dictamnus, Brunellia u. a. Bei Orobanche rücken die schon zur Blütezeit halbierten Plazenten von den Fruchtblatträndern auf die Mitte des Fruchtblattes ab, so daß die ventricide Oeffnung sie nicht erst zu spalten braucht. Interessant ist auch die Oeffnungsweise der Kapsel von Mitreola, deren zwei durch eine Lücke getrennte, aber mit dem Griffel verbundene Fruchtblattspitzen nur innerhalb der Lücke mit kleinen Ritzen sich öffnen.

b) Durch zwei Spalten, welche die ungeteilten Plazenten von den Klappen abtrennen (plazentenbrüchig, c. placentifraga, Fig. 6, 4). Bilden hierbei die Plazenten eine zentrale Säule, so löst sich diese mit den Samen von den Klappen ab, wie bei vielen Apocynaceae. Sind jedoch die Plazenten wandständig, so entsteht die Schote (siliqua), die eine plazentenbrüchige Kapsel mit stehenbleibendem Plazentarrahmen (replum) darstellt, an dem die Samen beiderseitig stehen (Fig. 4, 2, 3, 6, 7). In diesem Plazentarrahmen kann eine falsche (Plazentar-) Wand ausgespannt sein oder auch nicht. Schoten mit falscher Scheidewand finden sich bei vielen Cruciferae, doch zeigen viele Kreuzblütler auch andere Fruchtformen. Schoten ohne solche Wände sind für Papaveraceae (Sanguinaria, Chelidonium, Corydalis) und Capparidaceae (Cleome) eigentümlich. Bei Cochlearia und Kernera zeigt sich ein Uebergang beider, indem die falsche Scheidewand durchlöchert ist. Sehr kurze Schoten hat man auch Schötchen (silicula) benannt (Fig. 4, 6, 7). Die Schote ist gewöhnlich von den Seiten her zusammengedrückt und hat flache oder gewölbte Klappen, die aufsteigend sich öffnen, wobei ein breiter Rahmen bloßgelegt wird. Solche Schoten (s. latiseptae) zeigen z. B. Arabis, Cheiranthus (verlängert; Fig. 4, 3), Alyssum (Schötchen), Lunaria (scheibenförmig und langgestielt; Fig. 4, 2). Bei manchen dieser Schoten rollen sich die Klappen rasch nach aufwärts und schnellen die Samen aus (Cardamine). Akzessorien sind selten. Die Schote kann aber auch median niedergedrückt sein, wobei die Rahmen schmal und die Klappen am Rücken kantig oder flügelig werden (s. angustisepta), wie bei Thlaspi (Fig. 4, 6), Capsella.

5. Doppelspaltig (c. biscida). Die Kapsel zerspringt durch Kombination der vorher beschriebenen Oeffnungsweisen, wobei die verschiedene Oeffnung gewöhnlich nacheinander erfolgt. Diese häufige Oeffnungsweise findet sich: als fachspaltig und scheidewandbrüchig (Fig. 6, 8) bei Epilobium, Onagra (beied unterständig), Tecoma, Polemonium, Clethra, Erica, vielen Epacridaceae, Ipomaea-Arten, ferner auch beim Stechapfel (Datura), bei dessen Kapsel die Klappen an den echten und falschen Scheidewänden abbrechen; hierzu gehört auch die fleischige Kapsel von Impatiens (Fig. 8, 1), bei der sich die plötzlich in aufsteigender Richtung sich loslösenden Klappen rasch einrollen völlig vom abbrechenden Mittelsäulchen ablösen und die Samen ausschleudern; als fach- und wandspaltig (Fig. 6, 9) bei Calluna, Rhodothamnus, Usteria, bei vielen Scrophulariaceae (Verbascum, Gratiola u. a.) und Rubiaceae (hier unterständig); als scheidewandspaltig und -brüchig bei Rhododendron, Bejaria. Auch bei vielen Caryophyllaceae (Stellaria, Cerastium, Dianthus, Silene) ist eine kombinierte Oeffnungsweise des Fruchtgehäuses vorhanden, da dasselbe mit doppelt so vielen Zähnen, als Fruchtblätter es zusammensetzen, aufspringt.

2. Die Deckelkapsel (pyxidium, früher auch Büchse genannt) ist ein Synkarpium aus zwei oder mehreren Fruchtblättern, das sich quer und umschnitten (deh. circumscissa) öffnet, wodurch ein abfälliger Deckel (operculum) abgeschnitten wird.

Das Fruchtgehäuse ist gewöhnlich dünn und trocken. Bei den riesigen, unterständigen Früchten von Lecythis (Fig. 7, 10), die mit Deckeln versehenen Holzgefäßen gleichen, ist die Fruchtwand derb und holzig. Eine beerenartige Deckelkapsel soll die Gattung Potalia besitzen. Bei Alectryon sprengt der mächtig entwickelte Arillus den oberen Teil der Kapsel deckelförmig ab. Einfächerige, oberständige Deckelkapseln besitzen die Gattungen: Ama-

rantus, Anagallis (Fig. 7, 9), einige Chenopodiaceae (Acroglochin, Hablitzia), Drypis; zweifächerig sind die oberständigen Kapseln von Plantago, Scopolia, Hyoscyamus (hier im Kelche geborgen, Fig. 7, 8). Unterständig ist die einfächerige Kapsel von Portulaca, mehrfächerig die von Hypoxis, Sphenoclea und Lecythis, bei der sich der Deckel, mit einer langen Mittelsäule versehen, aus dem Zentrum der Kapsel loslöst (Fig. 7, 10). Eine interessante Kapsel mit fünf kegelförmigen Deckelchen hat auch die Gattung Penthorum, bei der sich jede der fünf radiär ausstrahlenden Fruchtblattspitzen mit einem eigenen Deckel öffnet.

3. Die Poren- oder Löcherkapsel (opecarpium, c. forata) zeigt in dem meist trockenen Fruchtgehäuse Poren oder Löcher, durch welche die Samen ausgestreut werden. Seltener ist nur ein Loch vorhanden, durch welches die Samen herausfallen oder ausgespritzt werden. Die Poren sind nicht verkürzte Längsspalten, sondern entstehen in sehr verschiedener Weise an genau vorgezeichneten Stellen. Danach kann man mehrere Typen von Löcherkapseln unterscheiden.

α) Die Reseda-Kapsel (Fig. 7, 12). Sie ist die einfachste Löcherkapsel, denn die drei griffellosen Fruchtblätter sind im oberen Teile des Synkarpiums niemals völlig verschmolzen und bilden zur Reifezeit ein mit dem Fruchtfache verbundenes Loch, durch welches die Samen herausfallen; ein einzig unter den bedecktsamigen Pflanzen dastehender Fall.

β) Die Campanula-Kapsel. Bei vielen Campanulaceae (Campanula, Adenophora, Phyteuma, Trachelium, Specularia) erfolgt die Bildung der zwischen den Gefäßbündeln der unterständigen Kapsel befindlichen Löcher durch Auswärtskrümmung von in den Scheidewänden gebildeten, keilförmigen Sklerenchymmassen, die ihre schmälere Kante dem Zentrum der Kapsel, ihre breite Seite jedoch der Außenseite der Kapsel zuwenden. Diese Sklerenchymmassen befinden sich meist in dem dem Erdboden abgewendeten Teile der Kapsel, also bei hängenden Kapseln am Grunde derselben (Campanula rapunculoides Fig. 7, 11; C. trachelium), bei aufrechtstehenden im oberen Teile (C. patula, C. persicifolia). Sie lösen sich beim Austrocknen der Kapsel mit ihrem dünnen Teile ab und krümmen sich mit der breiten Seite nach aus- und erdwärts, wodurch, da ihre Länge den Kapselhalbmesser übertrifft, ein Loch in das Perikarp eingerissen wird. Selbstverständlich entstehen so viele Poren als Scheidewände vorhanden sind, meist drei. Diese Krümmung der Sklerenchymmassen, welche durch die stärkere Verästelung der Gefäßbündel in der Fruchtwand aufgehalten wird, ist begründet in der verschiedenen Form von zweierlei, innen und außen gelegener Sklerenchymzellen und in deren verschiedenem Verhalten bei der Austrocknung.



Fig. 7. 1 und 2 Löcherkapseln von Antirrhinum majus (1 Seiten-, 2 Vorderansicht), 3 Trematocarpus macrostachys, 4 Linaria vulgaris, 5 Papaver somniferum, 6 Kickxia elatine, 7 Musschia aurea, mit ausfallenden Samen, 8 Deckelkapsel von Hyoscyamus niger mit einem Samen s (vergrößert); der Kelch teilweise entfernt. 9 Deckelkapsel von Anagallis coerulea und 10 von Lecythis urnigera (mit einem Samen s), 11 Löcherkapsel von Campanula rapunculoides, und 12 von Reseda odorata. — 1, 4, 6, 8, 11, 12 und s vergrößert, 10 verkleinert. 3 nach Zahlbruckner, das übrige Original.

γ) Bei der Mohn-(Papaver-)Kapsel (Fig. 7, 5) bewirken die bei der Austrocknung sich zusammenziehenden und nach aufwärts krümmenden Strahlen der sternförmigen Narbe die Bloßlegung der viereckigen Perikarpspitzen, welche sich infolge weiterer Wasserabgabe an einer Trennungsschichte von den Gefäßbündelrippen der Fruchtwand loslösen und nach abwärts krümmen, in dieser Bewegung aber durch einen ringförmigen Wulst aufgehalten werden. Da zahlreiche Fruchtblätter in der Mohnkapsel vereint sind, entstehen unter den Narbenlappen ebenso viele Poren. Etwas abweichend hiervon öffnen sich die Löcherkapseln von Argemone und Meconopsis, indem hier die Narben nicht erst die Fruchtblattspitzen freizulegen brauchen, sondern diese sich zwischen den Nerven der Kapselspitze zahnförmig loslösen und eine kurze Strecke nach aus- und abwärts schlagen.

δ) Die Antirrhinum-Kapsel (Fig. 7, 1, 2). Die Löcher entstehen in genau vorgezeichneten Wölbungen an der Spitze der Kapselwandung. Die Sprengung des Perikarps geschieht hier unregelmäßig, plötzlich, indem das mit starker Hartschichte ausgestattete Gehäuse der oberständigen Kapsel sich im Austrocknen mehr zusammenzieht als die genannten Wölbungen, welche nur mit einer einreihigen Sklerenchymschichte von palisadenförmigen Zellen ausgerüstet sind. Infolge dieses Druckes, dem die Wölbungen nicht Folge leisten können, entstehen an den Wölbungen unregelmäßige Risse, welche Zähne abschneiden, die sich nach außen umrollen und somit eine beschränkte, unregelmäßig ausgezackte Oeffnung im Fruchtgehäuse fertigstellen. Bei Antirrhinum majus hat das obere Fach eine Pore, das untere größere zwei Poren, bei anderen Arten hat jedes Fach nur eine Pore. Bei Linaria erfolgt die Oeffnung etwas unregelmäßiger (Fig. 7, 4).

ε) Die Musschia-Kapsel. Die trockene Fruchtwand ist bei Musschia zwischen den derben Gefäßbündelrippen trommelfellartig ausgespannt und zerspringt durch 1 bis 10 übereinanderliegende Querspalten (Fig. 7, 7). Bei der Gattung Schizocarpon sind zwei Reihen solcher Spalten zwischen je zwei Rippen zu beobachten. Hingegen zeigt die Gattung Ostrowskia an jedem Fache zwei kleine Längsschlitze, die rings um den oberen Teil der Kapsel angeordnet sind.

ζ) Die Trematocarpus-Kapsel (Fig. 7, 3). Hier entstehen mehrere ungleich große, runde Löcher wahllos in den zwischen den Nerven ausgespannten Wandflächen.

η) Die Kickxia-Kapsel (Fig. 7, 6), bildet in der Mitte der Wand jedes Faches durch einen fast o-förmigen Spalt eine nach oben sich krümmende Klappe und ein ovales Loch.

ϑ) Die Ecballium-Kapsel (Spritzgurke). Die bei Ecballium elaterium mit einem fleischig-saftigen Perikarp versehene, einer kleinen Gurke ähnliche Frucht (Fig. 8, 3) wird durch den Blütenstiel so gedreht, daß deren Grund nach aufwärts schaut. Plötzlich löst sich zur Reifezeit der Blütenstiel aus der Fruchtwand heraus, wobei die Samen mit dem Fruchtsafte aus dem entstandenen Loche auf mehrere Meter Entfernung ausgespritzt werden. Dies erfolgt durch den nach innen gerichteten Turgordruck der äußeren Fruchtwand, dem der Fruchtbrei mit den Samen in der Richtung des geringsten Widerstandes, das ist bei dem in der Fruchtwand eingefügten Blütenstiele, plötzlich nachgibt.

4. Die Schlauchkapsel (sacellus, c. rumpens) ist ein Synkarpium, das sich unregelmäßig (ruptura, deh. rumpens) öffnet.

Entweder zerreißt die dünne Kapselwand völlig in unregelmäßige Stücke wie bei Chenopodium, Trientalis, Cuscuta, Operculina, oder es fallen die Kapselwände zwischen den rippenartigen Gehäusenerven unregelmäßig heraus wie bei Jussieua, Heterocodon. Bei Illecebrum zerschlitzt sich die Fruchtwand in fädliche Teile, wobei die zarte Kapsel durch die innerseits ausgehöhlten, knorpeligen, fast elfenbeinartigen Kelchblätter geschützt wird. Zierlich sternförmig zerspaltet sich auch die Kapsel von Thalassia Hemprichii. Unregelmäßig öffnen sich ferner die Kapseln von Crinum, Amaryllis, die etwas fleischigen Kapseln einiger Gesneraceae (Hexatheca u. a.). Selten zerplatzt die saftige Fruchtwand explosiv wie bei Cyclanthera explodens (Fig. 8, 2), wo sich nach der Oeffnung der Kapsel an der Spitze ein an der Rückwand befindlicher Gewebestreifen mit großer Gewalt blitzschnell unter Sprengung der Kapselwände nach rückwärts schlägt, hierbei die rückenständige Placenta losreißt und die Samen ausschleudert. —



Fig. 8. Explodierende Kapseln von 1 Impatiens balsamina, 2 Cyclanthera explodens verkleinert, 3 Ecballium elaterium. Original.

Akzessorien kommen an allen Kapseln nicht zu häufig vor. Gewöhnlich sind es die Kelche, welche längere Zeit als Schutzorgane für die

heranreifenden Kapseln stehen bleiben oder später als Schüttelorgane für die Samen dienen, wie bei Hyoscyamus und vielen Scrophulariaceae. Aber auch vertrocknete Blumenkronen können als Streuorgane für die Samen dienen wie bei Orobanchaceae. Ein Haarkleid findet sich an den Kapseln selten, häufiger sind Flügel wie bei Fritillaria (Fig. 4, 5), Begonia; Stacheln und Dornen wie bei Bixa, Datura, Aesculus, Durio, Sparmannia, selten Widerhaken und hakig gekrümmte Stacheln wie bei Uncaria, Harpagophytum (Fig. 9, 1). Auffällig sind auch die zwei hornartig gekrümmten Schnäbel an der Frucht von Proboscidea (Fig. 9, 2 und 3).



Fig. 9. 1 Früchte von Harpagophyton procumbens und 2 von Proboscidea Jussieui mit sich ablösendem Fruchtfleische und 3 den sich öffnenden Steinkern zeigend. Links ein Same. — Beide in halber Naturgröße. Original.

B. Fallfrüchte (piptocarpia, fr. secedentes). Charakter und Gliederung oben S. 381.

c) Die Einzelschließfrucht (monocarpium, mono- vel apocarpium indehiscens, cleistocarpium monocarpum). Diese Frucht wird aus einem Fruchtblatte gebildet und fällt geschlossen ab. Man unterscheidet nach der Beschaffenheit der Fruchtwand: 1. Die Einzelnuß (camara, nux mono- vel apocarpa). 2. Die Einzelsteinfrucht (drupa mono- vel apocarpa). 3. Die Einzelbeere (bacca mono- vel apocarpa).

1. Die Einzelnuß (camara, nux monovel apocarpa) ist ein geschlossen bleibendes Monokarpium mit trockenem Gehäuse, also eine Trockenfrucht.

Die Einzelnuß geht bald aus einem oberständigen Stempel hervor wie bei Urticaceae, Dalbergieae, bald aus einem unterständigen wie bei den Combretaceae und Chamaelaucineae, Hernandiaceae. Ebenso häufig sind apokarpe Einzelnüsse wie bei vielen Ranunculaceae, Rosaceae, Alismataceae, Laurelia. Aber auch im gewissen Sinne schizokarp können apokarpe Nüsse entstehen, wie bei den Simarubaceae, Ochnaceae, bei denen die Fruchtblätter nur mit dem Griffel oder der Narbe verbunden sind, später aber völlig frei werden.

Die Form der Einzelnuß ist mannigfach. Am häufigsten sind seitlich zusammengedrückte bis flache Nüsse. Aber auch alle Formen von kugeliger bis langgestreckter Form finden sich vor. Besondere Formen zeigen die Nüsse von Hymenocarpus (schneckenförmig eingerollt), Amorpha (sichelförmig gekrümmt), Ulmaria (schraubig eingedreht), Alhagi-Arten (rosenkranzförmig). Die Einzelnuß ist gewöhnlich einfächerig und einsamig; seltener zweisamig (so die geokarpe Nuß von Arachis; Figur s. Bd. VII, S. 221), jene vieler Pterocarpus- (Fig. 10, 2) und Dalbergia-Arten, oder mehrsamig wie bei Centrolobium, Tetrapleura und anderen Leguminosae. Quergekammert trifft man sie bei letztgenannten. Die Konsistenz des Fruchtgehäuses ist trocken, gewöhnlich ziemlich derb und sehr oft holzig. Manchmal zeigen sich Faserbündel in dem Fruchtwandparenchym wie bei Lumnitzera. Aber auch fleischige Bestandteile finden sich vor. So enthalten die Fächer der Einzelnüsse bei Dillenia einen Fruchtbrei. Umschließt eine fleischige Achse eine einzige Nuß mit derber, fester Fruchtwand, so entstehen beerenartige Früchte wie bei Hippophaë, Lepargyrea oder steinfruchtartige, wie bei Elaeagnus, wo die außen fleischige, innen aber steinharte, ausgehöhlte Blütenachse die Einzelnuß umschließt. Legt man hier auf die Herkunft der Fruchtwand kein Gewicht, so muß man diese Früchte als Einzelsteinfrüchte oder Einzelbeeren ansehen.

Keine Fruchtform zeigt mehr Akzessorien als die Einzelnuß, die aus den Teilen des Stempels, aber ebensowohl aus der Blütenhülle, aus der Blütenachse und aus Hochblättern hervorgehen. Vor allem werden die stehenbleibenden und erhärteten Griffel für die Verbreitung durch Tiere und den Wind verwertet. So bilden sie Haken wie bei Ranunculus-Arten, Anemone Richardsonii, Xanthorhiza (hier der Haken seitlich), Triuridaceae (hier der Haken grundständig). Sehr häufig wird der Griffel zu einem federartigen Anhang wie bei Clematis (Fig. 10, 10), Pulsatilla, Dryas, Sieversia, Cercocarpus, Laurelia, Atherospermum. Bei Geum-Arten zeigt der Griffel in seiner Mitte einen Haken, in dessen Bogen ein abfälliges, federiges, oberes Griffelglied eingefügt ist (doppelte Anpassung an Tiere und Wind, Fig. 10, 3). Bei Geum heterocarpum fehlt dieser Haken, dafür besitzt das untere Griffelglied an seiner Spitze nach abwärts gerichtete Borstenzacken. Haare bedecken sehr oft die Einzelnüsse. Zottige Nüßchen zeigen Anemone silvestris, A. virginiana, Potentilla sect. Thermophyllum. Stachelig, dornig bis igelstachelig trifft man sie bei Ranunculus muricatus, R. arvensis, Adonis-Arten, Krameria, Onobrychis-Arten (Fig. 10, 1), widerhakig bei Anechites, warzig bei Trachy-

lobium, einer dichtbehaarten Raupe gleichen sie bei Guiera. Gestielte, apokarpe Einzelnüßchen finden sich bei Thalictrum aquilegiifolium, Cananga, Guatteria. Bei Typha ist ein mit langen Haaren bekleideter, fadenförmiger Fruchtstiel vorhanden, der einen ausgezeichneten Flug- und Widerhaken tragen (Fig. 10, 1). Es gibt aber auch Einzelnüsse mit mehreren Flügeln, so besitzen Gagnebia, Ammodendron zwei Flügel an ihren Nüssen und ebenso verhält sich die Nuß von Tumboa, einer Gnetazee, die nur hier einzureihen ist. Drei Flügel besitzen die Nüßchen



Fig. 10. Einzelnüsse von 1 Onobrychis crista galli, 2 Pterocarpus erinaceus, 3 Geum rivale. 4 Flügelfrüchte von Dipterocarpus alatus, 5 Fraxinus excelsior, 6 Betula alba, 7 Paliurus aculeatus, 8 Salsola kali, 9 Combretum micropetalum. 10 Einzelnüsse von Clematis recta, 11 Typha latifolia. 12 Grasfrucht von Stipa pennata. — 3, 6, 8, 10, 11 vergrößert, 2, 4, 7, 12 verkleinert. Original.

apparat darstellt (Fig. 10, 11). Zur Verbreitung durch den Wind werden viele Einzelnüsse flachgedrückt. Scheibenförmige Nüßchen sind sehr häufig, so bei Alisma, Ranunculus. Hülsenartig werden die flachen, mehrsamigen Nüsse von Albizzia- und Gleditschia-Arten. Flach und schneckenförmig eingerollt, auch am Rande kurzdornig sind sie bei Hymenocarpus, völlig flach und an beiden Rändern ausgezackt bei Biserrula. Mannigfach gestaltete Flügelbildungen dienen der Windverbreitung. Es entstehen dann die Flügelfrüchte (samarae), die jedoch auch Polykarpien sein können. Rundum geflügelt erscheinen die Flügelfrüchte vieler Dalbergieae, von Sclerolobium, Dalbergia, Pterocarpus (Fig. 10, 2), Martiusia, Ailanthus; einen einseitigen Flügel an der Spitze tragen die Nüsse von Centrolobium, Machaerium, Pterogyne, Myrospermum, Segueria, Liriodendron, einen solchen gegen den Grund zulaufenden die Früchte von Platypodium, Toluifera. Einen Rückenflügel findet man bei Heritiera, und besonders schön bei den Onobrychis-Arten, wo er verschiedene Auszackungen erfährt, während die grubignetzig ausgehöhlten Seiten des Einzelnüßchens Dornen von Cameraria, vier jene von Tetrapleura, Piscidia, fünf die von Sesbania-Arten. Selbst an unterständigen Einzelnüßchen werden Flügel gebildet, so zwei bei Illigera, 4 bis 5 bei Combretum und Terminalia-Arten. Die Blütenhülle nimmt seltener Anteil. Bei Dicranolepis umschließt der dünnfleischig gewordene, untere Teil des röhrenförmigen Perianths das Monokarpium. Bei Leucadendron und Myzodendron sind überdies die vier Zipfel der die Nuß umhüllenden Blütenhülle in lange, federartige Anhängsel umgewandelt, bei Brunonia bilden die Zipfel langbehaarte Borsten. Bei Gyrospora sind hingegen nur zwei Abschnitte von dem 4- bis 10-blättrigen Perianth in große, endständige Flügel umgeformt. Bei Verticordia erhält die unterständige Nuß durch die zierlich zerschlitzten und gewimperten Kelchblätter einen ausgezeichneten Flugapparat. Endlich bei Dillenia werden die freien Kelchblätter dickfleischig und legen sich der Frucht dicht an.

Die Blütenachse ist ebenfalls als Akzessorium von Einzelnüssen häufig beteiligt und gibt zur Bildung sehr eigentümlicher Früchte Anlaß. Bei Ochna wird der Blütenboden innerhalb der

Blüte fleischig, schwillt an, bekommt oft lebhaft rote Farbe und trägt die apokarp gewordenen, schwarzen Teilnüßchen auf seiner Oberfläche. Bei Nelumbo hingegen wird er kreiselförmig, enthält in seinem Gewebe Lufträume und dient als Schwimmorgan für die eingesenkten, zahlreichen, ziemlich schweren Monokarpien, die einzeln herausfallen. Bei einigen Arten von Fragaria (F. viridis, Ananas-Erdbeeren) und Potentilla (P. indica, P. palustris) wird das gewölbte Karpophor als saftiges und oft lebhaft rot gefärbtes Fruchtfleisch ausgebildet und trägt in kleinen Grübchen zahlreiche apokarpe, einzeln abfallende Nüßchen. Hingegen hat Fragaria vesca ein Diskokarpium. Bei anderen Rosazeen bildet die ausgehöhlte Blütenachse ein derbes, oft holziges Gehäuse wie bei Alchemilla. Dieses Gehäuse wird sehr oft mit Verbreitungsorganen ausgerüstet, so bei Acaena, Agrimonia mit starkem Widerhaken, bei Sanguisorba mit Flügeln. Diesen Früchten schließt sich manchmal noch eine Hochblatthülle an wie bei Aremonia, Spencera. Die letztgenannten Früchte der Rosaceae zeigen mancherlei Uebergänge zu den Diskokarpien, indem sie ein oder auch zwei Früchtchen einschließen. Manchmal überwachsen aus der Achse gebildete Hüllen die oberständige Nuß erst später wie bei Cryptocarya. Aehnlich verhält sich die Gattung Ravensara, wo ein Fruchtbecher auch noch radiäre Scheidewände bildet, die in die Frucht und in die Keimblätter, letztere zerspaltend, hineinwachsen.

2. Bei der Einzelsteinfrucht oder Einzelsteinbeere (drupa mono- vel apocarpa) besteht die Fruchtwand aus einem äußeren, fleischigen und saftigen, und aus einem inneren, erhärteten Teile, der nicht nur vom Mesokarp, sondern zugleich auch vom Endokarp gebildet werden kann. Man nennt den festen inneren Teil der Fruchtwand den Steinkern (putamen, pyrena, ossiculum).

Bei den Amygdaleae und Chrysobalaneae und einigen Leguminosae geht diese Frucht aus dem einzigen Fruchtblatte der Blüte hervor, bei anderen Rosaceae, wie bei Rubus, vereinigt sich aber eine größere Anzahl von apokarpen Einzelsteinfrüchten (acini, drupeoli) zu einer Sammelfrucht (manche Brom- und Himbeeren), die Uebergänge zu einem Synkarpium zeigt. Apokarpe und gestielte Einzelsteinfrüchte zeigen auch die Menispermaceae, Hortonia, Mollimedia, Ouratea, Hunteria.

Meist ist die Einzelsteinfrucht oberständig; man kennt aber auch unterständige wie bei Terminalia-Arten.

Gewöhnlich ist nur ein Same in der Einzelsteinfrucht vorhanden; ausnahmsweise finden sich zwei vor („Vielliebchen“ der Mandel). Den Typus dieser Frucht können die Steinfrüchte der Prunus-Arten bilden, bei denen der äußere Teil der Fruchtwand ein oft sehr saftiges und zuckerreiches Fruchtfleisch ausbildet, wie bei der Kirsche (Fig. 19, 2), Pflaume und beim Pfirsich. Aehnlich verhalten sich die genießbaren Früchte von Chrysobalanus, Parinarium und Persea gratissima (Figur s. Bd. VII, S. 222). Bei manchen Prunus-Arten wie bei der Mandel (Prunus communis) wird jedoch das Fruchtfleisch reduziert, bleibt dünn und verliert seinen Saft- und Zuckerreichtum. Bei manchen Terminalia-Arten ist das Fruchtfleisch reich an Gerbstoffen oder es bildet ein schwammiges Schwimmgewebe aus. Die verschieden geformten Steinkerne, die sich oft vom Fruchtfleische loslösen (kerngehendes Steinobst), sind gewöhnlich sehr derb, fest und holzig, dabei glatt (Kirschen-, Weichselkern), grubig und furchig (Pfirsichkern, Prunus padus), manchmal gerippt (Chrysobalanus) oder ausgefressen (Calycocarpum). Hin und wieder wird der Steinkern dünn und gebrechlich und dabei durchlöchert (Krachmandeln). Oefters gehen Fasern vom Steinkerne in das Fruchtfleisch hinein (Detarium, Haematocarpus). Stets öffnet sich der Steinkern erst bei der Keimung durch Spaltung.

Das Fruchtfleisch, namentlich das süße, dient als Tieranlockungsmittel. Daher ist es gewöhnlich lebhaft gefärbt: rot (Kirsche, Himbeere), gelb (Rubus chamaemorus), olivenfarbig bei der wertvollen Avocatobirne (Persea gratissima), die nur einen aus dem Endokarp gebildeten Steinkern besitzt, blau bis purpurschwarz (Pflaumen, Chrysobalanus icaco), sehr oft bei den verschiedenen Kernobstsorten wechselnd.

Bei einigen Lauraceae wird unter dieser Frucht ein verholzender Becher (cupula) gebildet.

3. Die Einzelbeere (bacca mono- vel apocarpa) besitzt ein durchaus saftiges oder fleischiges Fruchtfleisch.

Sie ist meist mehr- oder vielsamig, selten nur zweisamig (Berberis, Schizandra) oder einsamig (viele Lauraceae, Polyalthia). Neben den Einzelbeeren einer Blüte (Actaea, Berberis, verschiedene Leguminosae) treten auch apokarpe Einzelbeeren in Sammelfrüchten auf wie bei Hydrastis, manchen Anonaceae, Schizandra, hier auf stark verlängerter Blütenachse. Auch unterständige Einzelbeeren gibt es bei Elaeagnus. Ihre Form wechselt von rundlicher (Actaea) bis zu unregelmäßig gekrümmter und schneckenförmiger (Enterolobium, Prosopis), von schotenartiger (Johannisbrot=Ceratonia) bis stielrundwalziger (Cassia fistula). Auch rosenkranzförmige Beeren kann man bei Unona und Clathrospermum beobachten. Querfächerungen durch falsche Scheidewände oder durch pulpöse Wucherungen treten bei manchen Leguminosae wie Ceratonia, Tamarindus, Cassia auf.

Das Fruchtfleisch ist bald saftig, bald breiig, manchmal schwammig. Hin und wieder enthält es Lücken (Ceratonia). Auch das Fruchtfach wird oft mit genießbarem Fruchtbrei angefüllt (Cassia fistula).

Viele Einzelbeeren sind wertvolle Früchte wie Persea gratissima, Prosopis-Arten, Cassia fistula. Uebergänge zu Einzelsteinfrüchten kommen vor, indem nur das Endokarp aus Sklerenchymzellen gebildet wird (wie bei Persea). Akzessorien finden sich hauptsächlich zur Verstärkung und zum Schutze des Fruchtfleisches vor. Eine größere Anzahl gestielter, apokarper Einzelbeeren zeigen die Gattungen: Guatteria, Unona, Cananga, Polyalthia. Der Blütenstiel bildet fleischige Keulen bei Aiouea, Dehaasia, oder ein verholzender Achsenbecher (cupula)

umgibt mehr oder minder die Einzelbeere, so bei Persea, Nectandra, Sassafras, Cinnamomum und anderen Lauraceae. Die aus einem Synkarpium mit nur verwachsenen Griffeln gebildeten Einzelbeeren von Pleiocarpa sind mit zerzackten Schuppen panzerartig bedeckt.

d) Die Gliederfrucht (lomentum, monocarpium mericarpum) ist eine aus einem Fruchtblatte gebildete Frucht, die quer in mehrere einsamige, geschlossen bleibende Teile (Glieder, articuli) zerfällt. Hierzu rechnet



Fig. 11. 1 Rahmenhülse von Mimosa pudica. Aus einer Frucht das nebenstehende Glied, aus der zweiten alle Glieder ausgefallen. 2 Gliederhülse von Desmodium nudiflorum, 3 Gliederschote von Raphanus raphanistrum, 4 Glieder hülsen von Hippocrepis unisiliquosa (links ein Glied derselben), 5 von Hedysarum pallens, 6 von Condylocarpus Rauwolfiae. — 1 vergrößert. Original.

man: die Gliederhülse (lomentum) und die Rahmenhülse (craspedium). Beide haben ein festes und trockenes Perikarp.

1. Bei der Gliederhülse (lomentum) zerfällt das ganze Monokarpium quer in einsamige, geschlossene Teile.

Gewöhnlich sind diese gleich gestaltet, manchmal zeigt jedoch das endständige Glied einen dornigen oder hackigen Griffel (Stylosanthes) oder einen besonderen Flügel (Nissolia). Durch das Entfallen der Samenbildung werden auch sehr oft einzelne Glieder schlanker und kleiner als die übrigen. Die Form dieser Glieder wechselt. Sie sind kugelig (Sophora), hierbei oft mit verschmälerten Brücken verbunden und daher rosenkranzförmig oder tonnenförmig (Coronilla, Ornithopus; Gynopogon, hier apokarp). Zu hufeisenförmigen Körpern werden sie bei Hippocrepis. Ganz zierliche Formen zeigen sie bei H. unisiliquosa (Fig. 11, 4), wo die quadratischen, flachgedrückten Glieder um den halbringförmigen Samen ausgebuchtet und wie durchlöchert erscheinen oder bei H. cornigera, wo sie sichelförmig gebogen sind und an den Seiten mit kleinen Fortsätzen zusammenhängen. Bei Poiretia und Meibomia (Desmodium) sind die Glieder abgeplattet und scheinbar einseitig auf der ununterbrochenen Bauchnaht befestigt (Fig. 11, 2).

Sehr häufig sind Akzessorien in Form von Borsten, Stacheln und Haken, Hedysarum (Fig. 11, 5), Scorpiurus, Adesmia, Zornia. Warzenförmige Emergenzen finden sich bei Scorpiurus vermiculata, netzförmige Leisten bei Hedysarum-Arten.

Das Lomentum entsteht in der Mehrzahl der Fälle aus einem Monokarpium wie bei den Leguminosae, selten apokarp wie bei Condylocarpus (Fig. 11, 6) und Gynopogon (Apocynaceae) und bei Platystemon (Papaveraceae).

2. Bei der Rahmenhülse (craspedium) zerfällt das Monokarpium quer in einsamige, meist geschlossene Teile, die aus einem durch die Bauch- und Rückennaht gebildeten, stehenbleibenden Rahmen (replum) herausfallen (dehisc. fenestralis).

Diese Fruchtform ist nur bei einigen Gattungen der Mimosoideae wie Mimosa (Fig. 11, 1), Schranckia, Pusaetha zu finden. Bei Pusaetha (Entada) scandens erreicht sie riesige Dimensionen (bis 1 m Länge und 0,1 m Breite). Als Akzessorien treten bei Mimosa-Arten Haken und Stacheln auf dem Rahmen auf, die ein Zerreißen des Rahmens durch Tiere und ein leichteres Ausfallen der Glieder bezwecken.

e) Die Bruchfrucht (mericarpium, syncarpium mericarpum). Das aus zwei, seltener mehr Fruchtblättern bestehende Synkarpium zerfällt in einsamige, geschlossen bleibende Teile, die Stücke von Fruchtblättern darstellen und abfallen. Man unterscheidet: 1. die Klause, Bruch- oder Teilnuß (eremus) und 2. die Gliederschote (bilomentum).

1. Bei der Klause, auch Bruch- oder Teilnuß genannt (eremus, carcerulus, nucula) sind die ein- oder mehrsamigen Schließfrüchtchen die frühzeitig der Länge nach getrennten Hälften kammeriger Fruchtblätter oder auch Teile derselben.

Sie entstehen, indem die Fruchtblätter durch eine falsche Scheidewand völlig in je zwei einsamige Nüßchen, Klausen genannt, zerlegt werden, wie bei allen Labiatae und Asperifoliae, sowie einigen Verbenaceae, oder indem die Fruchtblätter durch quere oder schräge Einschnürungen in mehrere ein- bis siebensamige Klausen zerlegt werden, die oft in 2 bis 3 Lagen übereinander stehen, wie bei den Nolanaceae. Gewöhnlich sind vier Klausen vorhanden (Fig. 12, 1), selten zwei, wie bei Rochelia und Harpagonella, noch seltener 10, wie bei Zoelleria oder bis 30 bei Nolanaceae. Nur ausnahmsweise bleiben die Klausen zu zwei vereinigt wie bei

Cerinthe, wodurch Uebergänge zum Schizokarpium zustande kommen. Bei den Labiatae enthält die mit festem, trockenem Perikarp ausgerüstete Klause einen apotropen, bei den

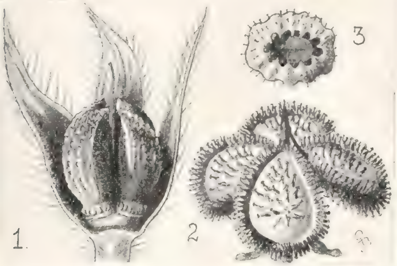


Fig. 12. 1 Klausen von Borrago officinalis (der vordere Teil des Kelches weggeschnitten), 2 von Cynoglossum officinale, 3 eine Klause von Omphalodes linifolium. — Alles vergrößert. Original.

Asperifoliae einen epitropen Samen. Bei den Nolanaceae sind die Klausen ein- bis siebensamig. Bei manchen Gattungen, wie Lithospermum, Onosma, wird das Perikarp durch Einlagerung von kohlensaurem Kalk porzellanartig; hingegen besitzt es bei Ocimum- und Salvia-Arten ein leicht verschleimendes Exokarp.

Ungemein häufig treten an den Klausen Akzessorien auf, die der Verschleppung durch Tiere und den Wind dienen. Die Oberfläche der Klausen wird warzig (Scutellaria), oft borstig oder zähnig (Trichodesma), widerhakig (Lappula, Cynoglossum [Fig. 12, 2], Suchtelenia). Durch Verbreiterung der Klausenränder entstehen Näpfe (Omphalodes [Fig. 12, 3]) oder Flügel, deren Rand sich oft zähnt oder auszackt (Pectocarya, Heliocarya, Perilomia, Eritrichium) oder mit Haken versieht (Paracaryum, Perilomia-Arten); zu breitem Flügel wird er bei Rindera. Grubig-netzig vertiefte Fruchtschalen sind ebenfalls häufig (Nonnea, Lycopsis, Teucrium). Aeußerst zierlich mit federig behaarten Borsten besetzt zeigen sich die Klausen von Tinnea. Gewöhnlich bleibt der vergrößerte Kelch um die Klausen stehen und bietet mannigfache Verbreitungseinrichtungen. So wird er blasig aufgetrieben (Alvesia, Saccocalyx) oder nur sein Saum wird radförmig verbreitert (Molucella). Oft bilden nur seine Lippen einen Flügel (Otostegia, Capitanya) oder nur die einzelnen Kelchzähne bilden Flügel (Roylea), federig behaarte, lange Borsten (Colebrookia) oder sind zottig behaart (Eriophyton). Aber auch noch andere Verbreitungsmittel zeigt der Kelch. Ungemein häufig trägt er bei den Asperifoliae steife Borsten oder Widerhaken (Myosotis), manchmal auch Dornen (Pycnostachys) und dicke Stacheln, die mit Widerhaken versehen sind (Harpagonella). In stechende Borsten umgewandelte Kelchzähne sind ebenso verbreitet als mit Widerhaken endigende (Marrubium, Asperugo, Notochaete). Durch Drüsenhaare werden manche Kelche mit Klausen klebrig wie bei Salvia-Arten. Viele Kelche bilden ob ihrer elastischen Anheftung Schleuderapparate für die aus dem Kelchgrunde auf die Kelchunterlippe herausrollenden Klausen wie Scutellaria, Thymus, während wieder bei anderen der Kelchschlund sich durch Borsten- und Haarkränze verschließt, um allzufrühe Verstreuung der Klausen zu verhindern (Thymus, Calamintha u. a.).

2. Die Gliederschote (bilomentum) besteht aus zwei Fruchtblättern und zerfällt quer in einsamige, geschlossene Glieder, die jedoch Teile von zwei Fruchtblättern darstellen.

Man trifft diese Frucht nur bei einigen Cruciferae, so bei Raphanus mit mehreren Gliedern (Fig. 11, 3), bei Cakile und Rapistrum mit zwei ungleichen Gliedern. Das Endglied ist durch den Griffel oft dolchartig oder pfriemlich zugespitzt, das unterste oft samenlos. Oft sind die Glieder rosenkranzförmig aneinander gereiht und tragen die Samen abwechselnd auf den verschiedenen Seiten. Der wilde Rettich (Raphanus raphanistrum) besitzt stets diese Frucht, die sich durch Einfluß der Kultur in die mit schwammigem Fruchtfleische erfüllte Sammelbeere des Gartenrettichs umgewandelt hat.

f) Die Teil- oder Spaltfrucht (schizocarpium, dieresilis) charakterisiert sich durch die völlige Ablösung und Trennung der meist geschlossen bleibenden Fruchtblätter eines Synkarpiums voneinander, wobei hin und wieder auch eine Abtrennung derselben von einem stehenbleibenden Mittelsäulchen, dem Fruchtträger, Fruchthalter (carpophorum) stattfindet.

Die Spaltfrucht ist eine häufige Fruchtform, an der sich zwei bis mehrere, bei Hura bis 20, bei den Malvaceae (Fig. 13, 2 und 3) auch bis 50 Fruchtblätter beteiligen können. Auch finden sich oberständige (Aceraceae, Malpighiaceae, Sapindaceae, Malvaceae, Geraniaceae) und unterständige Spaltfrüchte (Umbelliferae, viele Rubiaceae). Die Teilfrüchtchen sind gewöhnlich einsamig, seltener zweisamig (Priva) oder mehrsamig und dann auch gekammert (Tribulus). Die Ablösung kann einfach durch Zerfallen des Synkarpiums in Einzelnüsse stattfinden (Asperula, Galium, Cneorum, Tropaeolum, viele Euphorbiaceae) oder es kann hierbei ein Mittelsäulchen stehen bleiben (Hura, Biscutella [Fig. 13, 1], Geraniaceae [Fig. 13, 6] manche Sapindaceae), das sich öfters von oben nach abwärts spaltet (Acer, viele Umbelliferae [Fig. 13, 4 und 6]). Eigentümlich ist auch die Ablösung der Teilfrüchtchen bei Triglochin palustris, wo drei mit dem Mittelsäulchen verbundene, sterile Fruchtblätter stehen bleiben, aus denen sich die drei fertilen Teilfrüchtchen aufsteigend auslösen. Ebenso auffällig ist die Ablösung der sehr zahlreichen Teilfrüchtchen bei Malope, wo sie übereinander in Längsreihen stehen und nicht der Länge nach, sondern quer vom Mittelsäulchen sich ablösen. Häufig bilden die Teilfrüchtchen fast kugelige Fruchtknöpfe (cocca), wie bei vielen Euphorbiaceae, Sapindus, Sterculiaceae, Cneorum, Tropaeolum.

Akzessorien sind an den oberständigen Teilfrüchten sehr häufig. So kommen Flügelbildungen vor, die für die Früchte der Aceraceae, Malpighiaceae und Sapindaceae ganz besonders charakteristisch sind. Gewöhnlich steht ein großer, oft gelappter Flügel am Rücken (Acer mit 2 [Fig. 14, 1], Banisteria, Thouinia [Fig. 14, 3], Stigmatophyllum mit je 3, Bulnesia mit 5 Teilfrüchtchen), wobei dieser Flügel nach aufwärts (Acer, Thouinia) oder nach abwärts (Serjania) gerichtet wird. Oft umgibt ein Flügelrand das ganze Teilfrüchtchen (Dipteronia, Menonvillea) oder es kommen mehrere Flügel an demselben vor, so drei Längsflügel bei Hexaptera, fünf bei Decaptera, und mehrere oft sehr verschieden angeordnete und schmetterlingartig ausgespreizte bei Tetrapteris, Diplopteris. Bei Hippocratea sind die drei mehrsamigen Teilfrüchte hingegen völlig von oben her flachgedrückt und bilden zusammen dreilappige Scheiben. Bei Biscutella (Fig. 13, 1) geschieht diese Abflachung von der Seite. Noch eigentümlicher sind die Teilfrüchtchen von Jubelina gestaltet, bei welchen das am Rücken geflügelte Samenfach zwei geflügelte, hohle Kammern zur Seite hat. Bei Porocystis wird das gesamte Fruchtfach des Teilfrüchtchens blasig aufgetrieben.

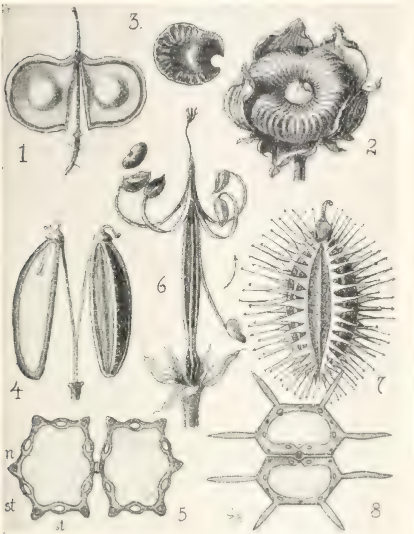


Fig. 13. 1 Teilfrüchte von Biscutella hispida, 2 von Althaea rosea, 3 eine Teilfrucht derselben gesondert und größer, 4 Teilfrüchte von Carvum carvi; die linke im Längsschnitte, 5 beide Teilfrüchte von Carvum carvi im Querschnitte, 6 Teilfrüchte von Geranium, 7 Daucus carota, 8 Laserpitium (hier im Querschnitte). n Nährgewebe, st Striemen. — 2 verkleinert, 1, 3 bis 5, 7, 8 vergrößert. Original.

Doch auch für die Verbreitung der Teilfrüchte durch Tiere wird vielfach vorgesorgt. Die Teilfrüchte von Camarea ähneln täuschend den Einzelnüssen von Onobrychis; schön netzig grubig sind sie bei Coronopus; Borsten und Stacheln tragen sie öfters, lange Haarschöpfe bei Tricomaria, mehrere Längsreihen längerer, federartig mit Haaren besetzter Borsten bei Echinopteris. Eine auffällige Anordnung der Stacheln zeigen die 5 vierflächigen Teilfrüchte von Tribulus, die je 3 bis 5 einsamige Kammern aufweisen. Jedes Früchtchen stellt nach Art der Fußangeln seine Stacheln in jeder Lage derartig, daß immer ein dorniger Stachel nach aufwärts steht.

Zur oberständigen Teilfrucht gehört auch die früher als Springfrucht (regma, elaterium) bezeichnete Frucht von Geranium (Fig. 13, 6) Pelargonium und anderen Geraniaceae. Die mit einem gemeinsamen, langen Griffel versehenen Fruchtfächer lösen sich einzeln elastisch von dem Mittelsäulchen ab, bei welcher Ablösung sich der abgetrennte Griffelteil sehr oft rasch spiralig oder schraubig einrollt, wodurch die Samen bei den sich auch plazentenbrüchig öffnenden Fruchtblättern hin und wieder ausgeschleudert werden. Der Schnabel der Teilfrüchte dient wegen seiner Hygroskopizität zum Einbohren der Teilfrüchte in den Erdboden. Manchmal ist er auch zierlich federig behaart (Geranium bryonifolium u. a.). Uebergänge von Teilfrüchten zu Apokarpien trifft man bei Simarubaceae, z. B. Ailanthus, wo die Synkarpiumbildung nur durch die verwachsenen Griffel erfolgt, später aber apokarpe Nüßchen entstehen.

Die unterständige Teilfrucht, wie sie namentlich für Umbelliferae (Fig. 13, 4, 5, 7, 8) und viele Rubiaceae bezeichnend ist, hat man auch als Doppelachaene oder Hängefrucht (cremocarpium, diachaena, diachenium) bezeichnet. Die Ablösung der einsamigen Teilfrüchtchen, die gewöhnlich in der Zweizahl vorhanden sind, erfolgt hier stets aufsteigend und meist von einem Mittelsäulchen (Fig. 13, 4), das sich absteigend teilt. Doch kann letzteres auch fehlen wie bei Astrantia, Sanicula, Bifora und vielen Rubiaceae. Für die Unterscheidung der Umbelliferae wichtig ist die Ausbildung und Gestalt der an den einzelnen Teilfrüchtchen längs verlaufenden Rippen (jugae), von denen man 5 Hauptrippen (j. primariae, und zwar 1 auf dem Rücken, 2 an der Seite und 2 an der Innen- oder Fugenfläche) und 4 zwischen den Hauptrippen auf der Rückenfläche stehende Nebenrippen (j. secundariae) wahrnehmen kann. Zwischen den Rippen unterscheidet man die Tälchen (valleculae). Vielfach sind nur die einen oder die anderen Rippen ausgebildet, so nur die Hauptrippen (bei Carum [Fig. 13, 4, 5], Sium, Foeniculum, Astrantia, Aethusa) oder nur die Nebenrippen (bei Laserpitium [Fig. 13, 8], Margotia, Caucalis) oder beide zusammen wie bei Daucus (Fig. 13, 7), oder Rücken- und Seitenrippen (Seselineae). Manchmal fehlen die Rippen wie bei Coriandrum, Bifora. Die Rippen bilden gewöhnlich Kanten, oft aber auch Flügel (Pleurospermum, Laserpitium). Manchmal sind nur die 2 Seitenrippen flügelartig verbreitert wie bei Heracleum, Peucedanum, Thapsia. Auch findet man diese Seitenrippen bei Tordylium und Mala-

baila am Rande wulstförmig verdickt, bei Artedia gelappt und in Flügelchen zerteilt oder bei Pappea cappensis zierlich zerschlitzt. Auch noch andere Formen der Rippen kommen vor. So sind sie dick angeschwollen bei Prangos, Cachrys, Aethusa, Myrrhis, krauslappig und blasig bei Astrantia, mit Zacken, Borsten und Widerhaken versehen bei Sanicula, Cerefolium, Torilis, Turgenia, Daucus (Abb. 13, 7), Caucalis, länger behaart bei Pimpinella, Athamanta, Trachymene, endlich sind die Früchte auch in sehr lange Schnäbel ausgezogen bei Scandix. Das relativ weiche oder schwammige Perikarp zeigt namentlich im Gewebe der Tälchen schizogene Oelgänge, die Striemen (vittae; Fig. 13, 5, st) in für die einzelnen Gattungen sehr charakteristischer Zahl und Ausbildung; auch findet man Hohlräume in den Rippen oder am Rücken der Teilfrüchtchen wie bei Bowlesia.

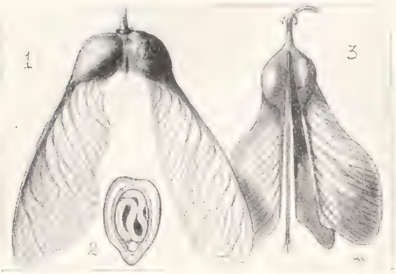


Fig. 14. 1 Teilfrüchte von Acer pseudoplatanus 2 eine Teilfrucht im Querschnitte, 3 Teilfrüchte von Thouinia ventricosa. 1 und 2 Original, 3 nach Radlkofer.

Unterständige Teilfrüchte zeigen auch viele Rubiaceae. Hier werden die Teilfrüchtchen oft steinfruchtartig wie bei Rubia. Bei Paederia, Aitchisonia u. a. springt zuerst das brüchige Exokarp ab, bevor sich die Steinkerne vom gespaltenen Fruchtträger abtrennen. Merkwürdig ist auch die Oeffnung der Frucht von Leptodermis. Hier springt der äußere Teil des aus 5 Fruchtblättern gebildeten Perikarps fünfklappig auf und entläßt die mit einem faserignetzigen Endokarp versehenen Samen. Auch bei den Rubiaceae sind Akzessorien an den Teilfrüchtchen häufig. Sie haben bei Asperula odorata und vielen Galium-Arten zahlreiche Widerhaken, bei Mericarpaea ausgezackte, widerhakige Flügel, bei Nenax 3 Flügelkanten an der Fugenfläche, bei Priva an derselben Fläche eine napfförmige Aushöhlung. Die Früchte von Callipaeltis cuccularia fallen mit einer Deckschuppe umhüllt ab.

g) Als **Becherfrucht** (discocarpium) bezeichnet man die aus einer Blüte entstehende, abfallende Frucht, in der aus apokarpen Monokarpien gebildete Schließfrüchtchen in verschiedener Weise, aber nicht durch die Perikarpien, gemeinsam verbunden sind. Der Unterschied gegenüber der Sammelschließfrucht liegt darin, daß die Becherfrucht aus apokarpen, stets gesonderten Fruchtblättern entsteht, gegenüber der ähnlichen Feigenfrucht darin, daß sie aus einer Blüte hervorgeht, gegenüber anderen Apokarpien in dem gemeinsamen Abfallen.

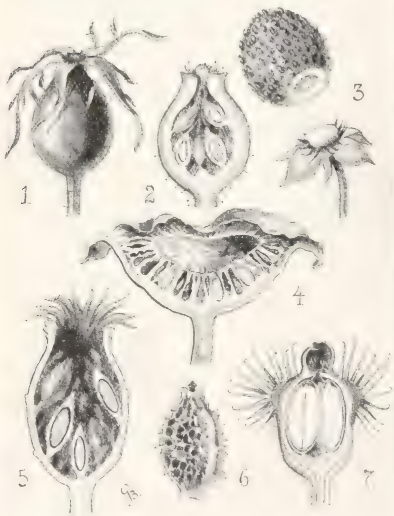


Fig. 15. Becherfrüchte von 1 und 2 Rosa damascena, 3 Fragaria vesca (vom nebenstehenden Fruchtboden abfallend), 4 Tambourisia quadrifida, 5 Calycanthus occidentalis, 6 Sanguisorba (Poterium), 7 Agrimonia odorata. — 2, 4, 5, 7 im Längsschnitte, 4, 5 verkleinert, 6, 7 vergrößert. 4 nach Baillon, das übrige Original.

Das verbindende Organ ist gewöhnlich die Blütenachse (hypanthium, discus), welche die Früchtchen oft völlig umhüllt und verschiedene Beschaffenheit annehmen kann. So wird sie bei vielen Rosaceae (Agrimonia [Fig. 15, 7], Sanguisorba [Fig. 15, 6]) knorpelig erhärtet oder trocken (Aremonia, Hagenia, auch bei Calycanthus [Fig. 15, 5]) oder sie wird fleischig und bildet ein rotes oder purpurn gefärbtes Fruchtfleisch um die Früchtchen, wie bei der Hagebutte der Gattung Rosa (Fig. 15, 1, 2). Hierbei können die 2 bis zahlreichen Früchtchen frei in der Höhlung des Hypanthiums stehen wie bei Rosaceae, Monimia, Calycanthus (Fig. 15, 2, 5, 7) oder die Früchtchen werden in die fleischige Blütenachse eingesenkt wie bei Tambourissa (Fig. 15, 4), Siparuna, Conuleum. Diese Einsenkung erfolgt gewöhnlich durch das zwischen den Früchtchen stattfindende Wachstum des Hypanthiums. Bei Eupomatia umschließt das fleischige Hypanthium mehrere mehrsamige apokarpe Beeren. Uebergänge dieser Fruchtform zu umhüllten, einfrüchtigen Einzelschließfrüchten sind bei Rosaceae, solche zu den aus Apokarpien hervorgehenden Sammelschließfrüchten bei Anonaceae und Monimiaceae vorhanden.

Anders entwickelt sich das bindende Fruchtfleisch bei den abfälligen „Erdbeeren" von Fragaria vesca (Fig. 15, 3), bei denen sich der zentrale Teil des Blütenbodens unter Ausbildung eines süßen Fruchtfleisches vergrößert, die Einzelnüßchen auf seiner Oberfläche in kleinen Grübchen trägt und mit denselben abfällt. Man hat diese Frucht auch als Kegelfrucht (conocarpium) bezeichnet. Noch anders ist das Bindemittel bei Coriaria. Hier werden 5 bis 8 apokarpe Nüßchen von den vergrößerten, fleischig gewordenen Blumenblättern beerenartig umhüllt und fallen mit dieser Hülle ab.

h) Die Sammelschließfrucht (polycarpium, syncarpium indehiscens, cleistocarpium syncarpum) entsteht aus einem Synkarpium (selten aus einem Apokarpium) und bleibt geschlossen. Sie ist eine der häufigsten Fruchtformen und läßt nach der Beschaffenheit der Fruchtwand 1. die Sammelnuß, Achäne (achaenium); 2. die Sammelsteinfrucht (pyrenarium); 3. die Sammelbeere (bacca) unterscheiden.

1. Die Sammelnuß, Achäne (achaenium, nux syncarpa, achaena, polyachaenium) ist eine geschlossen abfallende, aus 2 bis mehreren völlig verwachsenen Fruchtblättern einer Blüte gebildete Trockenfrucht, die ein trockenes, meist festes Perikarp besitzt.

Sie geht teils (als achaena, cypsela) aus einem unterständigen Fruchtknoten hervor, wie bei Compositae, Dipsaceae, Cupuliferae, teils (als caryopsis, nux) aus einem oberständigen, wie bei Gramineae, Cyperaceae, Palmae u. a. Das Perikarp ist zwar in den meisten Fällen trocken und fest, hin und wieder auch steinhart, aber es finden sich mannigfache Qualitätsveränderungen vor, namentlich sind Uebergänge zur Sammelsteinfrucht nicht selten. So wird die Fruchtwand oft schwammig oder sie ist zum Teil weich und von Fasern durchsetzt, wie bei manchen Palmen. Bei den Lepidocaryinae der letzteren, wie bei Raphia (Fig. 16), Mauritia u. a. zeigt die Frucht als „Panzerbeere" einen sehr harten Panzer von dicht dachziegelartig sich deckenden Schuppen und darunter ein als Fruchtfleisch ausgebildetes Mesokarp. Aehnlich verhalten sich die riesigen Sammelnüsse von Adansonia, bei denen die holzige Fruchtwand die von Fruchtbrei und Samen erfüllten Fächer umschließt. Dieser Fruchtbrei stammt wahrscheinlich von der Fruchtwand her. Die Sammelnuß ist meist einfächerig und einsamig, wenngleich sich bei den Compositae 2, bei den Gramineae und Cyperaceae 2 bis 3, bei den Polygonaceae 3 (Fig. 24, 2), bei den Dipsaceae 5 Fruchtblätter an der Fruchtbildung beteiligen. Oefters ist der Fruchtknoten zwar gefächert und die Fächer mit Samenanlagen versehen, aber nur ein Fach bildet einen Samen aus. Das ist der Fall bei Fraxinus und Ulmus, wo 2, bei Valerianaceae und Palmen, wo 3, und bei Cupuliferae (Fig. 24, 1), wo 2 bis 12 Fächer im Fruchtknoten vorhanden sind. Es gibt aber auch mehrsamige Sammelnüsse. So besitzen manche Palmennüsse 3 Samen, wie Zalacca, die Linden- (Tilia-) Früchte bis 5 Samen.

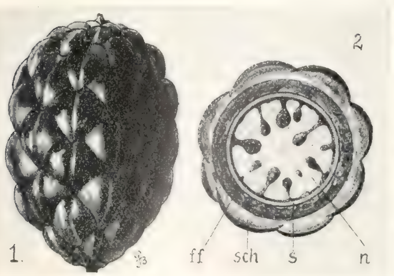


Fig. 16. 1 Panzerbeere von Raphia ruffia, 2 im Querschnitte. $^1/_2$ natürlicher Größe. ff Fruchtfleisch, n Nährgewebe, s Same, sch Schuppen der Fruchtwand. Original.

Akzessorien mannigfachster Art sind bei der Sammelnuß sehr häufig. Flügelbildungen sind sehr verbreitet. Die Früchte von Ulmus, Ptelea, Peltaria, Oxyria, Corispermum, Betula (Fig. 10, 6) zeigen einen der Länge nach, die von Paliurus (Fig. 10, 7) einen der Quere nach rund um die Nuß verlaufenden Flügel. Bei Fraxinus (Fig. 10, 5) und Segueria steht der Flügel einseitig. Die Früchte von Petersia weisen 4, die vieler Combretaceae (Fig. 10, 9) 4 bis 5 Längs-, jene von Elvasia ebensoviele quere Flügel auf. An den Früchten von Heliocarpus strahlen ringsum zierliche Federborsten aus. Die Früchte von Calligonum sind mit oft baumförmig verästelten Borstenstacheln reichlich bedeckt. Dicht mit glänzenden Schuppen besetzt erscheinen die Früchte mancher Palmen, wie Calamus, Raphia (Fig. 16). Widerhaken sieht man an den Schließfrüchten von Circaea, Triumfetta und an den dreiflügeligen Nüssen von Erinocarpus, 4 Dornen an jenen von Pedalium, große Luftkammern in der Fruchtwand der geflügelten Früchte von Pterodiscus. Bei der im Wasser lebenden Trapella erhält die unterständige Nuß 5 schlanke, ungleich lange, an der Spitze hakenförmig gekrümmte Ankerborsten.

Umgewandelte Blütenhüllen und Hochblätter sind in Verbindung mit Sammelnüssen ebenfalls sehr häufig. Gewöhnlich bleibt der Kelch stehen und zeigt die mannigfaltigste Ausbildung. Bei den Compositae wird die Frucht meist durch den charakteristischen Haarkelch (pappus) gekrönt. Letzterer zeigt sich als Krönchen (Chrysanthemum), Schüppchen (Catananche, Xeranthemum), einfacher (Carduus) oder doppelter Haarkranz (Leontodon, Hedypnois), in Form von Federhaaren (Cirsium) oder als Widerhaken (Bidens, Fig. 17, 2). Zacken, Schüppchen, Drüsen bedecken überdies oft die Achänen und bei Tragopogon (Fig. 17, 1), Taraxacum, Chondrilla u. a. sind die Früchte auch in einen langen Schnabel ausgezogen, der die federigen oder haarigen Kelchborsten, zu einem Fallschirm vereint, trägt. Manchmal sind die Früchte der Compositae auch geflügelt, wie bei Verbesina, Silphium mit 2, bei Tripteris mit 3, bei Brachycome mit gelappten Flügeln. Bei Dimorphotheca und Calendula werden sie sichelförmig

gebogen und mit verschiedenen Stacheln und Haken bewehrt.

Aehnliche, von Haarkelchen gekrönte Früchte besitzen auch die Dipsaceae und Valerianaceae. So sieht man bei Scabiosa (Fig. 17, 4) 5, bei Callistemma 10 Kelchborsten, bei Pterocephalus 10 Federborsten, bei Cephalaria und



Fig. 17. Sammelnüsse von 1 Tragopon, 2 Bidens tripartita, 3 Valerianella coronata, 4 Scabiosa prolifera, 5 Eriophorum angustifolium, 6 Valeriana dioica. — 1 verkleinert, 2 bis 6 vergrößert. Original.

Dipsacus zierlich behaarte oder gezähnte Schüsselchen, bei Valeriana (Fig. 17, 6) und Centhranthus eine anfangs zierlich eingerollte Federkrone. Die 5 Kelchzähne anderer Schließfrüchte werden oft zu großen Flügeln, die sich bei Petraea, Dryobalanops, Kissenia nach aufwärts richten, bei Swintonia hingegen nach abwärts schlagen. Bei Dipterocarpus (Fig. 10, 4), Anisoptera, Lophira werden aber nur 2, bei Shorea, Pentacme nur 3 von den 5 Kelchzähnen zu Flügeln umgestaltet. Manchmal wird der ganze Kelch stark vergrößert, indem er bei Carphalea zu einer fünfzähnigen Scheibe, bei Phyllomelia radförmig, bei Plumbago trichterförmig erweitert wird; bei Valerianella wird er zu einem Krönchen, dessen Spitzen oft hakig werden (Fig. 17, 3). Auch Perianthien sind mit den Sammelnüssen verbunden. Bei Heleocharis, Scirpus treten als solche widerhakige Haare, bei Trichophorum, Eriophorum (Fig. 17, 5) lange Wollhaare auf. Knorpelig verdickt wird das Perianth bei Beta. Bei Salsola (Fig. 10, 8) und Kochia bilden die 5 stehenbleibenden Perianthblätter am Rücken querstehende, lappige, zierlich gestreifte Flügel, bei Bassia an dieser Stelle je einen kräftigen Dorn aus. Sehr auffällig ist auch das Fruchtperianth der Ampfer-Arten (Rumex). Drei von dessen Blättern werden zu breiten, aufrechten Flügeln vergrößert (R. alpinus, R. aquaticus, R. acetosa), die oft rot gefärbte Schwielen (calli) tragen (R. crispus), oder äußerst verschiedene Klettvorrichtungen besitzen wie gezackte Ränder (R. obtusifolius), lange Borstenzähne (R. maritimus), Stacheln (R. pulcher), Widerhaken (R. bucephalophorus) u. dgl.

Zwei verwachsene Vorblätter umgeben gehäuseartig die Sammelnuß der Dipsaceae. Der Rand derselben läuft gewöhnlich in Zähne aus oder verbreitert sich zu einem zierlichen Kragen wie bei Scabiosa (Fig. 17, 4). Bei Carex laufen die Spitzen dieser 2 zu einem Schlauche vereinigten Vorblätter in 2 oft rauhzackige Zähne aus. Auch bei Atriplex umgeben 2 oft mit Zacken und Zähnen versehene, flügelartige Vorblätter das Nüßchen.

Sehr eigentümlich ist die Verbindung der einsamigen Sammelnuß mit einer Deck- und einer Vorspelze bei den Gräsern (Gramineae). Hier wird die Frucht von den 2 genannten, mannigfach zur Verbreitung ausgerüsteten und gewöhnlich mehr oder minder sklerenchymatisch erhärteten Spelzen völlig umhüllt und fällt meist mit diesen ab; seltener fällt die Frucht aus denselben heraus wie beim Mais, bei Secale (Fig. 23, 7). Man hat diese umhüllte Frucht auch als Grasfrucht (caryopsis, seminium) bezeichnet. Als Verbreitungsmittel tragen die Spelzen lange, rauhzackige Borsten, sogenannte Grannen (aristae), welche die verlängerte Blattspitze darstellen. Manchmal sind diese Grannen scheinbar in der Mitte oder am Grunde der Spelze eingefügt (Avenaceae), hin und wieder zierlich federig (Stipa, Fig. 10, 12) oder dreiteilig (Aristida). Viele Spelzen tragen auch Widerhaken (Tragus, Cenchrus), die der Gattung Setaria auch ein Stück der Blütenstandsachse, die mit zackigen Borsten besetzt ist. Bei Coix wird die Grasfrucht überdies noch von einem porzellanartig erhärteten Deckblatte umhüllt. Auch Compositenfrüchte fallen von Deckschuppen gestützt oder umhüllt ab, so bei



Fig. 18. 1 Sammelnuß von Quercus robur, 2 von Quercus javensis, 3 von Corylus avellana, 4 Fruchtstand von Fagus silvatica und 5 von Castanea sativa, beide sich öffnend, 6 Sammelnuß von Carpinus betulus. — 2, 4, 5 verkleinert. Original.

Scolymus, Berlandiera, Lindheimera. Bei Micropus, Stylocline, Montanoa sind diese Hüllschuppen reichlich wollhaarig. Noch interessanter gestaltet sind sie bei Lecocarpus, wo die Deckschuppe nicht nur die Frucht völlig einhüllt, sondern sie auch noch mit einem flügelartigen Kragen umgibt. Die Gattung Bougainvillea trägt ihre Sammelnüsse auf der Mitte einer breitovalen, flügelartigen Deckschuppe. Aehnlich ist die Verbindung der Sammelnuß mit einer Deckschuppe und 2 Vorblättern bei den Cupuliferae und bei Engelhardtia. Hier wird die Frucht von einem ganzrandigen (Ostrya) oder dreilappigen Flügelanhang (Carpinus, Fig. 18, 6; Engelhardtia) einseitig gestützt. Bei anderen bildet sich am Grunde der Sammelnuß ein Fruchtbecher (cupula, calybium) aus, und zwar entweder als eine krautige, becher- oder röhrenförmige, am Rande zerschlitzte Hülle, wie bei der Hasenuß (Corylus, Fig. 18, 3), oder als ein mehr oder minder verholzter Becher, wie bei der Eichel (glans), der Frucht der Eichen (Quercus, Fig. 18, 1 und 2). Dieser Becher, der ein beschupptes Achsenorgan darstellt, trägt sehr verschieden ausgebildete Schuppen (Qu. robur, Fig. 18, 1), die oft in Stacheln ausgezogen sind (Qu. cerris, Qu. vallonea) oder konzentrisch angeordnete Lamellen (Qu. lamellosa, Qu. javensis, [Fig. 18,2], Pasania) bilden. Nicht unähnlich der Cupula ist auch die stacheltragende Hülle um die Frucht von Ambrosia. Besondere Akzessorien zeigen sich noch an anderen Früchten. Mit Zacken versehene Blütenstiele umrollen die Nüßchen von Vaillantia und fallen mit denselben ab. Bei Anacardium wird der birnförmig angeschwollene Blütenstiel zu genießbarem Fruchtfleisch (Figur s. Bd. VII, S. 225). Eine ähnliche Anschwellung zeigt sich an der Seite der Frucht von Anisomallon. Auch die Gattung Exocarpus zeigt fleischig werdende, durch ihre Farbe auffällige Blütenstiele. Noch interessanter sind die sogenannten Anthokarpien von Mirabilis. Hier bleibt der untere Teil der stieltellerförmigen Blume stehen, erhärtet und ersetzt als derbe Fruchtschale das Perikarp. Bei Broussonetia zeigt sich durch das Fleischigwerden des Perianths und dessen teilweise Verwachsung ein Uebergang zu den Sorokarpien. Mit saftig verdickten Perianthzipfeln umgeben sich aber die Nüßchen der Schoberia-Arten und als ein rotes, saftiges Fruchtfleisch fungiert die Blütenhülle bei Blitum capitatum und B. virgatum.

2. Die Sammelsteinfrucht oder Sammelsteinbeere (nuculanium, pyrenarium, drupa syncarpa), eine sehr häufige Fruchtform, ist eine aus einem Synkarpium, seltener aus einem Apokarpium entstehende Sammelschließfrucht mit saftig-fleischiger äußerer und trockener, meist fester innerer Schichte der Fruchtwand, dem Steinkerne (putamen, Abb. 19, st). Doch sind beide Schichten den mannigfachsten Variationen unterworfen.

So wird das Fruchtfleisch oft schwammig und von Fasern durchsetzt, wodurch Uebergänge zu den Sammelnüssen entstehen wie bei Caryocar, Matisia, Cocos (Fig. 24, 10) und die harte innere Schichte des Perikarps, die aus dem Endokarpium und aus Teilen des Mesokarpiums besteht, wird bald faserig, manchmal dünn und pergamentartig wie bei der Apfelfrucht (Fig. 19, 3), Coffea oder sie gliedert sich in mehrere Schichten wie bei Cerbera u. a. Bei manchen Sammelsteinfrüchten springt der fleischige Teil des Perikarps vom geschlossen bleibenden Steinkerne ab. Solche Früchte sind die Walnüsse (trymae, Fig. 19, 4 und 5). Die Ablösung des Fruchtfleisches (hier naucum genannt) erfolgt entweder ganz unregelmäßig (Juglans, [Fig. 19,4], Martynia) oder mit 4 Klappen wie bei den Hickory-Nüssen (Carya).

Die Sammelsteinfrucht, die meist aus oberständigem, seltener aus unterständigem Fruchtknoten (z. B. bei den Pomaceae. Juglans) hervorgeht, birgt entweder nur einen Steinkern oder sie ist mehrsteinig, wobei jeder Steinkern einen oder zwei, seltener mehr Samen einschließen kann. Einsteinig sind z. B. die Früchte vieler Palmen, so von Areca (mit einem faserigen Kerne), und Cocos (mit einem drei Keimlöcher zeigenden



Fig. 19. 1 Sammelsteinfrucht von Mespilus germanica, 2 Einzelsteinfrucht von Prunus avium, 3 Apfelfrucht von Malus communis, 4 Sammelsteinfrucht von Juglans regia, das Fruchtfleisch abspringend, 5 dieselbe geschlossen. 2, 3 im Längs-, 1, 5 im Querschnitte, 1 und 3 bis 5 verkleinert. fl Fruchtfleisch, k Kerngehäuse, s Same, st Steinkern. Original.

Steinkerne und schwammig-faserigem Fruchtfleische, das als Schwimmgewebe dienen kann, Fig. 24, 10), die bis 10 kg schweren Früchte von Lodoicea mit riesigem, zweilappigem Steinkerne, von Barringtonia (mit schwimmfähigem, schwammigem, äußerem Perikarpteile), die Früchte von Juglans Celtis, Mangifera (Figur s. Bd. VII, S. 225), Viburnum (nur ein Fach von dreien fruchtbar), vieler Erythroxyleae u. a. Zwei Steine besitzen die Früchte des Weißdorns (Crataegus oxyacantha), von Coffea, Citharexylum, bis 3 Rhamnus, manche Palmen, bis 4 viele Rhamnaceae, auch der Mammeiapfel (Mammea americana), 4 Ilex, Daranta, 2 bis 5 Psychotria, Cotoneaster, viele Araliaceae, 3 bis 5 Sambucus, 2 bis 9 Empetrum, 5 Mespilus (Fig. 19, 1), zahlreiche Steine Timoneus, Geunsia, Plerandra und andere Araliaceae. Hingegen besitzen der Steinkern von Berberis und Cornus, sowie die Steinkerne vieler Verbenaceae (Daranta, Citharexylum) und einiger Asperifoliae (Ehretia, Heliotropium) je zwei Samen. Drei Samen zeigt der Steinkern von Canarium, Zizyphus, 4 der von Tectona, Vitex, bis 5 jener von Elaeocarpus, Davidia, bis 6 der von Vangueria und Attalea-Arten; noch mehr Samen bergen die Steinkerne von Pandanus, Guettardia und Hugonia. Die Außenseite des Steinkerns ist bald glatt, bald rauh oder faserig; Rippen und Flügel zeigt sie bei Nissa-Arten; merkwürdig kronenförmig gelappt ist der mehrsamige Steinkern von Guettarda. Interessant sind auch die nach innen gerichteten Wucherungen des Steinkerns bei Juglans (Fig. 19, 5) und Carya, durch welche die Fächer gekammert und der Same lappenförmig zerschnitten wird.

Zu den Sammelsteinfrüchten gehört auch die Apfelfrucht (pomum). Der Steinkern ist hier dünn und pergamentartig, oft von lederiger Beschaffenheit und umfaßt nur das Endokarp und wenige Schichten des Mesokarps und bildet ein zwei- bis fünffächeriges Gehäuse (Kerngehäuse, antrum). Hierzu gehören der Apfel (Malus, Fig. 19, 3), die Birne (Pirus), Vogelkirsche (Sorbus), Quitte (Cydonia), die japanische Mispel (Eriobothrya japonica) und die Früchte anderer Pomaceae. Manchmal sind zerstreute Sklerenchymnester auch im Mesokarp dieser Früchte zu finden wie bei der Birne; auch gibt es mancherlei Uebergänge zu festen Steinkernen.

In eigentümlicher Weise bilden sich die Sammelsteinfrüchte bei einigen Rosaceae. So hat die Gattung Rubus apokarpe und monokarpe Fruchtknoten, deren Fruchtwand steinfruchtartig wird. Die einzelnen Steinfrüchtchen verbinden sich nun mehr oder minder miteinander zu einer Sammelsteinfrucht (manche Him- und Brombeeren), die abfällt. Da jedoch vielfach die Einzelsteinfrüchte bei Rubus-Arten einzeln abfallen, sind Uebergänge zu den apokarpen Einzelsteinfrüchten vorhanden.

Akzessorien an Sammelsteinfrüchten sind selten. So hat die Frucht von Myodocarpus zwei Flügel an ihrem Grunde. Eine Behaarung sieht man an jenen von Tectona. Hin und wieder bleibt der vergrößerte Kelch als Schutzhülle stehen wie bei Tectona, Cordia, Ehretia, wobei er bei Alberta, Nematostylis auch Flügel erhält. Die zweihörnigen, steinfruchtartigen, sich nur wenig an der Spitze öffnenden Kapseln von Martynia und Proboscidea (Fig. 9, 2 und 3) stellen einen Uebergang der Sammelsteinfrucht zur Kapsel dar.

3. Die Sammelbeere (bacca, syncarpium baccatum) hat eine saftig-fleischige Fruchtwand.

Eine aus einem oberständigen Synkarpium hervorgehende Beere hat man uva genannt. Sie vereinigt bei Vitis, Solanum, Atropa (Fig. 20, Fig. 4 und 5), Strychnos 2, bei Araceae und Smilaceae, Phoenix (Fig. 20, 6 und 7) 3, bei Paris 4, bei Carica bis 5, bei anderen viele Fruchtblätter, so 5 bis 12 bei Sapotaceae, wie bei Achras (Fig. 20, 3), Mimusops, Chrysophyllum und bei Actinidia, Diospyros, 8 bis 16 bei Aegle. Die unterständige Beere nannte man bacca. Sie entsteht bei vielen Rubiaceae, Ribes (Fig. 20, 1 und 2) aus 2, bei Musa, Lonicera aus 3, bei Vaccinium aus 4 bis 5, bei Psidium, Jambosa aus 5, bei Cucurbitaceae aus 3 bis 5, bei Cactaceae aus 3 bis vielen Fruchtblättern. Die Größe der Sammelbeere schwankt außerordentlich. Sehr große Beeren zeigen die Crescentieae und bis zu einen Zentner schwer werden die Kürbisse (Cucurbita). Nur hin und wieder ist die Sammelbeere einsamig wie bei der Dattel (Phoenix dactylifera; Fig. 20, 6 und 7), meist ist sie mehrsamig, oft vielsamig wie bei der



Fig. 20. Beeren. 1 und 2 Ribes grossularia, 3 Achras sapota, 4 und 5 Atropa belladonna, 6 und 7 Phoenix dactylifera. 2, 3, 5, 7 im Querschnitte, 3, 6 verkleinert. fl Fruchtfleisch, n Nährgewebe, s Same. Original.

Kakaofrucht (Theobroma cacao). Es können aber auch Sammelbeeren aus Apokarpien entstehen. Das ist der Fall bei Anona (Fig. s. VII, S. 222 bis 223), Rollinia, wo die einzelnen apokarpen Fruchtknoten zu einer fleischigen Masse verschmelzen, an deren Bildung auch die Blütenachse mehr oder minder beteiligt ist.

Das Perikarp ist gewöhnlich als saftigfleischiges, zuckerhaltiges Fruchtfleisch genießbar. So zeigen es die wertvollsten Früchte wie die Weinbeere (Vitis vinifera), die Johannis- und Stachelbeere (Ribes rubrum, R. grossularia, Fig. 20, 1, 2), die Heidel- und Preißelbeere (Vaccinium myrtillus und V. vitis idaea), die Frucht des Melonenbaumes (Carica papaya, Fig. s. VII, S. 223), die Sapota (Achras sapota, Fig. 20, 3), die Bananen (Musa-Arten), Melonen (Cucumis melo), Kaki (Diospyros kaki, Fig. s. VII, S. 217), Gujaven (Psidium-Arten, Fig. s. VII, S. 224), der Sternapfel (Chrysophyllum cainito u. a.), der Rosenapfel (Jambosa-Arten) Mangostan (Garcinia mangostana) usw. Die Fruchtwand wird jedoch mannigfachen anatomischen Veränderungen unterworfen. Das Exokarp ist zwar gewöhnlich zart und dünn, aber hin und wieder bildet es doch eine festere und derbere Schale und mit dem äußeren Teile des Mesokarps eine Art Rinde wie bei Aegle, Feronia und bei festerer Konsistenz zeigen sich dann Uebergänge zu Sammelnüssen wie bei Crescentia und Kigelia. Solcher Art ist auch die sogenannte **Kürbisfrucht**, **Pfebe** (pepo), die bei Cucurbita und Cucumis (Gurke, Melone) am schönsten ausgeprägt ist. Ferner sieht man ähnliches bei der Pomeranzenfrucht (hesperidium, aurantium, amphisarca), d. i. die Frucht der Citrus-Arten (Zitrone, Orange oder Apfelsine), bei der ein schwammiges, ölreiches Perikarp die meist zahlreichen Fruchtfächer (Spalten) umschließt, welche mit einem aus saftreichen Trichomen der Fruchtwand gebildeten, genießbaren Fruchtfleische erfüllt sind. Endlich ist auch der Granatapfel (balausta), die Frucht von Punica granatum, als eine Beere mit härterer Rinde zu bezeichnen, welche in zwei Stockwerken übereinander stehende, mit genießbarer, saftiger Pulpa erfüllte Fruchtfächer enthält.

Auch das Mesokarp kann Sklerenchymnester bergen. Solche Gruppen von Sklerenchymzellen sieht man am schönsten im Fruchtfleische von Omphalocarpum, oder es bildet sich eine dem Exokarp anliegende Sklerenchymschichte wie bei Piper (Abb. 24, 18). Endlich ist auch das Endokarp sklerenchymatisch wie bei Ribes, Capsicum u. a. Streng genommen würden solche Beeren schon zu den Steinfrüchten zu zählen sein.

Nicht nur durch diese festere Konsistenz des Fruchtfleisches erhält die Beere einen Schutz, sondern manchmal auch durch eine zackigstachelige Oberfläche wie bei der Frucht des Erdbeerbaumes (Arbutus), beim Durio (Durio zibethinus; Fig. s. VII, S. 224) und der Narasfrucht (Acanthosicyos horrida; Fig. s. VII, S. 225) oder durch steife Borsten (Clidemia, Ribes grossularia) und durch Sternhaare wie bei den Opuntien.

Wie bei allen fleischigen Früchten spielt auch der Kelch als deren Schutzmittel eine Rolle. Oft trägt er auch auffällige Farben wie bei den Schlutten (Physalis). Außer dem Fruchtfleische und der Pulpa (wie bei Citrus, Aegle, Musa) zeigen noch viele Beeren auch um die Samen fleischige und oft wohlschmeckende Arillusbildungen, so bei Garcinia mangostana, Lansium und anderen Meliaceae.

2. **Zusammengesetzte Früchte** (polyanthocarpia, fr. compositi). Charakter und Gliederung oben S. 381.

i) Der **Fruchthaufen** (sorocarpium, früher auch syncarpium genannt) wird durch die Verwachsung der Perikarpien der Früchte zweier oder mehrerer Blüten gebildet. Man kann bei der Verbindung der Früchte zweier Blüten von **Doppel-** oder **Zwillingsfrüchten** (dicarpia), bei der Verbindung der Fruchtknoten mehrerer Blüten von verwachsenen Früchten oder einem **Fruchthaufen** (sorosus) reden.

Doppelfrüchte kommen zufällig bei vielen Pflanzen vor. Auch verwachsene Früchte sieht man bei Kulturrassen, wie z. B. beim Paradiesapfel (Solanum lycopersicum). Manche Pflanzen haben aber immer derartige verwachsene Früchte, die meist Beeren oder Steinfrüchte, selten auch Streufrüchte darstellen. Den einfachsten Fall zeigen die Lonicera-Arten mit ihrer **Doppel-**

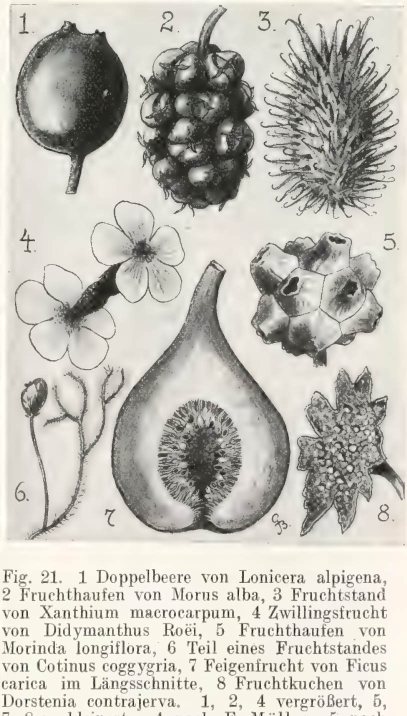


Fig. 21. 1 Doppelbeere von Lonicera alpigena, 2 Fruchthaufen von Morus alba, 3 Fruchtstand von Xanthium macrocarpum, 4 Zwillingsfrucht von Didymanthus Roëi, 5 Fruchthaufen von Morinda longiflora, 6 Teil eines Fruchtstandes von Cotinus coggygria, 7 Feigenfrucht von Ficus carica im Längsschnitte, 8 Fruchtkuchen von Dorstenia contrajerva. 1, 2, 4 vergrößert, 5, 7, 8 verkleinert. 4 nach F. Müller, 5 nach Schumann, das übrige Original.

beere (bibacca), die aus der Verschmelzung zweier dreifächeriger Synkarpien entsteht. Die Verschmelzung der beiden unterständigen Sammelbeeren ist bei manchen Lonicera-Arten (Fig. 21, 1) eine so vollständige, daß eine vollkommen kugelige Beere entsteht, die ihre Doppelnatur nur durch die zwei Ansatzstellen der Blumenkronen von außen erkennen läßt. Aehnlich ist auch die Verschmelzung der zwei vierfächerigen Fruchtknoten der unterständigen Steinfrucht von Mitchella. Bei Grubbia sind drei unterständige Fruchtknoten verbunden. Phytelephas zeigt hingegen sechs oder mehr aneinandergepreßte und verwachsene oberständige Beeren, jede mit 4 bis 6 großen Samen. Auch noch mehr Fruchtknoten können sich vereinigen. Bei Morinda verbinden sich die unterständigen Fruchtknoten zahlreicher Blüten zu einer oft morgensternartigen Steinfrucht (Fig. 21, 5). Cornus capitata und C. kousa zeigen auf solche Art erdbeerähnliche Früchte mit zahlreichen, zweisamigen Steinkernen. Sarcocephalus bildet genießbare, faustgroße, fleischige, außen grubige oder höckerige Kugeln aus, die aus den verschmolzenen, einfächerigen Fruchtblättern sehr zahlreicher Blüten hervorgehen. Auch die Gattung Meryta bildet oft faustgroße, manchmal gefelderte, fleischige Früchte, die aus ebenso vielen vielfächerigen Synkarpien entstanden sind. Bei der bekannten, durch Kultur entstandenen Ananas (Ananas sativa) verwachsen zahlreiche Beeren mit den fleischig werdenden Achsen und Deckschuppen zu einer gewaltigen, von grünen Deckblättern schopfig gekrönten, aromareichen Frucht. Bei Artocarpeae (Cudrania, Perebea, Artocarpus, dem Brotfruchtbaume, Fig. siehe VII, S. 223) verwachsen ebenfalls Deckschuppen und Blütenhüllen zu einer fleischigen Masse, welche die Nüßchen umhüllt. Manchmal werden die fleischigen Teile der Frucht nicht allein durch die Perikarpien und Achsenorgane der weiblichen Blüten, sondern auch durch jene der männlichen besorgt wie bei Brosimum.

Ausnahmsweise öffnen sich auch die verbundenen Synkarpien. Das ist der Fall bei Pomax und Opercularia, wo sich die verwachsenen unterständigen Früchte von 2 oder mehreren Blüten öffnen und zwar bei ersterer mit einem gemeinschaftlichen Deckel, bei letztgenannter Gattung jede Einzelfrucht mit eigenem, vom Kelche gekröntem Deckelchen. Es sind dies somit Synpyxidien. Zu den sich öffnenden Sorokarpien kann man auch die Frucht von Liquidambar rechnen, bei der die Perikarpien und Blütenhüllen zahlreicher in einem Köpfchen stehender Blüten verschmolzen sind, doch die Fruchtblattspitzen bei der Reife auseinanderklaffen.

k) Bei den Fruchtständen (desmocarpia, fr. compositi im engeren Sinne) bleiben die Früchte der Blüten frei, werden aber durch andere Organe derartig verbunden, daß sie gemeinsam abfallen.

Diese die Früchte verbindenden Organe können entweder Achsen, Blütenhüllen oder Hochblätter darstellen. Vielfach nehmen sie gemeinsam an der Bildung der Hülle teil. Niemals aber verschmelzen die Perikarpien. Fruchtstände, bei denen Achsenorgane (receptacula) die Bindung der Früchte der zusammentretenden Blüten übernehmen, werden zu Fruchtkuchen (coenocarpium, coenanthium), wenn die verbreiterte Blütenstandsachse (clinanthium, phoranthium) die Früchte auf ihrer Oberseite und zwar meistens eingesenkt trägt, oder zur Feigenfrucht (sycone, syconium), wenn sie die Früchtchen der Blüten in einem Hohlraume völlig einschließt.

Fruchtkuchen in mannigfachster Form (scheiben-, kreiselförmig, viereckig, zwei- bis dreischenkelig, mit Fransen versehen) sieht man bei Dorstenia (Fig. 21, 8), drei- bis vierlappige Fruchtkuchen bei Hulletia. Die Steinkerne werden an den Steinfrüchtchen von Dorstenia durch das knorpelige Fruchtfleisch herausgepreßt, so daß der Fruchtkuchen Nüßchen ausstreuen kann. Bei Castilloa tragen die scheibenförmigen Fruchtkuchen überdies noch fleischig werdende Blütenhüllen.

Feigenfrüchte zeigen die Feigenbäume (Ficus), bei denen der Blütenstandsboden die aus 1 bis 2 Fruchtblättern gebildeten, auf seiner Innenseite stehenden Nüßchen zahlreicher Blüten völlig umschließt (Fig. 21, 7). Bei den kultivierten Feigen (Ficus carica) wird das Receptakulum zu einem süßen Fruchtfleisch.

Wieder in anderer Weise erfolgt die Bildung des Desmokarpiums bei Laportea moroides, L. gigas. Hier schwellen die sich einkrümmenden Blütenstiele fleischig an, werden rot und schließen mit dem vorderen Teile ihrer konkaven unteren Seite je ein Monokarpium ein. Indem sich diese Blütenstiele in dem köpfchenförmigen Blütenstande zusammendrängen und teilweise verbinden, entsteht eine himbeerartige Frucht, die als solche abfallen kann.

Zu den durch Achsenorgane erzeugten Desmokarpien im weiteren Sinne gehören auch jene Fruchtstände, welche mit einer größeren Anzahl von Früchten beladen abfallen. Die Einrichtungen für den gemeinschaftlichen Transport der Früchte sind durch besondere Akzessorien gesichert. So zeigt die Gattung Hovenia fleischig werdende, ein genießbares Fruchtfleisch darbietende, verästelte Blütenstandachsen, deren Ausgliederungen die einzelnen Steinfrüchtchen tragen (Fig. s. VII, S. 224). Der Perückenbaum (Cotinus) besitzt Blütenrispen, deren Aeste sich nach der Blütezeit sehr verlängern und nur zu geringem Teile Schließfrüchte tragen, zumeist aber ohne Früchte eine federige Behaarung annehmen und mehr oder minder vereint abbrechen (Fig. 21, 6). Auch die mit einer großen Flugschuppe versehenen Fruchtstände der Linden (Tilia) sind hierher zu rechnen. Bei allen genannten Fruchtständen ist jedoch auch das Abbrechen einzelner Schließfrüchte möglich.

Als weiteres Bindemittel dient das Perianthium. Bei dem Maulbeerbaume (Morus) sind die aus 2 Fruchtblättern gebildeten, einsamigen Früchte der Fruchtähre zwar frei, werden aber von zwei Paaren angeschwollener Perianthblätter umhüllt, die ein süßes Fruchtfleisch enthalten (Fig. 21, 2). Da diese Perianthien, dicht aneinandergepreßt sind und mehr oder minder miteinander verwachsen, bilden sie die abfallende „Maulbeere". Aehnlich verhält sich Plecospermum, wo die Blütenhülle eine kugelige, fleischige Masse bildet, die 1 bis 2 Früchte enthält. Bei Maclura vereinigen sich überdies die in jeder

Blüte in der Vierzahl vorhandenen, fleischig werdenden Blätter der Blütenhülle mit der gleichbeschaffenen Achse des Blütenstandes zu einer großen, kugeligen, außen runzeligen, gelbgrüngefärbten Frucht. Sehr interessant sind auch die Doppelfrüchte von Didymanthus (Fig. 21, 4). Hier verbinden sich die Röhren zweier auseinanderfahrender Blütenhüllen nur am Grunde und umschließen dort je ein Nüßchen, während die erhärteten Röhren je einen radförmig ausgebreiteten, fünflappigen Flügelsaum tragen.

Wieder in anderen Fruchtständen sind es die Hüllschuppen (involucra), welche die Früchte mehrerer Blüten in sich vereinigen (Fruchtköpfe). Dazu gehören die von einer reichstacheligen, holziggewordenen Cupula völlig umhüllten Fruchtstände (früher calybia genannt) der Rotbuche (Fagus, Fig. 18, 4) und Castanea (Fig. 18, 5), welche bei ersterer zwei Schließfrüchte (Bucheckern), bei letzterer deren drei kapselartig umhüllt und erst nach dem Abfallen des Fruchtstandes meist vierklappig aufspringt. Dann sind hier einzureihen die Fruchtstände der Spitzklette (Xanthium, Fig. 21, 3), bei der die mit Widerhaken ausgerüsteten Köpfchenschuppen völlig verschmelzen, verholzen und meist zwei Früchte einschließen. Auch die Fruchtköpfe anderer Compositae kann man hier einstellen, wie die bekannten, mehrere Früchte enthaltenden Fruchtköpfchen der Klette (Arctium), deren Hüllschuppen in Widerhaken endigen. Auch sie fallen gewöhnlich geschlossen ab oder werden geschlossen von Tieren abgerissen.

Es kombinieren sich aber bei der Bindung der Früchte eines Blütenstandes auch Blütenstandsachsen mit Hochblättern. Bei manchen Amarantaceae vereinigen sich bestimmte Hochblätter des Blütenstandes in Stachel- oder Hakenbündeln wie bei Pupalia, oder in langen Haarbüscheln (Salta) und fallen mit den Fruchtständen ab. Bei Cometes und Lagoecia fallen die ein- bis dreifrüchtigen Fruchtstände mit fiederteiligen Hochblättern ab. Bei Pteranthus werden die Blütenstandachsen höherer Ordnung hohl aufgeblasen und tragen 1 bis 3 Früchte, welche von mehreren kurzen Aestchen umgeben werden, die mit widerhakigen Schuppen reich besetzt sind. Fedia scorpoides umschließt seine Früchte mit ausgehöhlten Stengelgliedern. Anders wieder verhalten sich einige Umbelliferae. Bei Echinophora verholzen die Strahlen der um die Fruchtblüte stehenden Staubblüten und der unfruchtbaren Blüten und bilden einen Kranz von ausgehöhlten Schuppen, die obendrein oft noch von dornig zugespitzten Kelchzipfeln gekrönt werden. Bei Theocarpus hingegen verwachsen sie mit der im Zentrum stehenden Frucht völlig und bilden eine morgensternartige Schließfrucht. Bei Juliana wird ebenfalls nur eine Blüte des Blütenstandes fruchtbar und von einer Kupula umgeben. Da die genannten Fruchtstände oft nur eine Frucht bergen, bilden sie einen Uebergang zu den umhüllten Einzelfrüchten.

Endlich muß man auch die Früchte jener Pflanzen hierher ziehen, die man als „Steppenläufer oder Windroller" bezeichnet. Bei diesen vertrocknet die ganze Pflanze nach der Fruchtreife, löst sich dann vom Boden und wird samt den verschieden gestalteten Früchte durch Windeskraft weiter entführt. Dazu gehören: Odontospermum pygmaeum, das seine Köpfchen erst bei eintretender Feuchtigkeit öffnet, bei Trockenheit aber wieder schließt, und die sogenannte Rose von Jericho (Anastatica hierochuntica), die ihre eingeschlagenen Aeste bei Feuchtigkeit ausbreitet und trocken wieder schließt. Aehnlich verhalten sich Plantago cretica, Salsola kali, Rapistrum perenne u. a.

II. Samenstände (spermatocarpia). Charakter obenstehend. (S. 381.)

Es gibt samenausstreuende und abfallende Samenstände. Zu ersteren gehört

l) der Zapfen (strobilus, conus) mit zahlreichen schraubig, gegenständig oder wirtelig angeordneten, voneinander gesonderten, verholzenden Deckschuppen, welche auf der Ober- oder Unterseite, auch oft in ihrer Achsel die öfters geflügelten Samen tragen wie bei Pinus (Fig. 22), Picea, Cupressus, bei den Cycadaceae

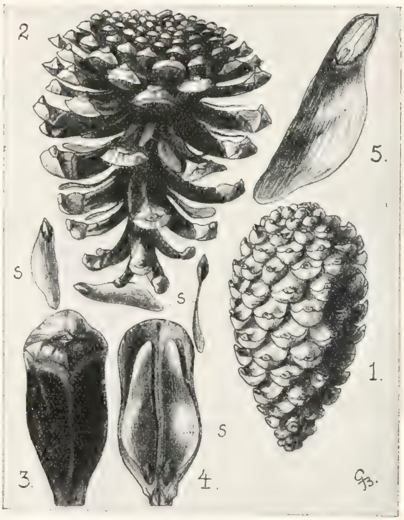


Fig. 22. Zapfen von Pinus nigra. 1 geschlossen, 2 geöffnet und die Samen s ausstreuend, 3 Zapfenschuppe von unten und 4 von oben gesehen, mit den 2 Samen s, 5 Same im Längsschnitt. 1, 2 verkleinert, 5 vergrößert. Original.

mit Ausnahme von Cycas. Die Mehrzahl der Zapfen streut durch Auseinanderspreizung der Deckschuppen die Samen aus (Fig. 22, 2); andere zerfallen völlig wie jene von Araucaria, Abies, Pinus pinea.

m) Anders ist der abfällige Beerenzapfen (galbulus), bei der Gattung Juniperus als Wacholderbeere bekannt, beschaffen. Hier verbinden sich die paarig oder zu drei wirtelig stehenden Deckschuppen des Zapfens völlig und bilden ein Fruchtfleisch aus, das bis drei hartschalige Samen einschließt (Fig. 26, 2). Manchmal

verwachsen auch die Schalen der Samen zu einer Art Steinkern wie bei J. drupacea. Auch bei der Gattung Phyllocladus werden die einen Samen umschließenden, schraubig angeordneten Deckschuppen samt der Zapfenachse fleischig und bilden eine beerenartige Frucht.

n) Endlich kann man auch bei Torreya und Cephalotaxus, wo der einzeln stehende Same von einem fleischigen Samenmantel völlig eingeschlossen wird, von einer beerenartigen Frucht (Samenbeere, arillocarpium) reden. Uebergänge dieser Fruchtform zu jenen Samen, die wie bei der Eibe (Taxus) mit einem offenen, becherartigen Samenmantel versehen sind (Fig. 26, 1), gibt es ebenfalls.

7. Die Verschiedenfrüchtigkeit (heterocarpia). Viele Pflanzen erzeugen nicht nur Früchte, die in der Anzahl der ausgebildeten Samen und nach Größe und Form variieren, sondern auch verschieden gebaute und biologisch verschiedenartig ausgerüstete Früchte.

So sieht man bei Atriplex hortensis und A. nitens dreierlei gleichwertige Schließfrüchte, und zwar aufrechte (größere lederbraune und kleinere schwarze), die von 2 flügelartig verbreiterten Hochblättern umhüllt werden, und kleinere, schwarze, wagrechte ohne diese Flugausrüstung. Bei Aethionema-Arten finden sich mehrsamige Schötchen und einsamige Nüßchen, bei Corydalis sect. Ceratocapnos letztere im unteren Teile neben Kapseln im oberen Teile der Fruchttraube. Bei Justicia heterocarpa beobachtet man normale, glatte Kapseln neben nicht aufspringenden, mit hakigen Stacheln versehenen Früchten. Aehnlich verhält sich Tragia volubilis. Eine derartige Heterokarpie kennt man auch auf verschiedenen Individuen derselben Art wie bei Macleya cordata, indem eine Pflanze Kapselfrüchte mit 3 bis 6 Samen, eine andere einsamige, rundliche Nüßchen erzeugt. Die Kultur verändert vielfach die ursprüngliche Fruchtform nicht nur nach Größe, Form und Qualität des Fruchtfleisches wie bei allen Obstsorten, Cerealien, sondern auch in morphologischer und biologischer Hinsicht, wie beim Gartenrettich (siehe Gliederschote), beim Mais (Zea), dessen wilde Stammpflanze nicht mehr aufzufinden ist. Ferner zeigen auch manche amphikarpe Pflanzen zweierlei Fruchtformen. Die oberirdischen (aërokarpen) Früchte bleiben normal und öffnen sich, die unterirdischen (geokarpen) hingegen, die meist aus kleistogamen Blüten hervorgehen, bilden Schließfrüchte mit gleichwertigen Samen. So bilden Amphicarpaea monoica, Vicia amphicarpa, Lathyrus sativus v. amphicarpus vielsamige Hülsen und ein- bis wenigsamige Nüßchen, Cardamine chenopodiifolia, Heterocarpus fernandezianus Schoten und Nüßchen. Eine ähnliche Verschiedenfrüchtigkeit zeigen auch Pflanzen mit chasmo- und kleistogamen Blüten wie verschiedene Arten von Viola und Oxalis. Typische Heterokarpie, verbunden mit verschiedener Ausrüstung für Wind- und Tierverbreitung zeigen auch die Blüten zahlreicher Compositae in einem und demselben Fruchtköpfchen. Flügel- und Hakenfrüchte treten auf bei Calendula, Dimorphotheca, Heterospermum, Sanvitalia, Synedrella u. a. Bei anderen Gattungen sind die Pappus-Bildungen an den Früchten verschieden oder es gibt pappusgekrönte Früchte und solche ohne Kelch (Heterotheca, Heteropappus), ferner Früchte mit oder ohne Schnäbel usw.

2. Der Same.

1. Begriff. 2. Bestandteile. 3. Gestalt, Größe, Zahl. 4. Samenstiel. 5. Samenschale. 6. Akzessorien. 7. Samenkern. 8. Keim. 9. Nährgewebe. 10. Reservestoffe. 11. Keimkraft.

1. Begriff. Der Same (semen, sperma) ist der von der Pflanze abfallende, mit besonderen Hüllen und Nährstoffen vesehene Keim. Er stellt die junge, noch unentwickelte Samenpflanze dar, dient allen Samenpflanzen zur normalen Fortpflanzung und entsteht aus den umgewandelten Samenanlagen und zwar bei den bedecktsamigen Pflanzen (Angiospermae) innerhalb der Frucht, bei den nacktsamigen (Gymnospermae) auch

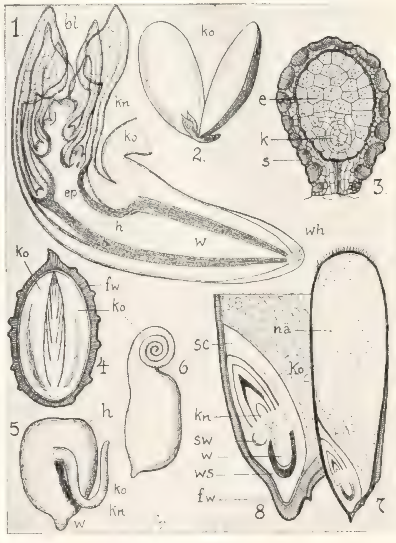


Fig. 23. 1 Keimling von Vicia faba, 2 Same von Phaseolus nach Entfernung der Samenschale, auseinander gebreitet, 3 Same von Orobanche, 4 Frucht von Ceratophyllum submersum, 5 Keimling von Zostera marina und 6 von Althenia filiformis, 7 Schließfrucht von Secale cereale, 8 der Keimling derselben größer. 1, 3, 4, 7, 8 im Längsschnitte. 1, 3 bis 8 vergrößert. bl Blätter, e Endosperm, ep epikotyles und h hypokotyles Stengelglied, fw Fruchtwand, ko Keimblätter, kn Knöspchen, nä Nährgewebe, s Samenschale, sc Schildchen, sw Seitenwurzel, w Wurzel, wh Wurzelhaube, ws Wurzelscheide. 3 nach L. Koch, 6 nach Prillieux, das übrige Original.

ohne in einem Fruchtgehäuse eingeschlossen zu sein.

2. **Bestandteile.** Der wesentliche Teil des Samens ist der Keim oder Keimling (embryo), der entweder auf geschlechtlichem Wege aus der Eizelle durch Sexokarpie, oder ungeschlechtlich aus anderen Zellen innerhalb der Samenanlage durch Parthenokarpie entstanden sein kann. Er stellt die junge Samenpflanze dar, deren Entwickelungsstufe von wenigen Zellen (Orchidaceae, Fig. 5, 3k, Orobanche, Fig. 23, 3k) bis zu einem mit Bildungsgeweben ausgerüsteten Pflänzchen vorgeschritten sein kann, das Wurzel, Stengel und Blätter trägt (Papilionaceae, Fig. 23, 1, 2). Die zarte, jugendliche Beschaffenheit des Keimes erfordert ein Schutzorgan in Form einer festeren Hülle. Das ist die Samenschale (testa, spermothece), welche aus den Integumenten der Samenanlage hervorgeht. Alles, was die Samenschale umschließt, nennt man den Samenkern (nucleus oder nucellus seminalis). Samen ohne Keim oder mit verkümmertem nennt man taube. Da der Samen aus der Samenanlage entsteht, gelten für alle seine Teile und für dessen Stellung innerhalb der Frucht die gleichen Bezeichnungen (s. „Samenanlage"). Ein Samenstiel (funiculus), der dem Nabelstrange entspricht, ist ebenfalls an den Samen oft wahrzunehmen.

3. **Gestalt, Größe, Zahl.** Die Gestalt der Samen richtet sich ganz nach der Gestalt des Samenkernes und des Keimes. Die Größe schwankt außerordentlich von der eines kleinen Staubkornes bis zu dem riesigen Samen der Palmen, der bei Lodoicea 8 bis 9 kg schwer wird und ein Dezennium zur Entwickelung bedarf. Im spezifischen Gewichte der Samen, das 0,3 bis 1,4 beträgt, ergeben sich geringe Unterschiede. Die Zahl der in einer Frucht und der überhaupt von der Pflanze erzeugten Samen ist außerordentlich wechselnd. Manche Früchte erzeugen nur einen Samen (Gramineae, Cyperaceae, Compositae), wieder andere eine Unzahl derselben, wie die Kapsel der Orchidaceae. Die geringe Anzahl der Samen in der Frucht wird aber gewöhnlich durch die große Zahl der Früchte ausgeglichen (Compositae, Gräser). Einjährige Gewächse er-

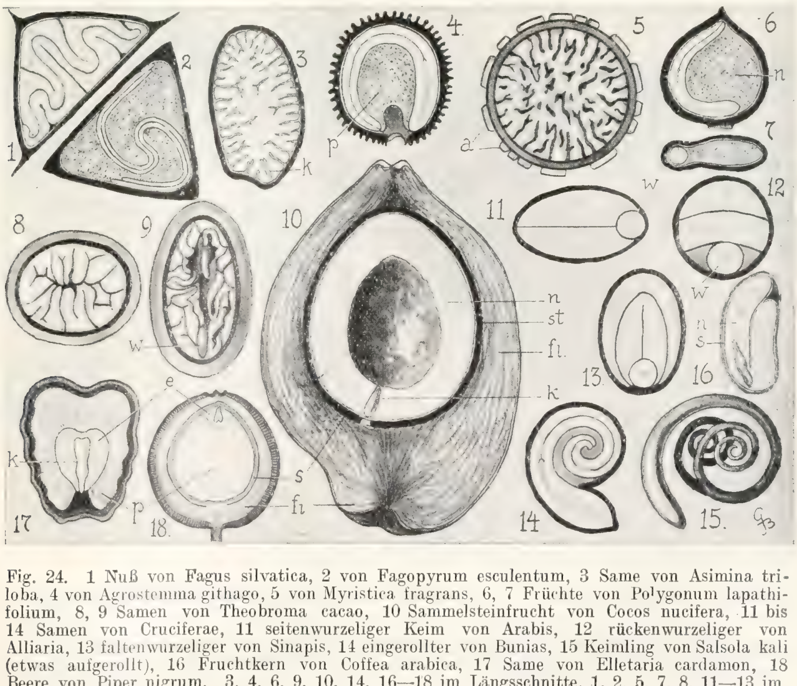


Fig. 24. 1 Nuß von Fagus silvatica, 2 von Fagopyrum esculentum, 3 Same von Asimina triloba, 4 von Agrostemma githago, 5 von Myristica fragrans, 6, 7 Früchte von Polygonum lapathifolium, 8, 9 Samen von Theobroma cacao, 10 Sammelsteinfrucht von Cocos nucifera, 11 bis 14 Samen von Cruciferae, 11 seitenwurzeliger Keim von Arabis, 12 rückenwurzeliger von Alliaria, 13 faltenwurzeliger von Sinapis, 14 eingerollter von Bunias, 15 Keimling von Salsola kali (etwas aufgerollt), 16 Fruchtkern von Coffea arabica, 17 Same von Elletaria cardamon, 18 Beere von Piper nigrum. 3, 4, 6, 9, 10, 14, 16—18 im Längsschnitte, 1, 2, 5, 7, 8, 11—13 im Querschnitte, 1 bis 4, 6 bis 9, 11 bis 18 vergrößert, 10 verkleinert. Original.

zeugen zumeist enorme Mengen von Samen.

4. **Samenstiel.** Der Samenstiel (Nabelstrang, funiculus) spielt als gewöhnlich trockener Gewebestrang meist nur eine untergeordnete Rolle. Selten verlängert er sich wie bei den Cruciferae (Fig. 4, 2, 3) und wird oberhalb der Schraubengefäße dehnbar (Amarantus, Glinus, Cerastium, Zanthoxylon; Fig. 1, 9) und der oft an ihm pendelnde Same wird so besser der Windverbreitung ausgesetzt wie bei Magnolia, Eremurus (Fig. 4, 4 s). Wichtiger für die Samenverbreitung sind an ihm sich bildende Akzessorien (s. dort). Manchmal ist der Samenstiel auch behaart (Canna, Fagus).

5. **Die Samenschale.** Die Samenschale (testa, spermothece) fehlt nur wenigen Samen, wie jenen der Santalaceae, Loranthaceae, vieler Balanophoraceae. Die Stärke ihrer Ausbildung hängt von der Mächtigkeit der Fruchtwand ab (s. diese). Die ablösbaren, äußeren Teile werden als Schale (epispermium), die inneren, morphologisch sehr verschiedenwertiges darstellend, als Kernhaut oder Schelfe (endopleura, tegmen) bezeichnet. Aeußerlich erkennt man an der Samenschale der aus Streufrüchten stammenden Samen stets den Nabel (hilum, umbilicus), die Ablösungsstelle, und auch den meist punktförmigen Keim- oder Samenmund (cicatricula), der der Mikropyle entspricht und unter dem stets die Wurzelspitze des Keimes sich befindet, manchmal auch die Samenschwiele (spermotylium), die frühere Chalaza.

Der punkt- oder strichförmige Nabel, durch den gewöhnlich die Wasseraufnahme des keimenden Samens erfolgt, ist die Abrißstelle der Leitbündel, die zur Zufuhr der Nährstoffe für den Samen dienten. Oft wird der Nabel von auffällig gefärbten Flecken (Nabelfleck, macula hilaris) umgeben wie bei vielen Leguminosae (Abrus, Abb. 26, 7, 8) oder der Roßkastanie. Bei krummläufigen Samen läuft der Nabel oft um den Samen herum (Vicia, Physostigma, Abb. 26, 9 n, Mucuna). Hin und wieder wird der Nabel auch noch von warzenförmigen Resten des Samenstieles bedeckt wie bei Dolichos, Phaseolus, Koelreuteria.

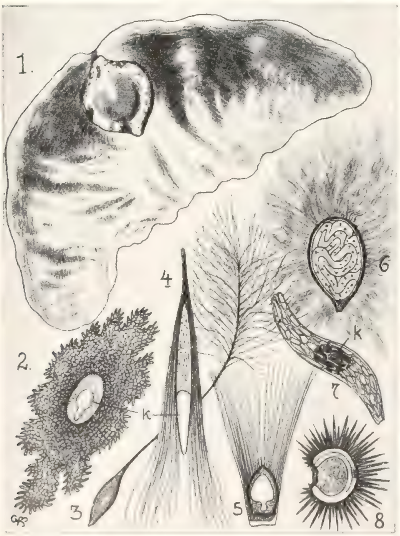


Fig. 25. Samen. 1 Zanonia macrocarpa, 2 Cinchona calisaya, 3 Strophanthus, 4 Tillandsia, 5 Salix, 6 Gossypium, 7 Pirola, 8 Heliosperma alpestre. 2, 4—6, 8 im Längsschnitte, 1 verkleinert, 2, 4, 5, 7, 8 vergrößert, k Keimling. Original.



Fig. 26. 1 Same mit Samenmantel von Taxus baccata, 2 Beerenzapfen von Juniperus communis, 3 Frucht und 4 Same von Myristica fragrans, 5 Same von Ricinus communis, 6 von Corydalis cava, 7, 8 von Abrus precatorius, 9 von Physostigma venosum, 10 Nuß von Litchi chinensis, 11 Same von Chelidonium majus, 12 von Ravenala madagascariensis, 13, 14 von Polygala vulgaris, 15, 16 von Asarum europaeum. 1, 3, 6, 10, 11, 14, 15 im Längsschnitte, 2, 16 im Querschnitte, 1, 2, 5 bis 8, 11 bis 16 vergrößert, 3, 4, 9, 10 verkleinert. a Samenmantel, c Samenschwiele, cr Samenkamm, k Keimling, n Nabel, s Same, st Fadenschwiele. Original.

Anatomie der Samenschale. Bei vielen Schließfrüchten besteht die Samenschale nur aus einer oder zwei Zellagen nicht oder wenig verdickter Zellen (Compositae, Umbelliferae, Gramineae u. a. vgl. Fig. 28, 8, 10). Diese können manchmal den Samen locker umschließen, — wodurch sogenannte feilspähneartige Samen (s. scobiformia) entstehen wie bei den Orchidaceae (Fig. 5, 3), Orobanchaceae (Fig. 23, 3), Nepenthaceae, Pirola (Fig. 25, 7), Parnassia, — oder sich haarförmig zerschlitzen (viele Bromeliaceae, Fig. 25, 4). Wenn die Samenschale aber kräftiger entwickelt ist, zeigt sie zum Schutze des Samenkerns eine Hartschichte (h in Fig. 27, 28) aus sklerenchymatischen Zellen und eine der Wasserzufuhr bei der Keimung dienende, aus lockerem Parenchym bestehende Quellschichte, in der die Leitbündel der Samenschale (Raphe) verlaufen und sich auch besondere Farbstoffzellen (Pigmentschichte) einlagern können. Die Hartschichte besteht oft nur aus einer, an der Außenseite befindlichen Lage nach außen stark verdickter Oberhautzellen (Saponaria, Agrostemma (Fig. 27, 3), Thlaspi (Fig. 27, 4), Capsicum (Fig. 27, 8), die bei Nicotiana Fig. 27, 9) und Hyoscyamus (Fig. 27, 7) auch nach innen stärker verdickt vorgefunden werden; bei vielen Samen aber sind deren Zellen mit schnell verschleimenden und aufquellenden Verdickungsschichten ausgerüstet wie bei Linum (Fig. 28, 9), Sinapis, Raphanus, Brassica (Fig. 28, 5, 6), Pirus (Fig. 28, 7), Cydonia, Plantago (Fig. 28, 12), Cuscuta u. a. Manchmal besitzen diese Schleimzellen zierliche, schraubenförmige Verdickungen, die jedoch nicht quellfähig sind und nur durch die bei der Wasseraufnahme entstehende Gallerte auseinandergezogen werden wie bei Collomia (Fig, 28, 3, 4), Hydrocharis. Streifige Gliederhaare besitzt die Schleimhülle bei Stratiotes (Fig. 28, 1, 2). Aus manchen dieser Schleimzellen treten bei Wasseraufnahme zierliche Schleimfäden aus wie bei Lythrum, Cuphea, Capsella, Camelina (Fig. 28, 11). Die kräftigsten Samenschalen zeigen die Leguminosae (Fig. 27, 1, 2), Malvaceae (Fig. 27, 12) und Cucurbitaceae (Fig. 27, 11), deren Samen oft mehrere Lagen von Sklerenchymzellen besitzen, von denen die äußerste als palisadenartig gestreckte, zierlich porös verdickte Elemente, die überdies noch mit starker Cuticula bedeckt sind, dem Samenkerne einen weitreichenden Schutz gewähren. Auch sehr feste, durchwegs sklerenchymatische Samenschalen finden sich vor wie bei Aesculus, Bertholletia, Pangium und vielen Palmen. In der Schließfrucht von Lolium temulentum zeigt sich an Stelle der Testa manchmal ein Gewebe aus Pilzzellen. Eine steinfruchtartige, in ein äußeres Samenfleisch und eine innere Hartschichte getrennte Samenschale besitzen die

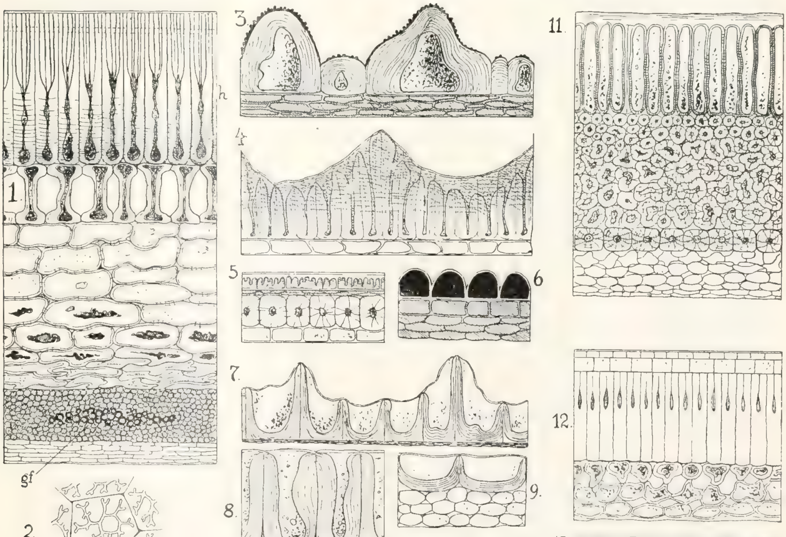


Fig. 27. Samenschalen. 1, 2 Vicia faba, 1 Querschnitt der Samenschale und 2 durch eine Zelle der Hartschichte (h), 3 bis 13 Samenschalen in Querschnitten, 3 Agrostemma githago, 4 Thlaspi arvense, 5 Reseda odorata, 6 Anthericum ramosum, 7 Hyoscyamus niger, 8 Capsicum longum, 9 Nicotiana rustica, 10 Polygonum tataricum, 11 Citrullus vulgaris, 12 Althaea rosea, 13 Fritillaria imperialis. gf Gefäßbündel. Alles vergrößert. Original.

Samen von Cycas, Gingko, Vitis, Theobroma (Fig. 24, 8, 9), Punica, Ribes (Fig. 20, 2) und auch jene von Oxalis, wo die äußere knorpelige Schichte der Samenschale sich spaltet und den mit harter Innenschichte bekleideten Samen ausschnellt. Auch bei Banksia-Arten kommt es zu einer Abtrennung der äußeren flügelartigen Schalenschichte. Bei manchen Samen wie bei Lemna, Nymphaea, Pistia werden an dem Samenmunde besondere Gewebe ausgebildet, die als Deckelchen (operculum) von der auskeimenden Wurzelspitze abgehoben und nach auswärts gestoßen werden.

Die äußere Oberfläche des Samens hängt in ihrer Beschaffenheit von jener der äußersten Zellschichte der Schale ab. Glatte und glänzende Samen werden von einem Korkhäutchen bedeckt und sind ebenso häufig wie warzige (Silene), stachelige (Agrostemma, Fig. 4, 8s; Fig. 24, 4, Heliosperma, Fig. 25, 8), grubige, netzige (Hyoscyamus, Fig. 7, 8s), furchige (Lecythis, Fig. 7, 10s) u. a. Bienenwabig wird die Schale, wenn die äußersten Zellen ihre periphere Wand durch Zerbrechen verlieren und hierdurch wabig werden wie bei Nicotiana (Fig. 27, 9), Orobanche (Fig. 23, 3), Antirrhinum. Flügelbildungen kommen an vielen Samen vor. Die Flügel stehen entweder einseitig (Pinus, Fig. 22, 5s, Banksia, Hakea, Fig. 1, 4, Eremurus, Fig. 4, 4, Cedrela) oder rund um den Samen (Spergularia, Zanonia, Fig. 25, 1, Cinchona, Fig. 25, 2, viele Bignoniaceae); seltener sind mehrere Flügel vorhanden wie bei Moringa und Paulownia. Oft sind die Flügel auch zerschlitzt wie bei Catalpa und Cinchona. Eine Behaarung der Testa ist nicht selten. Am häufigsten sind Haarschöpfe (comae, desma) wie bei Epilobium und bei den Asclepiadaceae (Fig. 1, 6, 7). Lange Wollhaare zeigen die Samen von Gossypium (Fig. 25, 6); diese liefern die Baumwolle. Manchmal ist auch die Chalaza in einen langen Schnabel ausgezogen und trägt einen Haarschopf wie bei Tamarix und Strophanthus (Fig. 25, 3).

6. Akzessorien. Die Akzessorien ersetzen am Samen zumeist das mangelnde Fruchtfleisch. Sie bilden entweder eine fleischige, an Zucker und anderen Nährstoffen reiche Hülle um den Samen, den sogenannten Samenmantel (arillus), der oft aus einem dritten oder äußeren Integumente hervorgeht, oder es sind fleischige, öl-, fett- und eiweißreiche Anhängsel (Elaeosomen) an verschiedenen Stellen des Samens, die man als Arillodien (epiphyses) bezeichnet und die der Verschleppung der Samen durch Ameisen, der sogenannten Myrmekochorie,

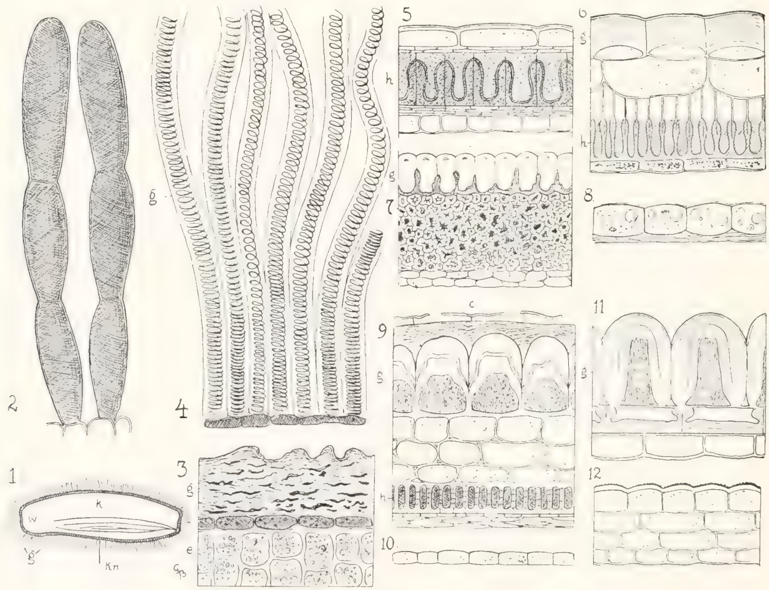


Fig. 28. Samenschalen. 1, 2 Stratiotes aloides, 1 ein gequollener Same, 2 zwei Quellhaare; 3 bis 12 Samenschalen in Querschnitten: 3, 4 Collomia grandiflora, 3 im trockenen Zustande, 4 die aufgequollenen Gallertzellen, 5 Brassica oleracea, 6 B. nigra, 7 Pirus communis, 8 Laserpitium, 9 Linum usitatissimum, 10 Rubia tinctorum, 11 Camelina sativa, 12 Plantago media, 7, 9 gequollen, 11 im Quellen begriffen. e Endosperm, g Gallertzellen, h Hartschichte, k Keimblatt. Alles vergrößert. Original.

dienen. Selten sind anders gestaltete Akzessorien vorhanden.

Bei Taxus (Fig. 26, 1) bildet der Samenmantel einen hochroten, bei Intria einen gelben, bei Euonymus einen korallenroten Becher um den dunkelgefärbten Samen, bei Nymphaea einen schwammigen, die Schwimmfähigkeit der Samen erleichternden Sack, bei Litchi (Fig. 26, 10) und Garcinia ein süßes, wohlschmeckendes, bei Alectryon ein die Kapsel sprengendes Samenfleisch, bei Passiflora verschiedenartige Hüllen, bei der Muskatnuß (Myristica) einen zerschlitzten, goldgelben, aromatischen Kelch (die Muskatblüte, Fig. 26, 3, 4a, Fig. 24, 5a), bei Ravenala eine türkisblaue, zerschlitzte Hülle (Fig. 26, 12). Bei Salix und Populus bildet jedoch der Arillus eine mit dem Samen abfällige, aber mit ihm nicht verbundene Haarkrone (Fig. 25, 5).

Arillodien sind sehr verbreitet, so am Nabel (Buxus, Moehringia), — an der Mikropyle bei Viola, den Euphorbiaceae und Polygalaceae (Fig. 26, 5, 13, 14c), hier die Samenschwiele (caruncula) bildend oder bei Philadelphus einen zerschlitzten Kragen erzeugend, — an der Raphe und hier als Samenkamm (crista) oft ausgeprägt wie bei Ranunculaceae (Caltha, Helleborus), Bocconia, Sanguinaria, Sarracenia, Asarum (Fig. 26, 15, 16cr), Aristolochia, Hypericum u. a., — oder am Samenstiele, hier als Fadenschwiele (strophiola) bezeichnet wie bei Chelidonium (Fig. 26, 11st), Emblingia.

7. Samenkern (nucellus oder nucleus seminalis). Der Samenkern besteht aus dem Keime oder Keimling (embryo) und dem Nährgewebe (albumen, auch Sameneiweiß genannt). Beide stehen in Wechselbeziehung, denn je größer der Keim, desto kleiner ist das Nährgewebe und umgekehrt, so daß es Samen mit (s. albuminosa) und solche ohne Nährgewebe (s. exalbuminosa), aber auch solche ohne Keim, sogenannte taube Samen gibt, welch letztere für die Pflanze bedeutungslos sind. Nicht immer enthält der Same nur einen Keim, sondern manchmal auch zwei oder mehrere (s. „Polyembryonie").

8. Keim. Der Keim oder Keimling (embryo) weist als das im Jugendzustande befindliche Pflänzchen eine sehr verschiedene Stufe der Entwickelung auf. Ein- bis wenigzellig ist er bei den Rafflesiaceae, Balanophoraceae, Burmanniaceae und als wenigzellige Kugel wird er bei den Orchidaceae (Fig. 5, 2) Pirolaceae (Fig. 25, 7), Orobanchaceae (Fig. 23, 3k) angetroffen. Hingegen zeigt er in höchster Entwickelung als Sproß bei den Dikotyledones ein Stengelchen (cauliculus), das an seinem unteren Ende das Würzelchen (radicula), im oberen Teile das Knöspchen (gemmula, plumula) und meist zwei gegenüberstehende Niederblätter, die Keimblätter (cotyledones) trägt (Fig. 23, 1, 2, 4; Fig. 24, 14, 15). Das erste Stengelglied über den Keimblättern nennt man das epikotyle, den darunter befindlichen Achsenteil das hypokotyle Stengelglied (Fig. 23, 1ep und h). Letzteres ist namentlich bei den Monokotyledones mächtig entwickelt, so angeschwollen bei Ruppia, Halophila, Althenia (Fig. 23, 6h), scheibenförmig bei Zostera (Fig. 23, 5h).

Ist ein reichliches Nährgewebe vorhanden, so ist der Keim gewöhnlich in demselben eingebettet (vgl. Fig. 24 bis 26, k) wie bei den Umbelliferae, Palmae (Fig. 24, 10), Cyperaceae, oder er liegt demselben an wie bei den Gramineae (Fig. 23, 7, 8), Bromeliaceae (Fig. 25, 4), Polygonum (Fig. 24, 6, 7).

Die Keimblätter sind Niederblätter, die bald blattartig sich ausbilden, bald bei dem Mangel des Nährgewebes als Speicherorgane für Nährstoffe dienen und demnach oberhalb der Speichergewebe mächtig anschwellen (Aesculus, Papilionaceae, Fig. 23 ko). Nach ihrer Gestalt sind sie gewöhnlich einfach und ungeteilt, seltener gezähnt (Tilia), gelappt (Juglans, Fig. 19, 5), gespalten (Ipomaea), mit Löchern versehen (Menispermum fenestratum), dreiteilig (Lepidium sativum), fiederteilig (Pachylobus, Santiriopsis) oder zerschlitzt (Canarium). Haben die Keimblätter im Samen Platz zu ihrer Entwickelung, so legen sie sich aneinander, seltener spreizen sie sich auseinander (Menispermum, Bignoniaceae). Bei Raummangel falten sie sich oft ein (Acer, Fig. 14, 2, Malva), rollen sich samt dem Würzelchen ein und bilden eingerollte Keime (e. spirolobi) wie bei Humulus, Ulmus, Basella, Salsola (Fig. 24, 15), Punica, Calycanthus, Bunias (Fig. 24, 14), vielen Sapindaceae und Solanaceae, oder sind in verschiedentlicher Weise ineinander gefaltet und zerknittert wie bei Fagus (Fig. 24, 1), Cordia, Aceraceae, Burseraceae, Malvaceae (Fig. 25, 6), Convolvulaceae, Theobroma (Fig. 24, 8, 9). Falten sich die aufeinanderliegenden Keimblätter in der Schlinge des zur Hälfte eingerollten Keimes derartig ein, daß die Spitze der Keimblätter parallel zur Spitze des Würzelchens steht, so entsteht ein doppelt eingefalteter Keim (e. diplecolobus) wie bei Heliophila. Manchmal verwachsen auch die Keimblätter wie bei Cycas, Garcinia, Lecythis.

Bei den Gräsern (Gramineae, Fig. 23, 7, 8) ist das Keimblatt als Schildchen (scutellum) ausgebildet, das als Saugorgan dem Nährgewebe anliegt und dessen Scheidenteil das Würzelchen als Wurzelscheide (coleorhiza) umgibt.

Bei den Monokotyledones (Fig. 23, 5 bis 8) ist meist nur ein Keimblatt vorhanden, das wegen des seitlich stehenden Knöspchens scheinbar endständig wird. Selten sieht man bei manchen Gräsern (z. B. Stipa) den Ansatz eines zweiten Keimblattes (Epiblast). Bei den Dikotyledones ist ein Keimblatt selten wie bei Ficaria, Corydalis, Cyclamen, Pinguicula, Streptocarpus u. a. In der Regel sind bei Dikotyledones und vielen Gymnospermae wie bei den Cycadaceae, Taxus u. a. zwei Keimblätter vorhanden, ausnahmsweise auch drei. Drei bis 13 Keimblätter, die im Wirtel stehen, zeigen die Abietaceae.

Die Lage des Würzelchens zu den Keimblättern ist bei eingeknickten Keimlingen sehr charakteristisch. Es liegt entweder an der Kante des Keimlings (O=; seitenwurzeliger Keim [e. pleurorhizus]; Keimblätter anliegend [e. accumbentes]) wie bei Leguminosae, Arabis (Fig. 24, 11) oder dem Rücken eines Keimblattes auf (O ‖ ; rückenwurzeliger Keim [e. notorhizus]; Keimblätter aufliegend [c. incumbentes]), wie bei Sisymbrium, Alliaria (Fig. 24, 12) manchmal auch in der Falte eines Keimblattes (O>>; faltenwurzeliger Keim [e. orthoploceus]; Keimblätter gefaltet [c. plicatae]) wie bei Brassica (Fig 24, 13), Sinapis.

9. Nährgewebe. Das Nährgewebe (albumen, auch Sameneiweiß genannt) ist entweder im Embryosack entstanden (endosperma) oder gehört dem Nucellusgewebe an (perisperma).

Manche Samen zeigen Endo- und Perisperm wie jene von Piper (Fig. 24, 18), Nymphaea, der Zingiberaceae (Fig. 24, 17), andere nur Perisperm wie jene der Gymnospermae, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae (Fig. 24, 4; Fig. 25, 8), wieder andere nur Endosperm. Gefurchte (Phoenix, Fig. 20, 7, viele Gräser, Rhamnus, Coffea [Fig. 24, 16]), lappige (Viburnum, Struthanthus), ausgehöhlte (viele Umbelliferae, Coffea, Cocos [Fig. 24, 10], hier anfangs mit Endospermsaft, der sogenannten Cocosmilch, erfüllt) Nährgewebe werden angetroffen. Manchmal wächst auch die Samenschale in das Nährgewebe hinein und erzeugt durchfurchte oder zernagte Nährgewebe (a. ruminata) wie bei manchen Palmen (Raphia [Fig. 16, 2n], Areca, Calamus), Musa, Anonaceae (Fig. 24, 3), Araliaceae, Myristicaceae (Fig. 24, 5).

Je nach der Beschaffenheit der Nährstoffe und dem Zustande der Zellhäute ist das Nährgewebe bald mehlig oder stärkehaltig (a. farinosum) wie bei Gräsern, Polygonaceae, bald mehr oder minder fleischig und dann gewöhnlich fett- oder ölhaltig (a. carnosum, a. oleaceum) wie bei Cocos, Ricinus, seltener mehr schleimig (Convolvulaceae). Durch Aufspeicherung von Zellulose in den Zellwänden wird das Nährgewebe fest und hornartig (a. corneum) wie beim vegetabilischen Elfenbein (Phytelephas, Coelococcus, Metroxylon, bei Coffea, den Liliaceae. Manchmal enthält das Nährgewebe in den äußeren Zellagen proteinreiche Zellen, sogenannte Kleberzellen (gluten), in den inneren Zellagen hingegen reichlich Stärke wie bei den Gräsern, Arum.

10. Reservestoffe. Die Reservestoffe des Samens sind entweder in den Keimblättern oder im Nährgewebe eingelagert (*). Der Stärkegehalt steigt bis 75% (Castanea, Hülsenfrüchte 45 bis 60, *Getreide über 50, beim *Weizen und Roggen bis 75%). An Fetten und Oelen zeigen die Samen des Leins, Hanfes, der Mandel und der Sonnenblume bis 35, des Rapses bis 45, von Arachis bis 50, Sesamum bis 56, *Ricinus bis 60, die Wal- und Haselnuß über 60 und bis 66%. Die Proteinstoffe erreichen bei *Zerealien 9 bis 15, bei Hülsenfruchtsamen über 20 und bis 26, bei der Sojabohne bis 35 und bei der Lupine bis 37%. Andere Reservestoffe sind in geringerer, sehr wechselnder Menge vorhanden.

11. Keimkraft. Die Keimkraft der Samen ist eine beschränkte. Die Samen keimen am besten nach ihrer natürlichen, durch die Jahreszeiten bedingten Ruheperiode. Die Keimkraft erlischt dann früher oder später. Bei lufttrockenen Samen, die Stärke als Reservestoff führen, erlischt sie wohl erst nach vielen Jahren. Gersten- und Hafersamen bleiben sicher über 10 Jahre in voller Keimkraft. Beim Weizen vermindert sich die Anzahl der keimfähigen Samen gewiß nach einem Dezennium. Daß Mumienweizen zur Keimung gebracht wurde, ist reine Fabel und auf Betrug der Fellahin zurückzuführen. Oelhaltige Samen verlieren durch das Ranzigwerden des Oeles ihre Keimkraft am raschesten, Salix-Samen schon nach wenigen Tagen. Manche Samen keimen schon in der Frucht aus wie jene von Rhizophora (s. den Artikel „Verbreitungsmittel der Pflanzen"). Im Erdboden bewahren manche Samen ihre Keimkraft oft sehr lange. Ackerunkräuter und Weidepflanzen selbst bis zu 150 Jahren. Ja aus dem Abraume des Silberbergwerkes von Laurion keimten nach Heldreich die Samen der in Europa fehlenden Silene juvenalis aus, die sich wahrscheinlich 1500 bis 2000 Jahre unter dem Abraume keimfähig erhielten.

Literatur. *Früchte und Samen:* ***J. Gaertner,*** *De fructibus et seminibus plantarum. Stutgardiae-Lipsiae 1788 bis 1807.* — ***L. C. Richard,*** *Analyse du fruit. Paris 1808.* — ***A. de Candolle,*** *Organographie végétale. Paris 1827.* — ***G. Bischoff,*** *Handbuch der botanischen Terminologie. Nürnberg 1830.* — ***B. C. Dumortier,*** *Essai carpographique. Bruxelles 1835.* — ***St. Endlicher und F. Unger,*** *Grundzüge der Botanik. Wien 1843.* — ***J. E. Planchon,*** *Vrais et faux arilles. Ann. scienc. nat., 3. Ser.,* 3, *1845.* — ***Th. Ralph,*** *Icones carpologicae. London 1849.* — ***T. Caruel,*** *Studi sulla pulpa. Firence 1864.* — ***G. Kraus,*** *Ueber den Bau trockener Perikarpien. Jahrb. wiss. Bot.,* 5, *1866 und 1867.* — ***H. Baillon,*** *Histoire des plantes. Paris 1867 bis 1894.* — ***F. Hildebrand,*** *Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873.* — ***C. Steinbrink,*** *Anatomische Ursachen des Aufspringens der Früchte. Bonn 1873.* — ***G. Lohde,*** *Entwickelungsgeschichte und Bau einiger Samenschalen. Leipzig 1874.* — ***A. Sempolowski,*** *Beiträge zur Kenntnis des Baues der Samenschalen. Leipzig 1874.* — ***F. Nobbe,*** *Handbuch der Samenkunde. Berlin 1876.* — ***H. Baillon,*** *Dictionaire de botanique. Paris 1876 bis 1892.* — ***C. Steinbrink,*** *Untersuchungen über das Aufspringen einiger trockener Perikarpien. Bot. Zeit. 1878.* — ***J. Godfrin,*** *Etude histologique sur les téguments séminaux des angiospermes. Nancy 1880.* — ***E. Eidam,*** *Pflanzenfrucht und Pflanzensamen. Breslau 1878.* — ***C. Steinbrink,*** *Fruchtgehäuse, die ihre Samen infolge*

Benetzung freilegen. Ber. deutsch. bot. Ges. 1883. — **P. Lampe,** *Bau und Entwickelung saftiger Früchte. Halle 1884.* — **J. Godfrin,** *L'anatomie comparée des cotyledons et des l'albumen. Ann. scienc. nat., 6. Ser.,* **19,** *1884.* — **Leclerc du Sablon,** *Recherches sur la déhiscence des fruits. Daselbst, 7. Sér.,* **18,** *1884.* — **C. O. Harz,** *Landwirtschaftliche Samenkunde. Berlin 1885.* — **C. Reiche,** *Anatom. Veränderungen in den Perianthkreisen während der Entwickelung der Frucht. Jahrb. wiss. Bot.,* **16,** *1885.* — **G. v. Beck,** *Oeffnungsmechanismus der Porenkapseln Sitzber. zool. bot. Ges., 1885.* — **F. Besser,** *Entwickelung und Anatomie von Blüten- und Fruchtstielen. Leipzig 1886.* — **A. Engler und K. Prantl,** *Natürliche Pflanzenfamilien. Leipzig 1887 bis 1909.* — **A. v. Kerner,** *Pflanzenleben. Leipzig 1887 bis 1891.* — **E. Huth,** *Die Klettpflanzen. Kassel 1887.* — **F. Hildebrand,** *Die Schleuderfrüchte. Jahrb. wiss. Bot.,* **9,** *1887.* — **E. Huth,** *Schleuderfrüchte. Abh. Ver. Naturw. Frankfurt a. O.,* **8,** *1890.* — **Derselbe,** *Ueber geo-, amphi- und heterokarpe Pflanzen. Daselbst.* — **G. v. Beck,** *Versuch einer neuen Klassifikation der Früchte. Abh. zool. bot. Ges., 1891.* — **H. A. Pfeiffer,** *Die Arillargebilde der Pflanzen. Bot. Jahrb. f. Syst.,* **13,** *1891.* — **J. Lubbock,** *Contribution to our knowledge of seedlings. London 1892.* — **L. Guignard,** *Recherches sur le developpement de la graine. Journ. de bot.,* **7,** *1893.* — **G. Kayser,** *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte der Samen. Jahrb. wiss. Bot.,* **25,** *1893.* — **F. Delpino,** *Eterocarpia ed eteromericarpia. Mem. acad. sc. ist. Bologna, 1893.* — **F. Ludwig,** *Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1895.* — **A. Schlickum,** *Morphologisch-anatomischer Vergleich der Keimblätter der Monokotyledonen. Marburg 1895.* — **C. Wahl,** *Vergleichende Untersuchungen über den anatomischen Bau der geflügelten Früchte und Samen. Biblioth. botan.,* **40,** *1897.* — **A. Weberbauer,** *Beitrag zur Anatomie der Kapselfrüchte. Botan. Centralbl., 1898.* — **R. Sadebeck,** *Kulturgewächse der deutschen Kolonien und ihre Erzeugnisse. Jena 1899.* — **E. Kronfeld,** *Studien über die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1900.* — **A. Fauth,** *Anatomie und Biologie der Früchte und Samen einiger Wasser- und Sumpfpflanzen. Erlangen 1903.* — **T. F. Hanausek,** *Früchte und Samen in Wiesner: Rohstoffe II. Leipzig 1903.* — **K. Sernander,** *Monographie der europäischen Myrmekochoren. Kgl. Svensk. vet. akad.,* **41,** *1906.* — **W. C. Ohlendorf,** *Anatomie und Biologie der Früchte und Samen einheimischer Wasser- und Sumpfpflanzen. Osnabrück 1907.* — **W. Liebmann,** *Die Schutzeinrichtungen der Samen und Früchte. Jenaische Zeitschr.,* **46,** *1910.* — *Weiter vergleiche man sämtliche Lehrbücher der wissenschaftlichen Botanik und die ungemein reiche, spezielle botanische, landwirtschaftliche und forstbotanische Literatur.*

G. Beck v. Mannagetta.

v. Fuchs
Johann Nepomuk.

Geboren am 15. Mai 1774 zu Mattenzell bei Brennberg am bayerischen Wald; gestorben am 5. März 1856 zu München. Er entstammte einer einfachen Bauernfamilie, erhielt den ersten Unterricht im benachbarten Kloster Frauenzell und besuchte 1791 bis 1794 das Regensburger Gymnasium. Dann studierte er in Wien Medizin und erwarb den Doktorgrad in Heidelberg. Der Ruhm G. A. Werners veranlaßte ihn zum Studium der Mineralogie zunächst in Freiberg, später in Berlin und Paris. 1805 wurde er Privatdozent, 1807 schon ordentlicher Professor für Mineralogie und Chemie an der hohen Schule in Landshut. Als Mitglied der Akademie wurde er 1823 zum Konservator der mineralogischen Sammlung nach München berufen, um 1826 daneben wieder die Stelle eines ordentlichen Professors für Mineralogie an der von Landshut nach München verlegten Universität zu bekleiden. 1852 wurde er zum Geheimen Rat ernannt und ihm nach Versetzung in den Ruhestand der erbliche Adel verliehen.

Seine Bedeutung für die Mineralogie beruht einesteils in der Aufstellung des Begriffes vom „amorphen" Zustand fester Körper. Andererseits hat er zuerst als Grundlage der späteren Lehre vom Isomorphismus die Theorie von den „vikariierenden" Bestandteilen in chemischen Verbindungen ausgesprochen. In der Geschichte der Geologie ist sein Name als Führer der sogenannten Neoneptunisten durch die Theorie der Entstehung der Erde aus einem amorphen, festweichen Zustand bekannt geworden. Aus der großen Zahl seiner mit Vorliebe praktischen und technischen Untersuchungen zugewandten Arbeiten sei noch hervorgehoben seine bahnbrechende in Haarlem preisgekrönte Schrift „Ueber die Eigenschaften, Bestandteile und chemische Verbindung der hydraulischen Mörtel" (Dinglers Journ. XLI X 1833). Fuchs ist außerdem der Entdecker des Kaliwasserglases und seiner Anwendbarkeit für die Stereochromie.

Literatur. **F. v. Kobell,** *Akademische Denkrede auf Johann N. von Fuchs, 1856.* — **C. G. Kaiser,** *Gesammelte Schriften von Fuchs. München 1856.*

K. Spangenberg.

Füchsel
G. Christian.

Er wurde 1722 in Ilmenau in Thüringen als Sohn eines Bäckers geboren, studierte in Jena und Leipzig und promovierte in Erfurt zum Dr. med. Den größten Teil seines Lebens verbrachte er in Rudolstadt als fürstlicher Leibarzt. Auf zahlreichen Wanderungen lernte er Thüringen genau kennen. Er erweiterte die ersten von Lehmann stammenden Grundlagen, auf denen später die Geologie entstehen sollte. So unterschied er in seinem Werke: Historia terrae et maris ex historia Thuringiae per montium descriptionem eruta (Acta Acad. elect. Mogunt.

Erf. 1762. Vol. II) als erster Schichten und Formationen. Weiter verdanken wir ihm den Namen Geognosie wie auch die erste Terminologie. Er übernahm aus dem Bergbau Bezeichnungen wie Trümer, Gangart, Saalband usf. Seine Einteilung der Formationen Thüringens weist gegenüber der Gliederung Lehmanns auch noch den Buntsandstein und den Muschelkalk auf. Er ist der Ansicht, daß alle Schichten ursprünglich wagerecht abgelagert seien. Wären sie es jetzt nicht mehr, so sei dies auf Hebung oder Senkung zurückzuführen. Weiter schrieb er noch: „Entwurf zur ältesten Erd- und Menschengeschichte, nebst Versuch, den Ursprung der Sprache zu finden" (1773). Er starb im Juli 1773 in Rudolstadt.

Literatur. *Gümbel, G. Christian Füchsel, Allgemeine Deutsche Biographie, Bd. 8, S. 175.*

O. Marschall.

Fumarolen.

So nennt man die quellenartig auftretenden trockenen Gasemanationen der Lavaströme (vgl. den Artikel „Vulkanismus").

Funkenentladung.

A. Freistehende Elektroden. 1. Entstehungsbedingungen eines Funkens: a) Dauerentladungsformen. b) Funkenbildung. c) Funkenspannung. d) Stromstärke bei Funkenausbruch. 2. Einflüsse auf die Funkenspannung: a) Elektrodenmaterial. b) Vorzeichen. c) Elektrodenform und Schlagweite. d) Benachbarte Körper. e) Luftdruck. f) Temperatur. g) Luftfeuchte. h) Gase. i) Art der Spannungssteigerung. k) Entladeverzug. l) Ionisation. m) Magnetfeld. n) Anblasen. 3. Gesamtverlauf des Funkens: a) Initialfunken. b) Aperiodische und oszillierende Batterieentladung. 4. Nachwirkungen. B. Gleitende Entladung. 1. Bildungsprinzip. 2. Ausführungsmöglichkeiten. 3. Elektrische Rose. 4. Verallgemeinerung des Prinzips. 5. Blitze als Gleitphänomen. 6. Andere Herstellung überlanger Funken. C. Funken in Flüssigkeiten und festen Körpern.

Die Funkenentladung ist nicht nur als Blitz die älteste bekannte Entladungsform von Elektrizität, sondern auch die erste künstlich erzeugte (O. v. Guericke um 1670). Um 1800 schon konnte van Marum Funken in freier Luft bis zu 1 m Länge herstellen.

A. Freistehende Elektroden.

1. Entstehungsbedingungen eines Funkens. 1a) Dauerentladungsformen. Das Fließen von Elektrizität durch einen Schlagraum kann in sehr verschiedener Form erfolgen. Unter sonst gleichen Versuchsbedingungen (Gastemperatur, Gasdruck, Gasart usw.) ist bei bestimmtem Elektrodenabstande (Schlagweite f) durch bestimmte, den Elektroden zugeführte Stromstärke i die Entladungsform meist eindeutig festgelegt. Die Potentialdifferenz (Spannung) der Elektroden erscheint als abhängige Größe. Für Schlagweiten zwischen 2 und 10 cm folgen sich mit Verstärkung des Stromes für positive Entladung (kleine Anode, plattenförmige Kathode): Lichtloses Elektrizitätsfließen, Glimmen (auch positiver Spitzenstrom genannt), Büschelentladung, Büschellichtbogen (bei niederen Gasdrucken Glimmstrom genannt), Flammenbogen (Bogen) — und ähnlich für negative Entladung. Ist die Elektrodenkapazität, d. h. die elektrostatische Kapazität derjenigen Leiterteile des Stromkreises, welche mit der Einströmungsstelle der Elektrizität in den Schlagraum in lückenloser, gut leitender Verbindung von kleiner Selbstinduktion stehen, wenigstens auf der einen Seite des Entladungsraumes verschwindend klein, so brennt jede der genannten Entladungsformen bei bestimmter Schlagweite und Stromstärke andauernd unter konstantem Elektrizitätsfließen von bestimmter gleichbleibender Art und Verteilung im Gaszwischenraume. Bei stromschwachen Formen erfolgt das Elektrizitätsfließen auf breiter Bahn zumeist lichtlos, dagegen bei dem Büschellichtbogen und dem Bogen auf schmaler Bahn, wobei die Elektroden durch ein Lichtband, einen „Entladungskanal" verbunden sind. Letztgenannte beiden Entladungsformen unterscheiden sich untereinander dadurch wesentlich, daß erstere das Gasspektrum zeigt, in Luft wesentlich das des Stickstoffes — die Elektroden erwärmen sich nur wenig —, während bei letzterem die Elektrode wenigstens oberflächlich verdampft wird, das Bogenspektrum also überwiegend durch das Spektrum des Elektrodenmaterials gebildet wird.

1b) Funkenbildung. Ist die Elektrodenkapazität beiderseits nicht verschwindend klein, so tritt bei allen Uebergängen zweier Entladungsformen ineinander ein zeitlich diskontinuierliches Elektrizitätsfließen (z. B. eine Reihe einzelner Büschel usw. eventuell Funkenstrom) auf. Für kleine Kugelanode gegenüber Platte sind dargestellt: in Figur 1 die Existenzbereiche der Entladungsformen; in Figur 2a die Charakteristiken (d. h. Spannung der Elektroden als Funktion der Stromstärke für eine bestimmte Schlagweite); in Figur 3a die Grenzspannungen der einzelnen Entladungsformen als Funktion des Elektrodenabstandes. Aehnliche Diagramme erhält man für negative Entladung; siehe z. B. Figur 2b. Bei der

meist untersuchten symmetrischen Versuchsanordnung, speziell zwei gleichen Elektroden, komplizieren sich die Erscheinungen wesentlich, indem an jeder Elektrode ihr Entladungsanteil ausgebildet wird und die Lage der Treffstelle zwischen beiden auf der Entladungsbahn dem Entladungsprozesse selbst überlassen bleibt, wobei dann meist der positive Anteil an Länge überwiegt. Im großen und ganzen bleiben also die Verhältnisse auch hier wie für positive Entladung geschildert. Auch auf den Funken, bei welchem Uebergange sie auch entstehen, bleibt meist die Stelle, wo der positive und negative Anteil aneinanderstoßen, in verschiedenster Weise erkennbar als „ausgezeichnete Stelle“.

Beim Ueberschreiten der Grenze zweier Entladungsformen wird infolge des Spannungssturzes ein Teil der auf den Elektroden sitzenden Elektrizität durch den Schlagraum selbsttätig plötzlich entladen; ein Maß für die entladene Menge, also für die Intensität des einzelnen Entladungsstoßes der diskontinuierlichen Entladung ist das Produkt aus Spannungssturz und

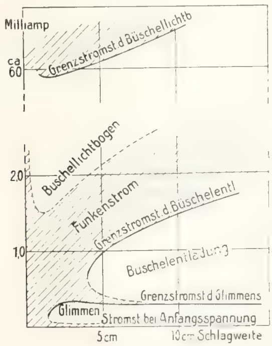


Fig. 1.

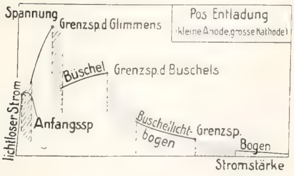


Fig. 2a.

Elektrodenkapazität. Hierbei ist noch zu bedenken, daß, je stärker der Entladungsstoß ist, um so mehr die Charakteristik durch ihn selbst deformiert wird, zumeist infolge der erzeugten Wärme. Schreitet die plötzliche Selbstentladung bis zur Ausbildung eines Büschellichtbogens oder Bogens vor, so daß zwischen den Elektroden plötzlich eine Lichtsäule auftritt, so nennt man dies „Funkenbildung“.

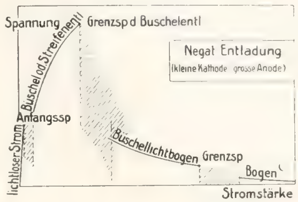


Fig. 2b.

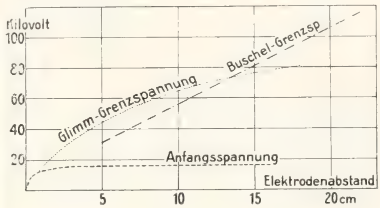


Fig. 3a.

Wir haben also zwischen zwei nahestehenden Elektroden zwei Arten von Funken: solche mit überwiegendem Gasspektrum und solche mit Spektrum des Elektrodenmaterials, erstere sind in Luft meist rötlich gefärbt, letztere weiß. Bei fernstehenden Elektroden gehören die Teile eines starken Funkens, die den Elektroden naheliegen, meist dem zweiten, die zwischenliegenden, elektrodenfernen Teile dem ersten Typus zu.

Allgemeiner noch kann man definieren: bei einem Entladungsprozesse, bei dem es zu weitgehender kurzdauernder Selbstentladung zweier Raumgebiete kommt, spricht man für diejenigen Teile des an der Entladung beteiligten Raumes von Funkenbildung, in denen es zur Bildung eines engen Entladungskanals mit fallender Charakteristik kommt. Diese Definition faßt auch die Stiele kurzdauernder positiver Büschel als Funken auf, ebenso die Blitze zwischen zwei Wolken; diese Funken endigen einerseits oder beiderseits im Lichtbüschel — ohne Existenz wohldefinierter Elektroden.

1c) Funkenspannung. Funkenspannung heißt die Potentialdifferenz der Elektroden, bei der Funkenbildung eintritt. Jeder Uebergang zwischen zwei Entladungsformen kann unter günstigen Umständen

mit Funkenbildung verbunden sein, jede Grenzspannung kann also zugleich Funkenspannung sein. Es gibt so viele verschiedene Gesetze für Funkenspannung, wie es verschiedene Grenzspannungen gibt. In der Regel wirkt jedoch nur die jeweils größte Grenzspannung funkenbildend. So folgt z. B. Funkenspannung zwischen zwei Spitzen oder kleinen Kugelelektroden bei Schlagweitenvergrößerung zunächst der Anfangsspannung (s. Fig. 3b), dann der Glimmgrenzspannung und später der Büschelgrenzspannung; dazwischen liegen Uebergangsgebiete mit unbestimmter Funkenspannung, in denen die Funken bald der einen, bald der anderen Entladungsform folgen. Eingehender untersucht, weil meist in Frage kommend, ist bisher nur Anfangsspannung und Grenzspannung von positiver Büschelentladung.

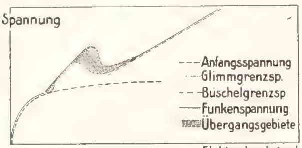


Fig. 3b.

1d) Stromstärken beim Funkenausbruche. Wie schon Figur 1 und 2 zeigen, ist die Stromstärke, welche zur Erzeugung von Funkenbildung nötig ist, gleich der Grenzstromstärke derjenigen Entladungsart, aus welcher der Funke hervorbricht. Für die Anfangsspannung und Funkenbildung an diesem Uebergange ist die zugehörige Stromstärke verschwindend klein; die in zweiter Linie in Frage kommende Grenzstromstärke positiver Büschelentladung ist nicht unbeträchtlich und nimmt zu mit der Schlagweite (s. Fig. 1).

2. Einflüsse auf die Funkenspannung. Unsere Kenntnis beschränkt sich fast ausschließlich auf die Grenzbedingungen lichtlosen Fließens (Funkenspannung = Anfangsspannung) und der überwiegend positiven Büschelentladung (Funkenspannung = Grenzspannung der Büschelentladung).

2a) Das Elektrodenmaterial. Das Elektrodenmaterial beeinflußt außer beim Bogen nur die nächste Nähe der Elektrode (Anodenfall, Kathodenfall). Anfangsspannungen sind also (außer bei allerkleinsten Schlagweiten, tausendstel Millimeter, welche auch sonst eine bemerkenswerte Ausnahmestellung einnehmen) vom Materiale unabhängig (A. v. Obermayer, A. Righi) ebenso ist es die Grenzspannung der Büschelentladung.

2b) Das Vorzeichen der Entladung. Auch bei unsymmetrischer Elektrodenanordnung ist die Anfangsspannung unabhängig vom Vorzeichen der Entladung (A. v. Obermayer u. a. m.). Die Ausbildung der leuchtenden Entladungsformen (vgl. Fig. 2a und 2b) und ihrer Grenzen, also auch der Wert der zugehörigen Funkenspannungen wird stark beeinflußt.

2c) Elektrodenform und Schlagweite. Die Tabelle gibt nach W. Weicker Anfangsspannungen und Büschelgrenzspannungen in Kilovolt für Luft von 740 mm/Hg, 20° C und 50 % relative Feuchtigkeit (symmetrische Versuchsanordnung, speziell gleichgestaltete Elektroden).

Soweit Anfangsspannung bezw. Büschelgrenzspannung, zugleich Funkenspannung war, ist ihr Wert mit einem Sternchen versehen. Allgemein gilt: Auf Anfangsspannungen hat die Elektrodenform großen Einfluß, ebenso auch meist die Verteilung der absoluten Potentiale bei gleichbleibender Potentialdifferenz (die Tabellenwerte gelten für entgegengesetzt gleiches Potential). Auf die Büschelgrenzspannung hat die Elektrodengröße wenig Einfluß.

(Siehe Tabelle nächste Seite.)

Vielfach ist versucht worden, Formeln aufzustellen, ohne daß man zu endgültigen Ausdrücken gelangt ist. Als Beispiel sei die Töplersche Formel für den speziellen Fall, daß eine Kugel einer Platte gegenübersteht, angegeben. Die Anfangsspannung AS in KV ist hier zu berechnen aus

$$AS = 9{,}60 . d . \left(3 + \frac{2}{\sqrt{d}}\right) \frac{f : d + 0{,}5}{f : d + 2{,}9} . \frac{b}{745} . \frac{273}{T}$$

worin d den Kugeldurchmesser in cm, f die Schlagweite in cm, b den Barometerstand in mm, T die absolute Temperatur bedeuten; die Formel versagt für $(f : d) < 1$.

Formel und Tabelle zeigen, daß die erforde liche Feldstärke beim Erreichen der Anfangsspannung nicht eine bestimmte ist, sondern mit der Kugelkrümmung etwa nach dem Gesetze $\left(3 + \frac{2}{\sqrt{d}}\right)$ zunimmt. Auch bei der weitgehend untersuchten Entladung an Drähten findet sich eine ähnliche Feldzunahme mit abnehmendem Drahtdurchmesser (J. B. Whitehead).

Für die Büschelgrenzspannung BS setzt B. Walter: $Bs = a + b . f$, wo a und b Konstanten bedeuten, fast unabhängig von der Elektrodengröße.

2d) Benachbarte Körper. Dem Vorangehenden entsprechend sind Anfangsspannungen meist schon gegen kleine Beeinflussung des Feldes durch benachbarte,

Elektrodenabstand in cm	Anfangsspannungen					Büschelgrenzspannung		
	Kugeldurchmesser					Spitzen-Elektroden	Kugeldurchmesser	
	1 cm	2 cm	5 cm	10 cm	15 cm		1 cm	2 cm
1	28,1*	30,4*	32,2*	29,7*	29,7*			
2	37,6*	51,5*	58,3*	59,3*	58,4*			
3	42,9*	62,9*	78,8*	84,7*	82,9*			
4	46,7*	70,0*	95,2*	106,8*	106,9*			
5	49,5*	75,5*	107,8*	124,7*	129,3*			
6	51,2*	79,8*	117,7*	141,4*	149,3*			
7	52,8	83,4*	125,7*	156,0*	167,6*			
8	54,2	86,5*	132,7*	169,7*	184,8*	55,1		
9	55,3	89,1*	139,0*	181,3*	200,1*	59,0		
10	56,3	91,4*	144,7*	191,5*	214,0*	63,4		
11	57,1	93,3*	149,6*	200,8*	226,3*	66,9		
12	57,8	95,0*	154,1*	209,4*	237,6*	71,3		
13	58,4	96,7	158,0*	216,8*	247,6*	75,2		
14	59,1	98,4	162,2*	222,2*	259,4*	80,0		
15	59,7	100,0	165,9*	231,4*	267,3*	84,3		
16	60,1	101,5	169,7*	237,6*		88,5		
18	60,5	103,0	173,8*	249,6*		97,3	106,3	
20	60,9	104,4	178,2*	260,5*		106,2*	114,7	
25	62,0	108,2	188,6			129,7*	136,0	143,5
30	63,1	111,4	205,9			152,9*	158,4	163,9
35	64,3	114,0	203,1			176,1*	181,6*	185,2
40	65,3	116,2	208,3			199,1*	204,6*	208,3*
45	66,0	118,0	213,2			222,2*	227,7*	231,3*
50	66,5	119,5	217,6			245,4*	250,9*	254,6*
55	66,8	121,0	221,3			268,7*	274,1*	277,8*
60	67,0	122,5	224,7			291,9*	297,3*	300,9*

influenzierende Körper, Zuleitungsdrähte u. dgl., recht empfindlich, die Büschelgrenzspannungen viel weniger.

2e) Luftdruck. Die Anfangsspannung ist innerhalb der vorkommenden Barometerstände proportional dem Luftdrucke, also der Luftdichte; die Büschelgrenzspannung nimmt rascher zu.

Gesetze von Paschen und Carr. Bei Verringerung des Druckes nimmt die Anfangsspannung für eine bestimmte Elektrodenanordnung zunächst ab, sinkt auf ein Minimum und steigt schließlich wieder stark an (Carr). Bei festgehaltener Schlagweite gibt es also einen „kritischen Druck“, bei welchem die Anfangsspannung am kleinsten ist. Diese kleinste Anfangsspannung ist für verschiedene Schlagweiten fast unabhängig vom Drucke und beträgt für Luft etwa 350 Volt. Das Produkt aus kritischem Drucke und zugehöriger Funkenlänge ist konstant (Carr), es beträgt für Luft 0,57 (Druck in mm Hg, Funkenlänge in cm). Trägt man also zu Drucken als Abszissen und Funkenlängen als Ordinaten Kurven gleicher Anfangsspannung ein (vgl. Fig. 4), so gibt es eine Hyperbel kleinster Anfangsspannung (350 Volt). Beiderseits dieser liegen Kurven mit höherer Anfangsspannung. Für bestimmte Elektroden, zwischen denen Abstand und Luftdruck geändert wurde, fand Paschen: Für gleiche Werte des Produktes von Abstand

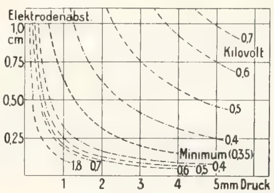


Fig. 4.

(Schlagweite) und Luftdruck ist die Funkenspannung (Anfangsspannung) gleich. Nicht nur die Kurve kleinster Anfangsspannung, sondern alle Kurven je gleicher Anfangsspannung in Figur 5 sind also Hyperbeln. Paschens Versuche beziehen sich auf Drucke, größer als der kritische, d. h. oberhalb der kritischen Kurve in Figur 4, — nach Carr sind auch die Kurven unterhalb der kritischen Hyperbeln. Kennt man für bestimmte Schlagweite die Abhängigkeit der Funkenspannung vom Drucke, oder für

bestimmten Druck die Abhängigkeit von der Schlagweite, so kennt man sie hiernach für alle Schlagweiten und Drucke. Paschens Gesetz ist aufgestellt, ebenso wie die Carrschen Ergänzungen, für kleine Schlagweiten. Es erscheint mir sicher, daß dieses Gesetz auf große Schlagweiten nicht ohne weiteres sich ausdehnen läßt.

Funkenbildung bei sehr niedrigem Drucke. Für nicht zu kleine Schlagweiten nimmt die Anfangsspannung ab, etwa proportional der Druckabnahme; auch die anderen, eventuell für Funkenspannung in Frage kommenden Grenzspannungen nehmen ab mit abnehmendem Drucke; z. B. die Grenzspannung des Spitzenstromes etwas rascher als proportional dem Drucke, die Grenzspannung von Büschellichtbogen etwas langsamer. Der Spannungssturz bei Funkenbildung nimmt also ab etwa proportional dem Drucke, und damit auch die im Funken jeweils entladene Elektrizitätsmenge. Dazu kommt, daß, wie die Dimensionen aller übrigen Leuchterscheinungen, so auch der Querschnitt der Funkenbahn, bei Druckabnahme wohl im Zusammenhange mit der wachsenden freien Weglänge der Gasmoleküle zunimmt. Beides zusammen bewirkt, daß Helligkeit, Schallstärke u. dgl. des Funkens mit der Gasdichte doppelt rasch abnimmt — unterhalb 1 mm Gasdruck kann man in lufterfüllten Gefäßen zugänglicher Dimensionen kaum noch von der Bildung eines Funkenkanales sprechen. Es ist aber üblich, auch noch für tiefe Drucke den plötzlichen Uebergang vom Glimmstrom (Büschellichtbogen) in den Bogen an den Elektroden als Funkenbildung anzusprechen.

2f) Temperatur. Die Anfangsspannung ist innerhalb des Intervalls von 0 bis 30° als umgekehrt proportional der absoluten Temperatur nachgewiesen, also der Luftdichte proportional; die Büschelspannung nimmt rascher ab als umgekehrt proportional der Temperatur (W. Weicker). Die Funkenspannung (Anfangsspannung) ist bei konstant gehaltener Gasdichte, nach Harris bis mindestens 148°, nach Cardani bis mindestens 250° konstant.

2g) Luftfeuchtigkeit. Die Luftfeuchtigkeit ist ohne Einfluß auf die Anfangsspannung, dagegen von bedeutendem auf die Büschelgrenzspannung. Nach W. Weicker ist $BS = 30 + (f - 6)(2{,}8 + 0{,}06 . q)$ Kilovolt, worin q die absolute Feuchtigkeit in g/cbm, f die Schlagweite in cm bedeutet.

2h) Art des Gases. Zahlreiche meist aber jeweils nur ein kleines Variationsbereich umfassende Messungen lassen erkennen, daß für verschiedene Gase alles qualitativ gleich bleibt — bei zum Teil großen quantitativen Unterschieden, d. h. großer Verschiedenheit der bestimmenden Konstanten. Manches zunächst auch qualitativ bei der Funkenbildung abweichend erscheinende Verhalten, wie dies besonders bei Helium hervortritt, erklärt sich daraus, daß bei diesem mit geringem absolutem Betrage aller Spannungswerte zugleich eine starke Verbreiterung der Strömungsbahn wohl infolge der relativ großen molekularen freien Weglänge verbunden ist, so daß, je nachdem der erste oder zweite Umstand ausschlaggebend ist, im Helium die Funkenbildung erleichtert oder erschwert erscheint.

2i) Art der Spannungssteigerung. Anfangsspannung und Büschelgrenzspannung sind unabhängig davon, ob die Spannung an den Elektroden beliebig langsam gesteigert wird oder rasch, wie z. B. bei Wechselstrommaschinen von 100 Wechseln in der Sekunde, wie bei der Messung der Tabellenwerte. Erst bei sehr kurzdauernder Spannung zeigt sich merklicher Einfluß.

2k) Spannungsüberhöhung, Entladeverzug. Die Funkenbildung bedarf großer selbsterzeugter Ionenmengen. Sie benutzt zur automatischen Stoßionisation die vor Funkenausbruch im Entladungsraume vorhandenen Ionen und Elektronen. Bei der Anfangsspannung sind nur wenige vorhanden, auch braucht die Stoßionisation Zeit. Will man innerhalb kürzester Zeit, d. h. mit nur äußerst kurzdauernder Spannung Funken erzwingen, so muß man mit der Spannung weit über den normalen Betrag hinausgehen (A. Töpler). Die Zeit, welche zwischen Anlegen und Funken vergeht, heißt „Funkenverzögerung". Die mögliche Verzögerung wird besonders groß (alle fremden Ionisatoren sollen fehlen), wenn man nur wenig über die normale Anfangsspannung hinausgeht; sie kann mehrere Minuten erreichen. Unterhalb eines bestimmten kleinsten Wertes, der normalen Anfangsspannung, findet keine Funkenzündung mehr statt (E. Warburg). Spannungsüberhöhung und Verzögerung treten besonders hervor in trockenen Gasen und bei kleinen Schlagweiten.

Aehnliches ist naturgemäß bei Funkenbildung an anderen Grenzen kaum zu beobachten.

2l) Wirkung von Ionisatoren (Bestrahlung mit ultraviolettem Lichte, Radiumstrahlen u. dgl.). Für die Anfangsspannung wird die Spannungsüberhöhung und Verzögerung naturgemäß durch Bestrahlung verkleinert, durch hinreichende Strahlungsintensität ganz beseitigt (H. Hertz, E. Warburg). Die Glimmentladung scheint begünstigt, ihr Existenzbereich erweitert und die der Glimmgrenze zugehörige Funkenspannung erhöht. Wesentliche Wirkung auf

die Grenzspannung positiver Büschelentladung ist nicht vorhanden.

2m) Magnetfeld. Magnetfelder wirken schon auf die Anfangsspannung — der Prozeß der sukzessiven Stoßionisation hat schon den Charakter einer Strömung; ein transversales Magnetfeld vergrößert z. B. bei kleinem Drucke den Entladeverzug. Natürlich werden auch alle übrigen Entladungsformen und ihre Grenzen durch starke Magnetfelder beeinflußt.

2n) Bewegung des Gases. Bewegung des Gases, Anblasen des Schlagraumes stört im allgemeinen um so mehr, je stromstärker die Entladungsform ist, wirkt also auf Anfangsspannung nicht merklich, auf Glimmgrenzspannung wenig, stark auf positive Büschel usw. Die Ursache ist zum Teil die geringere Ionengeschwindigkeit bei stärkerem Strömen infolge der bei diesen geringeren Spannung.

3. Gesamtverlauf der Funkenentladung. Noch verschiedenartiger als die Bedingungen zum Ausbruche eines Funkens sind die Arten des Abklingens der Funkenentladung.

3a) Initialfunken. Sind zum Einströmen in den Funkenkanal nur unmittelbar fast selbstinduktionslos und widerstandslos verfügbare Elektrizitätsmengen vorhanden, ist also nur „Elektrodenkapazität" angeschaltet, so erfolgt ein äußerst kurzdauernder Funken, dessen Verlauf fast ausschließlich durch die Gesetze des Funkenkanals reguliert wird. Näheres wissen wir wenig; theoretische Erwägungen unter Hinzuziehung unserer Kenntnis über Gleitfunkenbildung (M. Töpler), sowie die große Schärfe von mit Initialfunken aufgenommenen Schallwellenphotographien lassen auf eine Funkendauer von nur etwa $1/10^7$ Sek. schließen.

3b) Aperiodische und oszillierende Batterieentladung. Eine Kapazität sei mit Widerstand oder Selbstinduktion der Zuleitung zum Schlagraume parallel geschaltet. Bei Kenntnis dieser und der Charakteristik kann man auch komplizierte Fälle, wenigstens qualitativ, überblicken.

α) Aperiodischer Ablauf. Es genüge ein Beispiel (s. Fig. 5): Es sei i_0 die Stromergiebigkeit der Elektrizitätsquelle, an sie sei eine Kapazität und ein Schlagraum mit der in der Figur strichpunktierten Charakteristik parallel geschaltet, die Zuleitungen zwischen Kapazität und Schlagraum mögen den Ohmschen Widerstand w, aber keine nennenswerte Selbstinduktion besitzen; nach Anschalten des Systems an die Stromquelle steigt die Spannung langsam bis zur Anfangsspannung AS, dann setzt unter Ausbildung eines kurzen Büschels Glimmen an der Elektrode mit der Stromstärke i_g ein; das weitere Aufladen erfolgt jetzt langsamer; da ja im Schlagraume schon Elektrizität im Glimmen abfließt; ist am Schlagraume die Grenzspannung gg des Glimmens erreicht, an der Kapazität also die Spannung P_{max}, so springt die Stromstärke auf i_{max}. Es entsteht ein rötlicher Funken; ist i_0 kleiner als i_1, so entladet sich jetzt die Batterie unter Abnehmen der Stromstärke im

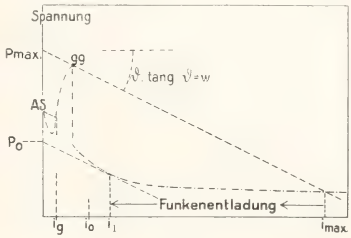


Fig. 5.

Funken; bei i_1 reißt der Funken ab, die Batterie besitzt die Restspannung P_0. Von P_0 aus beginnt jetzt die Aufladung von neuem. Die Größe der Kapazität bedingt bei bestimmtem i_0 nur die Geschwindigkeit der Aufladung und die Entladedauer von i_{max} bis i_1.

Man kann zwei Arten von Funken unterscheiden, solche, bei denen der Entladeprozeß, d. h. i_{max}, nur bis zur Bildung von Büschellichtbogen fortschreitet, und solche, bei denen i_{max} im Bereiche des Bogens liegt; für erstere ist die Charakteristik also der Gesamtverlauf des Funkens vom Elektrodenmateriale unabhängig, für letztere nicht.

Ist die Ergiebigkeit i_0 größer als i_1, so geht der elektrische Funke von i_{max} auf i_0 herabsinkend in stationären Büschellichtbogen oder Bogenstrom über, ohne wieder zu erlöschen; der Funken hat die stationäre Strömung gezündet.

Kompliziert werden die Verhältnisse noch dadurch, daß meist auch Elektrodenkapazität vorhanden ist, bei Ueberschreiten der Funkenspannung entladen sich zunächst die Elektroden und dann erst setzt die geschilderte Entladung der Kapazität ein; dem langdauernden Funken der Hauptkapazität geht ein kurzdauernder Initialfunken der Elektrodenkapazität vorauf.

Bemerkt sei, daß bei starkem Funken (großes i_{max}) die Charakteristik durch den Funken selbst (Hysteresis des Ionengehalts des Funkenkanals, seiner Erwärmung, des mitgerissenen Luftgebläses u. dgl.) stark deformiert wird, und daß dann die Betrachtungen an die deformierte Charakteristik anzuknüpfen sind. Bei kurzen, starken Funken ist die für neue Funkenbildung un-

mittelbar nach Erlöschen des Funkens in Frage kommende Charakteristik eine konstante Spannung, gleich der Summe von Anoden- und Kathodenfall bei Bogenentladung; die hohen Werte von Anfangsspannung und Grenzspannung sind völlig verschwunden.

β) Oszillierende Entladung. Der letztgenannte Umstand ermöglicht es, daß im Falle des Vorhandenseins hinreichender Selbstinduktion im Schließungskreise die Entladung oszillierend wird (W. Feddersen). Der Funken wirkt nur mit dem Ohmschen Widerstande der Zuleitungen mitdämpfend, die Schwingungsdauer kommt unter günstigen Umständen dem theoretischen Werte $P = 2\pi.\sqrt{\text{Kapazität mal Selbstinduktion}}$ nahe, ebenso die maximale Stromstärke der errechneten. Stromstärken von mehreren 1000 Amp. sind leicht zu erreichen und auch noch bei einer Dämpfung durch Ohmsche Widerstände bis zum aperiodischen Abklingen sind Stromstärken von über 2000 Amp., welche der Rechnung entsprechen, durch ihre magnetisierende Wirkung auf Basaltstücke nachgewiesen (F. Pockels).

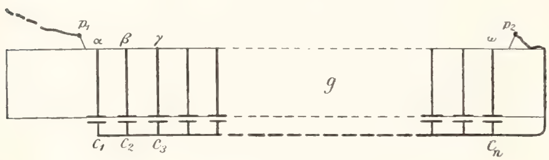


Fig. 6.

4. Nachwirkungen. Erwärmung, erhöhter Ionengehalt, Luftbewegung u. a. m. des Funkenkanales bleiben, wenn auch rasch abklingend, noch einige Zeit nach Erlöschen der Strömung zurück. Folgen dem ersten Funken weitere in Kürze, so finden sie etwas veränderte Bedingungen vor, besitzen demzufolge z. B. herabgesetzte Funkenspannung. Daher folgt auch zwischen schwach gekrümmten Elektroden der Funkenstrom dem aufsteigenden warmen Funkenkanale, bis die Erschwerung durch Bahnverlängerung größer wird als die Erleichterung durch Nachwirkung. Durch starkes Anblasen läßt sich die Nachwirkung fast beseitigen; man kann so Initialfunkenströme mit mehr als 100 000 hellen, scharf zeitlich getrennten Funken in der Sekunde (z. B. zu kinematographischen Aufnahmen fliegender Geschosse usw. nach Cranz und Glatzel) erhalten.

B. Gleitende Entladung.

Die Potentialdifferenz zwischen zwei freistehenden Elektroden ist während der Existenz des Funkens jedenfalls viel kleiner als bei Ausbruch des Funkens, besonders wenn wir uns auf der mit wachsender Stromstärke noch fallenden niedrigen Charakteristik des Bogens befinden. Ebenso ist die Potentialdifferenz zwischen irgend zwei Punkten eines Funkenkanales viel kleiner als zwischen diesen Punkten bei Ausbruch des Funkens. Es gibt nun eine Reihe von Möglichkeiten zum Umgehen der hohen Spannung zu Beginn der Funkenbildung, d. h. zur Herstellung von Funken auffallender Länge bei kleiner Gesamtspannung. Diese geben zugleich einen Einblick in den Mechanismus der allmählichen Ausbildung langer Büschel und Funken überhaupt.

1. Prinzip der Gleitfunkenbildung (nach M. Töpler). Längs der späteren Funkenbahn p_1, p_2 (s. Fig. 6) mögen voneinander isoliert (z. B. durch die Glasmasse g) eine Reihe Drähte endigen, deren jeder zu dem Innenbelag einer kleinen Leydener Flasche c_1, c_2, c_3, führt: die Flaschenbeläge seien miteinander und mit p_2 leitend verbunden. Es möge nun in einem bestimmten Zeitpunkte zwischen p_1 und p_2 plötzlich eine Potentialdifferenz auftreten, welche wesentlich größer sei, als zur Ausbildung eines Funkens von p_1 nach α oder von α nach β usw. nötig sein würde. Diese Potentialdifferenz möge sich dann während der Gleitfunkenbildung nahe konstant erhalten. Die Ausbildung des Gleitfunkenkanals von p_1 nach p_2 erfolgt dann sukzessive folgendermaßen. Die mit p_2 leitend verbundenen Außenbeläge von $c_1c_2c_3\ldots c_n$ nehmen sofort die Spannung von p_2 an; nahe dasselbe Potential erhalten aber auch infolge Influenz die Drahtenden $\alpha\beta\gamma\ldots\omega$. Bei Beginn des Phänomens wird daher von α bis ω keine erhebliche Potentialdifferenz, eine große dagegen zwischen p_1 und α bestehen. Von p_1 aus geht also nach α ein Funken über und ladet c_1. Infolge der im Vergleiche mit den umgebenden Isolatoren gut leitenden Beschaffenheit des gebildeten Funkenkanals wird α nahe auf das Potential von p_1 kommen. Ein weiterer Funken $\alpha\beta$ wird entstehen, welcher c_2 ladet, dann $\beta\gamma$ usf. Soweit die Funkenstrecke in einem gewissen Augenblicke von p_1 aus nach p_2 hin vorgeschritten ist, wird auf ihr angenähert das konstante Potential von p_1 herrschen. An dem p_2 zugewandten, wachsenden Ende findet sich ein sehr hohes Potentialgefälle, welches das weitere Wachsen des Funkenkanals veranlaßt.

Ein solches Wachsen eines Büschels, bei dem das Büschelende selbst erst das zum Weiterwachsen nötige hohe Potentialgefälle in Gebiete ohne oder mit sehr kleinem Gefälle hineinträgt, heißt „Gleiten".

Der Gleitprozeß schreitet längs der Punktreihe von p_1 nach p_2 zu soweit fort, bis die Summe aller Potentialdifferenzen zwischen p_1, α, β... gleich der angelegten Spannung wird. Erreicht der Gleitprozeß den anderen Pol p_2, so ist p_1, p_2 durch einen zusammenhängenden Funkenkanal verbunden, durch den die mit p_1 und p_2 etwa in Verbindung stehenden Elektrizitätsreservoire unter intensiven Licht- und Schallwirkungen sich ausgleichen. Die an p_1 p_2 angelegte Potentialdifferenz muß plötzlich angelegt werden, bei langsamer Steigerung erlischt der zwischen $p_1\alpha$ gebildete Funkenkanal früher als die zum Weiterwachsen des Ladungsprozesses durch diesen Funkenkanal erforderliche Potentialerhöhung von p_1 erreicht ist.

2. Einige Ausführmöglichkeiten. Die vorangehend im Prinzipe geschilderte Bildungsmöglichkeit langer Funkenkanäle läßt sich tatsächlich in verschiedenster Weise realisieren (K. Antolik, A. v. Obermayer, A. Righi, M. Töpler).

a) Eine Aneinanderreihung von Kapazitäten in der geschilderten Weise gibt überlange Funken.

b) Die blanken Oberflächenelemente von rückseits leitend gemachten Glasrohren oder Glasplatten bilden eine Reihe kleiner Kapazitäten. Längs der Oberfläche innen belegter (versilberter) Glasrohre erhält man Gleitfunken, deren Länge bei gleicher angelegter Spannung auf verschiedenen Rohren proportional der Kapazität der Rohrlängeneinheit und für ein gleiches Rohr angenähert proportional der dritten Potenz der an p_1p_2 gelegten Potentialdifferenz ist. Als Beispiel für die erreichbare Funkenlänge: Auf einem Glasrohr von 0,85 mm Wandstärke und 5,8 cm äußerem Durchmesser wurden mit 53 KV bis zu 190 cm lange Gleitfunken erhalten. Auf Glasplatten, deren Rückseite zwischen p_1 und p_2 leitend gemacht ist, z. B. durch einen Stanniolstreifen, ist die erreichbare Gleitfunkenlänge sogar annähernd proportional der vierten Potenz der angelegten Spannung. Beispiele für das hier an Funkenverlängerung Erreichbare: Auf 0,049 mm starker Glimmerplatte mit 9,4 KV bis 14,5 cm lange Gleitfunken; auf 2 mm starker Glasplatte mit 53 KV bis 130 cm.

Die Wachstumsgeschwindigkeit des Ladungsprozesses, des ladenden Gleitbüschels bei solchen meterlangen Funken wurde zu etwa 10^7 cm/sec bestimmt (M. Töpler).

c) In prinzipiell gleicher Weise kann man auch, wenn auch meist nicht gleich vorteilhaft, bei vielfacher Abänderung der Versuchsbedingungen gleitende Entladung erhalten. So können z. B. beide Pole auf den blanken Isolatoroberflächen isoliert aufstehen, während die Rückseite leitend gemacht ist.

3. Die „elektrische Rose". Erreicht der Gleitprozeß auf solchen Oberflächen nicht den zweiten Pol, so bemerkt man das sonst durch den hellen Gleitfunken überstrahlte, die Isolatoroberfläche ladende, dem Gleitfunken die Bahn öffnende Gleitbüschel. Diese vielfach verzweigte Lichtfigur heißt elektrische Rose, ihre Entstehungs- und ihre Wachstumsgesetze sind natürlich die gleichen wie für die Gleitfunken. Dauernd sichtbar kann man die Ladungswege des Gleitbüschels machen, wenn man die Gleitoberfläche vorher mit einem feinen Schwefelmennigepulvergemische leicht bestäubt; künstlerisch schöne Figuren erhält man, wenn man das Gleitbüschel auf photographischen nachher entwickelten Trockenplatten sich bilden läßt.

4. Verallgemeinerung des Prinzips. Das Wesentliche der Gleitfunkenbildung war, daß zwischen zwei benachbarten Luftgebieten ein möglichst starker Funkenkanal gebildet wird, so daß die verfügbare Spannung möglichst vollständig sozusagen weitergegeben werden kann zur Verlängerung des Funkenkanals. Ein möglichst intensiver Funken zwischen zwei Punkten α, β wird aber nicht nur dadurch zu erzielen sein, daß die Kapazität der Bahnlängeneinheit möglichst viel Elektrizität aufnehmen kann, möglichst groß ist, sondern auch dann, wenn auf jeder Bahnlängeneinheit während der Gleitfunkenbildung möglichst viel Elektrizität überhaupt fortfließt. So erhält man auf Halbleiteroberflächen gleitende Entladung, z. B. auf gewöhnlichem Wasser, wässerigen Salz- oder Säurelösungen, Schiefer, Basalt, usw. zwischen zwei auf die Oberfläche aufgesetzten Polen bei plötzlicher Anlegung einer Spannung an diese. Für stabförmige Halbleiter gilt: „die Gleitfunkenlänge ist proportional der Leitfähigkeit der Bahnlängeneinheit", was in vollster Analogie steht mit der Proportionalität der Gleitfunkenlänge zur Kapazität der Bahnlängeneinheit im früheren Falle (M. Töpler). Leider genügen auch die größten verfügbaren Kapazitäten nicht, um auf besseren Leitern, wie konzentrierteren Lösungen oder gar Metallen, während der Gleitbüschelbildung an den Polen konstante Spannung festzuhalten, könnte man dies, so würde man auf ihnen die längsten Gleitfunken erzielen.

5. Blitze als Gleitphänomene. Zu den Gleitphänomenen dürfte auch die Blitzbildung zu rechnen sein. Auch hier trägt

ein in Gebieten hohen Potentialgefälles entstandenes Büschel vorwärts wachsend am Blitzende das zum Weiterwachsen nötige hohe Gefälle mit sich weiter bis in Gebiete mit kleinstem Gefälle hinein. An der Grenze von Wolken mit ihrer durch Ladung der Nebeltröpfchen und erhöhten Ionengehalt vermehrten Aufnahmefähigkeit für Elektrizität und dabei aber infolge ihrer großen Luftfeuchte für Büschelbildung erhöhten Durchschlagfestigkeit wird die Blitzbildung besonders oft entlang gleiten.

6. Weitere Möglichkeiten, überlange Funken zu erzeugen. a) Werden während des Vorhandenseins eines langdauernden Funkens zwischen freistehenden Elektroden diese rasch auseinandergerissen, so verlängert sich unter Umständen der Funkenkanal, den Elektroden folgend, auf das Vielfache seiner ursprünglichen Länge (Righi). Das allgemein übliche Zünden eines Lichtbogens durch Zurberührungbringen der Kohlen kann als extremer Spezialfall des eben geschilderten Vorgehens aufgefaßt werden.

b) Funken durch Metalldrahtzerstäubung. Zwischen zwei Elektroden sei ein dünner Draht gespannt; an ihn werde plötzlich vorübergehend eine sehr hohe Spannung gelegt, so daß der ganze Draht momentan verdampft wird. Der unter lautem Knall sich bildende, hellleuchtende, dampferfüllte, stromdurchflossene Verbindungskanal, welcher an Stelle des Drahtes tritt, zeigt alle Merkmale eines Funkenkanales. Die zu seiner Herstellung nötige Spannung liegt tief unter der Spannung, welche zwischen den Elektroden ohne Drahtverbindung eine Funkenentladung erzwingen ließe

c) An Stelle des Drahtes kann man auch zwischen zwei auf eine Isolatorplatte aufgestellte Elektroden einen Streifen Metallpulver aufstreuen und durch momentan vorübergehende Spannungsanlegung verpuffen. Hierher gehören auch die mit relativ kleiner Spannung auf vergoldeten Bilderrahmen, auf Ruß u. dgl. herzustellenden überlangen Funken; erstere sind schon lange bekannt (van Marum vor 1800), besonders das Funkenüberschlagen auf Ruß ist viel untersucht (Antolik); bei letzterem erscheint der Ruß oft weithin außerhalb der Funkenbahn in eigentümlicher Weise gerippt, gemustert, durch die von dem Funken ausgelöste Explosionsdruckwelle.

Bei all diesen Funken hat die Funkenbahn die Gestalt des zerstäubten Drahtes, des Metallpulverstreifens, des Bilderrahmens, Rußstreifens usw., ist also in weiten Grenzen willkürlich vorschreibbar und in letzteren Fällen an die Oberfläche des Isolators gebunden; man spricht auch hier oft von gleitender Entladung.

d) Natürlich können auch mehrere der geschilderten Mittel zur Funkenverlängerung miteinander gleichzeitig zur Wirkung gebracht werden. Man kann z. B. die reine Glasoberfläche einer rückwärts metallisch belegten Glasplatte noch obendrein berußen.

C. Funken in Flüssigkeiten und festen Körpern.

Nicht nur durch Gase, sondern auch durch alle anderen Dielektrika, wie Wasser, Oel, Glas, Glimmer usw. erhält man Funkenentladung, jedoch für gleiche Schlagweite bei viel höheren Spannungen als in Gasen. Dabei ist die Funkenspannung zwischen zwei in das Material eingebetteten Elektroden (Spitzen) wesentlich kleiner als zwischen zwei auf die Oberflächen des Dielektrikums aufgesetzten Elektroden, wenn sich von letzteren aus Elektrizität ungehindert auf den Oberflächen ausbreiten kann, d. h. wenn sich die elektrostatische Druckbeanspruchung auf eine große Fläche gleichmäßiger verteilen kann; Leydener Flaschen werden am Rande der Belegungen besonders leicht durchschlagen, wenn diese Ränder mit Paraffin o. dgl. bestrichen sind.

Da man in Flüssigkeiten und festen Stoffen auch Büschelentladung beobachten kann, so ist zu erwarten, daß man bei fortschreitender Kenntnis auch hier Funkenspannungen verschiedener Art wird unterscheiden müssen.

Literatur. *Umfassende Zusammenstellung, wenn auch von anderen Gesichtspunkten aus als voranstehend zugrunde gelegt, verbunden mit erschöpfenden Literaturnachweisen siehe in dem Werke von* ***J. Stark***, *„Die Elektrizität in Gasen". — Vgl. ferner noch* ***M. Toepler***, *Ann. d. Phys. 1900 und Elektrotechnische Zeitschrift 1907. —* ***W. Weicker***, *Dissertation Dresden 1910. —* ***W. Petersen***, *Hochspannungstechnik. — Ueber Gleitfunkenbildung siehe* ***M. Toepler***, *Ann. d. Phys. 1898, 1906, 1907 sowie Physikalische Zeitschrift* **8**, *1907.*

M. Toepler.

Funktionelle Anpassung.[1]

Einleitung. A. Einige Haupttatsachen der funktionellen Anpassung. 1. Passiv fungierende Gewebe: Bindegewebe. Knochen. Knorpel. 2. Aktiv fungierende Gewebe. 3. Blutgefäße. B. Hauptpunkte der Theorie der funktionellen Anpassung.

[1]) Siehe hierzu auch den Artikel „Entwickelungsmechanik" von Herbst. Kapitel: „Funktionelle Anpassung und Ontogenese".

Einleitung. Der Begriff „funktionelle Anpassung“ ist von W. Roux, dem Begründer der Entwickelungsmechanik, in den Jahren 1878/1881 aufgestellt und analysiert worden. Dieser Forscher versteht hierunter kurz gefaßt: Anpassung von lebenden Teilen an die Funktion durch Ausübung der Funktion. Anpassung von Lebewesen oder Lebensteilchen an irgendwelche Umstände heißen solche Veränderungen, die die Dauerfähigkeit der Lebewesen oder Lebensteilchen unter diesen Umständen herstellen oder erhöhen.

Die funktionelle Anpassung betrifft die Quantität, Qualität, äußere Gestalt und innere Struktur der betreffenden lebenden Teile (der Zellen, Gewebe, Organe).

Schon lange war es bekannt, daß vermehrter Gebrauch von Organen diese an Masse bedeutend zunehmen läßt, daß verminderter Gebrauch im entgegengesetzten Sinne wirkt, daß Uebung die Qualität der Leistung erheblich zu steigern vermag und umgekehrt. Neu aufgedeckt aber wurde von Roux die allgemeine gestaltende Wirkung der Funktion auf die funktionierenden Teile, neu war vor allem das biologische Prinzip, durch welches die Vorgänge bei der funktionellen Anpassung ihre rationelle Erklärung fanden. Die folgende Darstellung wird sich daher im wesentlichen auf Roux' Untersuchungen zu stützen haben.

Bevor wir den Einfluß der Funktion auf die Gestaltung der funktionierenden Teile durch einige Haupttatsachen zu erhärten versuchen, müssen wir feststellen, was wir hier unter „Gestalt“ verstehen werden. Wenn sich ein Muskel bei seiner Tätigkeit kontrahiert, so verändert er seine Gestalt in sehr erheblicher Weise. Er wird bedeutend kürzer und dicker, als er vorher war. Diese Gestaltsveränderung ist nur eine vorübergehende. Hat der Muskel seine Leistung vollbracht, so nimmt er wieder seine ursprünglichen Dimensionen an. Solche Gestalten, die den einzelnen Phasen einer Funktion entsprechen, nennt Roux „funktionelle Wechselgestalten“. Sie sind nicht der Gegenstand unserer Untersuchung.

Wir befassen uns vielmehr mit der „Eigengestalt“ der Gebilde, die ihre morphologische Eigentümlichkeit darstellen. Diese Eigengestalt ist nur annähernd die des Ruhezustandes, sie ist nicht immer leicht ohne weiteres zu erkennen. So müssen wir z. B. bei den Skelettmuskeln nicht allein von der Kontraktion bei der Bewegung eines Skeletteiles gegen einen anderen absehen, sondern auch von seinem minimalen, im Leben fast dauernd vorhandenen Erregungszustand, seinem Tonus.

Die Anpassung der Eigengestalt an die Funktion bewirkt die „funktionelle Gestalt“ eines Gebildes. Die „funktionelle Struktur“ ist nach Roux diejenige innere Struktur der Gewebe und Organe, „die sich der Funktion des Organes so anschmiegt, daß sie bloß die Linien ‚stärkster‘ Funktion insubstantiiert und daher die gegebene Funktion mit dem Minimum an Material oder mit dem gegebenen Material das Maximum an Funktion leistet“.

A. Einige Haupttatsachen der funktionellen Anpassung.

Werfen wir einen Blick auf die wesentlichsten Gewebsarten des Wirbeltierkörpers, so erkennen wir leicht, daß sie sich bezüglich der Funktion in zwei Gruppen scheiden: die Stützsubstanzen auf der einen Seite, das Bindegewebe, der Knorpel und die Knochen, leisten Arbeit in mehr passiver Weise, durch Widerstand gegen mechanische Beanspruchung; das Muskel-, Nerven- und Drüsengewebe auf der anderen Seite wirkt aktiv durch Produktion lebender Energien.

In beiden Gruppen ist die Wirkungsweise der funktionellen Anpassung erkennbar. Aus mancherlei Gründen aber ist die Erforschung der ersten Gruppe leichter gewesen und hat reichere Resultate gezeitigt.

Es sei gleich hier ein wichtiges Gesetz, das sich aus den Tatsachen ableiten läßt und sich wie ein roter Faden durch die Lehre von der funktionellen Anpassung zieht, vorangestellt, das von Roux aufgefundene Gesetz von der dimensionalen Aktivitätshypertrophie und Inaktivitätsatrophie der Organe: „Verstärkte Tätigkeit vergrößert ein Organ bloß in derjenigen resp. denjenigen Dimensionen, welche die Verstärkung der Tätigkeit leisten.“ Und entsprechend formuliert gilt es für die Inaktivitätsatrophie.

1. Passiv fungierende Gewebe. Wir wenden uns nun zur Schilderung der funktionellen Anpassung der einzelnen Gewebe. Wir werden im allgemeinen zuerst die Beschreibung und funktionelle Deutung von besonders wichtigen Strukturen, die wir als normale Produkte beim Menschen oder anderen Wirbeltieren auffinden, geben in dem Bewußtsein, daß die Eigenart dieser Strukturen ihre funktionelle Entstehung wohl nahelegt, sie aber keineswegs beweist.

Zum Nachweise der funktionellen Anpassung ist stets das Experiment notwendig — „Experimenta naturae“ stehen natürlich Laboratoriumsversuchen gleich —; unsere Aufgabe wird es sein, auch auf sie hinzuweisen.

1a) Bindegewebe. Der Elementarbestandteil des Bindegewebes, der die Funktion in letzter Linie zu leisten hat, ist die Binde-

gewebsfibrille. Viele Fibrillen werden durch eine Kittsubstanz zu Fasern zusammengefaßt. Die Fibrillen sind imstande, Zug in ihrer Längsrichtung und — in geringerem Grade — Druck senkrecht hierzu zu widerstehen. Sie ermangeln fast jeder Strebe- und Biegungsfestigkeit.

Einfachste bindegewebige Organe sind parallelfaserige Sehnen und Bänder. Sie werden nur auf Zug in einer Richtung in Anspruch genommen. Dem ist die Anordnung der Fasern angepaßt; sie liegen in der Zugrichtung.

Schon hier bei denkbar einfachsten Verhältnissen haben wir einer besonderen funktionellen Eigentümlichkeit zu gedenken. Es kann vorkommen, daß die die Sehnenfasern spannenden Muskelfasern nicht alle zu gleicher Zeit oder in der gleichen Intensität wirken. In solchen Fällen müßte eine Verschiebung der Sehnenfaserbündel gegeneinander, sogenannte Abscherung, eintreten, wenn nicht durch Uebertreten von Fasern schräg aus dem einen Sehnenbündel zum anderen hiergegen Widerstand geleistet würde. In der Einrichtung der „Abscherungsfasern" haben wir also eine wichtige funktionelle Struktureigentümlichkeit zu sehen.

Bei den **echten Fascien**, das heißt den die Muskeln umhüllenden Häuten (fälschlich werden mit diesem Namen auch Sehnenausbreitungen, Aponeurosen belegt), finden wir zwei senkrecht aufeinander stehende Fasersysteme. Das eine System verläuft quer zum Muskel, das andere längs zu ihm. Wenn der Muskel sich kontrahiert, so spannt er die ihn umgebende Hülle in vielen Richtungen, am stärksten aber in der queren und danach in der hierzu senkrechten Richtung. In den Bindegewebsfasern der Fascie sind also nur die beiden Richtungen stärkster Beanspruchung insubstantiiert, alle anderen Linien geringerer Zugspannung sind nicht durch Fasersysteme repräsentiert. Wir finden hier also eine echte funktionelle Struktur vor, bei der mit dem Minimum an Material das Maximum der Leistung erzielt wird (s. oben die Definition der funktionellen Struktur S. 421).

Ein hochkompliziertes bindegewebiges Organ hat **Roux** in der **Schwanzflosse des Delphins** beschrieben und analysiert. Die kurze hier folgende Schilderung gibt nur das gröbste der äußerst feinen Verhältnisse wieder.

Die Delphinflosse, über deren äußere Form ein Blick auf Figur 1, auf welcher die Umrisse einer Hälfte des Organs dargestellt sind, orientieren muß, wird in ihrer Achse durch eine Reihe beweglicher knöcherner Wirbel gestützt. Die beiden seitlichen Flossenflügel sind bindegewebiger Natur. Man kann an jedem Flügel 3 übereinander gelagerte Schichten erkennen, eine dorsale äußere, eine ventrale äußere, beide von nur geringem Dickendurchmesser, und zwischen diesen eine mächtige mittlere Schicht, deren eigentümliche Dickenverhältnisse aus einem Schnitt (Fig. 2) hervorgehen.

In den beiden äußeren Schichten verlaufen „radiäre" Fasern. Das sind Bindegewebsbündel, die von der Achse des Organes her nach dem vorderen und hinteren Flossenrand in sehr charakteristischen Bogenlinien ausstrahlen (Fig. 1). Die Bündel werden nach den Flossenrändern schmäler, da ein Teil der Fasern sich in die mittlere Schicht einsenkt.

Die mittlere Schicht wird durch sehr komplizierte bindegewebige Lamellen gebildet, die lotrecht zur Flossenfläche stehen. Sie verlaufen dabei bogenförmig (Fig. 1) derart, daß sie überall

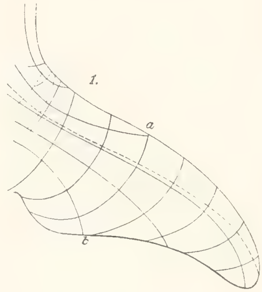


Fig. 1.

die Kurven der „Radiärfasern" der äußeren Schicht senkrecht schneiden. Wenn wir eine solche Lamelle auf einem geeigneten Schnitt von der Fläche her betrachten (s. Fig. 2), so



medial — hinten

lateral — vorn

Fig. 2.

sehen wir hier in den lateralen zwei Dritteln des Schnittes 2 schräge Fasersysteme, die von der dorsalen Seite der Flosse zur ventralen ziehen und sich auf diesem Wege senkrecht überkreuzen. In der Nähe der äußeren Schichten biegen sie in Richtungen parallel zu diesen um. In dem medialen Drittel des Schnittes sehen wir ebenfalls zwei senkrecht aufeinander stehende Fasersysteme. Hier finden wir die sogenannten „Bogenfasern", d. h. Fasern, die parallel der Oberfläche der Flosse hinziehend dem bogenförmigen Verlaufe der Lamelle folgen. Sie sind hinten-medial an den hinteren Wirbeln befestigt, biegen vorn-lateralwärts an der Grenze zwischen mittlerem und medialen Drittel der Lamellen zum Teil in die schrägen Fasersysteme um, setzen zum anderen Teil ihre Richtung, die schrägen Fasern durchziehend, nach vorn-lateral fort. Diese Bogenfasern werden in ihrem medial-hinteren Abschnitt von einem System kurzer dorsoventraler Fasern senkrecht gekreuzt.

Die Lamellen sind sehr dicht aneinander geschichtet und durch Austausch von schrägen Bündeln innig miteinander verbunden.

Die die Flosse bewegenden Muskeln senden ihre langen, röhrenförmig ineinander steckenden Sehnen zu beiden Seiten der Schwanzwirbelsäule herab und setzen sich an den einzelnen Wirbeln derart an, daß jeder Wirbel selbständig gegen die anderen bewegt werden kann, und strahlen zum Teil in die äußeren Schichten der Flossenflügel ein.

Das volle Verständnis dieser Struktur als einer funktionellen ist nur durch eingehendes Studium der Rouxschen Untersuchung möglich. Hier sei nur soviel mitgeteilt, daß die Aufgabe besteht, bei den gegebenen, beschränkten Eigenschaften des Materials — Zugfestigkeit in der Längsrichtung, geringere Druckfestigkeit in der Querrichtung der Fibrillen — die Struktur einer biegungsfesten Platte zu deduzieren, die in Form und Befestigung der Flosse annähernd entspricht. — Stellt man sich eine längliche parallelepipedische Platte vor, die in ihrer Mitte in einen Schraubstock eingespannt ist, und denkt man sie von oben her gleichmäßig belastet, so wird diese Biegungsbeanspruchung der Platte zu zerlegen sein in Zugbeanspruchung der oberen, Druckbeanspruchung der unteren Schichten und Beanspruchung der einzelnen Schichten auf Abscherung gegeneinander.

Die auf Zug beanspruchten Schichten sind leicht aus dem uns zur Verfügung stehenden zugfesten Material durch Einstellung seiner Fasern in die Richtung des Zuges herzustellen. Anders steht es mit der Druckbeanspruchung. Ihr kann nur Genüge geleistet werden durch Anordnung der Fasern senkrecht zur Druckrichtung, und zwar am besten, wie von Roux näher gezeigt wird, durch Anordnung der Fasern in Lamellen, die senkrecht zu den Zugfasern der oberen Schichten stehen müssen. In den Lamellen müssen die Fasern, um der Pressung genügend Widerstand leisten zu können, in zwei senkrecht sich kreuzenden Fasersystemen angeordnet sein. Der Abscherung der Lamellen gegeneinander wird durch Austausch schräg sie verbindender Faserpaare begegnet.

Da die Biegungsbeanspruchung nicht bloß von oben nach unten, sondern auch in umgekehrter Richtung erfolgt, so ist auch auf der Unterseite ein Zugfasersystem, wie auf der Oberseite hinzuzufügen. Das Drucklager bedarf dabei keiner Veränderung, nur muß es mit beiden Zugschichten durch schräge Fasern scherfest verbunden sein.

Die Besonderheiten in der Form der Flosse, in der Beweglichkeit ihres Achsenskelettes, in der Eigentümlichkeit ihrer Bewegungsart, die in einer Kombination von Schlag- und Ruderbewegung besteht, bedingen die charakteristischen Kurven der Fasern und Lamellen, die von dem konstruierten Schema abweichen. Alles Genauere muß in der Originalarbeit gelesen werden.

Das Resultat der Untersuchung ist die Einsicht, daß bei der Schwanzflosse des Delphins mit an sich nicht biegungsfestem Material ein sehr biegungsfestes Organ von der Natur hergestellt worden ist, das durch seine Struktur in vollkommenster Weise an seine Funktion angepaßt ist und in dem die Biegungsfestigkeit durch Zugwirkung der Muskeln fortwährend in einer dem Bedürfnis der Lokomotion entsprechenden Weise über das Organ abläuft.

Die Aufgabe des Experimentes war es, zu prüfen, ob die Funktion, also ob Zugwirkung die Richtung der Bindegewebsfasern, vor allem auch ihre Quantität beeinflußt und eventuell in welcher Weise dies geschieht. O. Levy hat nach diesen Gesichtspunkten das junge Bindegewebe, das sich nach Schnittverletzungen bildet, untersucht und gefunden, daß nach scharfer Durchtrennung einer Achillessehne nur dann ein starkes parallelfaseriges, sehnenähnliches Bindegewebe in der Richtung der alten Fasern zwischen den Stümpfen sich ausbildet, wenn der kräftige intermittierende Zug der Schenkelmuskulatur auf das junge Narbengewebe einwirken kann, daß aber ein sehr viel dünnerer, d. h. atrophischer, wenn auch parallelfaseriger Strang sich hier entwickelt, wenn die zugehörigen Muskeln nach Durchschneidung ihrer Nerven nur einen geringeren, dauernden Zug durch ihre Schrumpfung ausüben. Wird der Zug nach Durchschneidung der Achillessehne durch Exstirpation der zugehörigen Muskeln fast aufgehoben, so ist die Bildung von Bindegewebsfasern verzögert, vermindert und späterhin ihre Richtung ungeordnet.

Wird nach Durchschneidung der Achillessehne und nach Exstirpation der zugehörigen Muskeln durch einen quer angefügten Seidenfaden ein quer gerichteter Zug ausgeübt, so bildet sich ein Bindegewebsstrang in der neuen Zugrichtung aus.

Mit diesen Versuchen ist der Einfluß der Funktion auf die Struktur des Bindegewebes, solange es sich im Jugendzustand befindet, erwiesen (älteres Bindegewebe ist durch veränderte Funktion nicht so leicht zu entsprechendem Umbau seiner Struktur zu veranlassen).

Lange und andere haben Muskeln durch Seidenfäden mit gewählten neuen Ansatzstellen am Knochen befestigt und gesehen, daß nach einiger Zeit des Funktionierens des Muskels der Seidenfaden von kräftigen Zügen junger Bindegewebsfasern umgeben ist, die als eine neugebildete Sehne aufgefaßt werden müssen. Schepelmann hat zwischen Sehnenstümpfe ein Stück einer Vene genäht und gefunden, daß das eingeheilte Gewebsstück durch die Funktion — den Zug der Muskeln — sich sehnenähnlich umbildet.

Diese Versuche der praktischen Chirurgen zeigen, daß die Lehre von der funktionellen Anpassung nicht allein einen theoretischen, sondern auch einen sehr bedeutenden praktischen Wert besitzt. Roux hat besonders

hierauf hingewiesen und der „funktionellen Orthopädie“ die Wege gewiesen.

1b) Knochen. Die Elementargebilde des Knochens sind wie beim Bindegewebe leimgebende Fibrillen; jedoch kommt hier etwas wesentliches hinzu; die Fibrillen sind durch eine kalkhaltige Zwischensubstanz miteinander verbunden (v. Ebner) und bilden so ein starres, vielseitig widerstandsfähiges Gewebe. Druck und mit Druck kombinierter Zug sind die für den Knochen in Frage kommenden Hauptbeanspruchungsweisen. Hiergegen Widerstand zu leisten ist also ihre Hauptfunktion. Wenn also bei diesem Gewebe funktionelle Anpassung stattfindet, dann müssen Gestalt und Struktur den hauptsächlichsten Druck- und Zugwirkungen entsprechen, sofern Druck und Zug in stets annähernd gleicher Weise wiederkehren. Das ist im allgemeinen der Fall. H. v. Meyer und Cullmann haben diese Beziehungen zuerst am Oberschenkelknochen des Menschen entdeckt.

Die Form des Schaftes der langen Röhrenknochen entspricht im allgemeinen der statischen Aufgabe sehr vollkommen dadurch, daß die kompakte Knochensubstanz mantelartig um den Markraum gelegt ist. Denn nur die peripheren Teile eines Stabes nehmen die Druck- und Zugkräfte, die bei der Belastung durch Durchbiegung entstehen, auf. Die Anhäufung von Knochensubstanz in der Achse der Säule würde eine Materialvergeudung, einen Widerspruch gegen das schon mehrfach ausgesprochene Maximum-Minimumprinzip bedeuten.

Wir finden jedoch in der Form der Knochen häufig nicht das reine Ideal der funktionellen Gestalt ausgebildet. Vielmehr haben wir Abweichungen festzustellen, die afunktionell bedingt sind. So zeigt sich der Querschnitt der Tibia des Menschen von dreieckiger statt der theoretisch zu erwartenden ovalen Form. Ursache hierfür sind die Nachbarbeziehungen zu den massigen Muskeln des Unterschenkels.

Die funktionelle Struktur der Knochen tritt in hervorragender Weise in der Spongiosa zutage. Roux unterscheidet nach funktionellen Gesichtspunkten eine Reihe von Haupttypen der Spongiosaformen, die alle nur aus wenigen Arten von Bausteinen, Röhrchen, Kugelschalen, Plättchen und Bälkchen aufgebaut sind. Das wichtigste der Einteilung sei hier kurz wiedergegeben. 1. Die Röhrenspongiosa besteht aus sich innig berührenden gleichgerichteten Knochenröhrchen und leistet Widerstand für Beanspruchung in einer Hauptrichtung, hauptsächlich in der der Achse des Röhrchens. Man findet sie z. B. im Wirbel. 2. Die Maschenspongiosa ist entweder rundmaschig (Kugelschalenspongiosa), für starken Wechsel der Beanspruchungsrichtung nach vielen Seiten, z. B. im Kopf der Kugelgelenke dicht unter der Oberfläche; oder sie ist rechteckigmaschig und kann als solche rechtwinklige Maschen mit geraden Bälkchenzügen aufweisen, für annähernd parallel gerichtete Druck- und Zugbeanspruchung; oder die rechtwinkligen Maschen können von Bälkchenzügen, die in einem oder beiden Systemen gebogen sind, gebildet werden, für Sammlung der Beanspruchung von einem größeren auf einen kleineren Raum und umgekehrt, z. B. im Calcaneus und im Oberschenkelhalse des Menschen.

Gerade der letztgenannte Typus hat die Aufmerksamkeit der Forscher zuerst erregt, und die auffällige Uebereinstimmung der Anordnung der Knochenbälkchen in solchen Fällen mit Trajektorien biegungsfester Krahnkonstruktionen hat den Anstoß zur Erforschung des statischen Baues der Knochen gegeben.

Den mikroskopischen Bau des Knochens hat W. Gebhardt nach funktionellen Gesichtspunkten in einer Reihe von Arbeiten untersucht.

Den direkten Beweis dafür, daß wirklich die statische Funktion die Struktur der Knochen wesentlich beeinflußt, ist zuerst von Jul. Wolff erbracht worden. Er fand und erkannte nämlich, daß in Fällen schiefer Zusammenheilung gebrochener Knochenabschnitte unter dem Einfluß der veränderten Belastung sich allmählich eine neue Struktur ausbildet, die den neuen Verhältnissen ebenso fein angepaßt sein kann, wie die frühere Struktur es für die frühere Beanspruchung war.

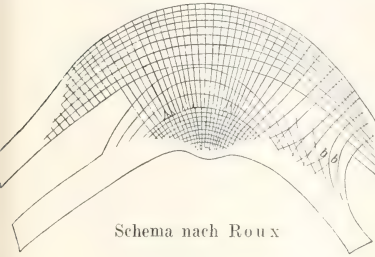
Einen besonders interessanten, überaus komplizierten Fall hat Roux eingehend analysiert. Es handelt sich um eine knöcherne Kniegelenksankylose des Menschen, bei welcher die inneren Condylen des Femur und der Tibia durch eine neugebildete Knochenmasse in einem Beugungswinkel von 80° solid miteinander verbunden waren. Die Beanspruchung dieses Knochenwinkels erfolgte im Leben im allgemeinen auf Biegung.

In den Längsschnitten durch dieses Präparat konnte Roux sehr charakteristische neugebildete, funktionelle Strukturen feststellen. Es würde zu weit führen, alle drei aufgefundenen Strukturtypen hier zu schildern. Wir wollen uns mit dem als zweiter Typus bezeichneten begnügen.

Die vordere und die hintere Compacta des Femur- und des Tibiaendes gehen jede selbständig in die neugebildete Knochenmasse über (s. Fig. 3). In dieser müssen wir drei Balkensysteme unterscheiden. Erstens finden wir starke parallele Bogenzüge, die die vordere Compacta des Femurendes mit der vorderen Compacta des Tibiaendes verbinden. Sie sind dicht unter der vorderen Oberfläche am dichtesten. Zweitens

finden sich in sehr ähnlicher Weise zwischen der hinteren Compacta beider Knochenenden nach vorn konvexe Bogenzüge. Sie sind hinten am dichtesten. Hierzu kommen drittens Züge, die radiär von der konvexen vorderen zur konkaven hinteren Seite konvergierend verlaufen und auf den beiden anderen Systemen im allgemeinen senkrecht stehen.

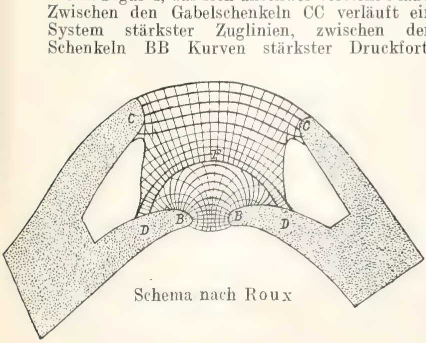
Um zu prüfen, ob die durch die Knochenbalkenzüge insubstantiierten Linien den Linien stärksten Druckes und Zuges bei der Biegungsbeanspruchung entsprechen, verwendete Roux eine ingeniöse Methode, die in unserem speziellen Falle folgendermaßen anzuwenden ist. Zwischen zwei gabelförmig ausgeschnittene Holzteile, die



Schema nach Roux

Fig. 3.

in ihrer Gestalt die vordere und hintere Compacta von Femur und Tibia darstellen, wird eine Gummiplatte als Repräsentant der neugebildeten Knochenmasse angebracht. Die Oberfläche der Gummiplatte wird mit einer mäßig dicken Schicht erstarrenden Paraffins versehen. Nähert man nun die beiden Holzgabeln einander, entsprechend einer Biegung des ganzen Modells, so wird die Gummiplatte deformiert; dabei erscheinen in der oberflächlichen Paraffinschicht eine Reihe von Linien, die in gesetzmäßigen Beziehungen zu den Linien stärksten Druckes und Zuges stehen. Leitet man aus ihnen die Hauptdruck- und -zuglinien ab und zeichnet sie in ein Schema ein, so erhält man das Bild wie in Figur 4, das sich unschwer verstehen läßt. Zwischen den Gabelschenkeln CC verläuft ein System stärkster Zuglinien, zwischen den Schenkeln BB Kurven stärkster Druckfort-



Schema nach Roux

Fig. 4.

pflanzung. Zug- und Druckbeanspruchung sind also durch getrennte Liniensysteme ausgeprägt. Beide sind durch ein rechtwinklig zu ihnen stehendes System verbunden, dessen Entstehung auf Druckwirkung zurückzuführen ist. Denn bei der vorgenommenen Bewegung suchen sich die Schichten zwischen CC und zwischen BB einander zu nähern und üben so einen Druck aufeinander aus.

Unter Vernachlässigung einiger unwesentlichen Einzelheiten, die zu erörtern hier zu weit führen würde, können wir feststellen, daß die in unserem Modell aufgefundenen Linien stärksten Druckes und Zuges den Knochenbalkenzügen in unserem Präparat sehr genau entsprechen. Hiermit ist der Beweis erbracht, daß in der neu gebildeten Knochenmasse die Bälkchen sich nur in den Richtungen stärksten Druckes und Zuges ausgebildet haben, daß also mit dem aufgewandten Material das Maximum an Leistungsfähigkeit hergestellt worden ist.

Um die Anpassung der „Länge“ der Knochen an bestimmte Funktionsweisen zu prüfen, ließ Roux durch Fuld und Knickmeyer die Beinknochen von Hunden messen, welche ohne Vorderbeine geboren waren. Die Tiere mußten ähnlich den Känguruhs sitzen und hüpfend sich bewegen. Die Känguruhs haben im Verhältnis zum Oberschenkel- sehr lange Unterschenkelknochen. Bei den känguruhartig sich haltenden und bewegenden Hunden hatte sich nach Fuld die Proportion von Oberschenkel und Unterschenkel in deutlich ausgesprochener Weise dem Känguruhtypus angenähert. Solche Hunde, die daher auch Känguruhhunde genannt werden, sind das erste erwiesene Beispiel einer direkten Anpassung, wie sie von Lamarck für die Umwandlung der Tierformen angenommen worden ist.

1c) Knorpel. Die funktionelle Struktur des Knorpels ist uns bisher unbekannt geblieben. Doch hat auch dieses Gewebe seinen Platz in der Lehre von der funktionellen Anpassung gefunden. Seine Funktion im nichtembryonalen Zustand ist es, der Abscherung verbunden mit Druck oder Zug Widerstand zu leisten. — So finden wir z. B. an den Gelenkenden, wo die bezeichnete Beanspruchung statthat, konstant Knorpel. — Es gibt pathologische Verhältnisse, in welchen die Bedingungen von Abscherung verbunden mit Druck gegeben sind, nämlich bei den Pseudarthrosen, Zuständen, bei welchen die Enden eines gebrochenen Knochens sich nicht solid miteinander verbunden haben, sondern gegeneinander verschieblich bleiben. Hier sind in der Tat die gegeneinander bewegten und zugleich aufeinander gedrückten Knochenenden mit einer Knorpelschicht überzogen.

2. Aktiv fungierende Gewebe. Die Lehre von der funktionellen Anpassung bei der

dynamischen Gebilden bedarf mehr noch als die bei den Stützsubstanzen des weiteren Ausbaues. Doch gibt es auch hier eine Reihe erwähnenswerter Tatsachen. Roux und Strasser haben den quergestreiften Muskeln eingehende Untersuchungen gewidmet. Das Gesetz der dimensionalen Aktivitätshypertrophie tritt hier in besonders hellem Lichte hervor. Ueber die Regulation von Dicke und Länge der Muskelfasern sagt Roux zusammenfassend: „Durch Ueberwindung im Mittel größerer Widerstände werden die Muskeln bloß dicker, durch Ausübung größerer mittlerer Verkürzung werden sie morphologisch länger."

Die Vorgänge der dimensionalen funktionellen Inaktivitätsatrophie lassen sich an den Skelettmuskeln schön verfolgen. Bei der nach Nervendurchschneidung auftretenden Degeneration der Muskelfasern sind aber wohl neben funktionellen Momenten noch andere Einflüsse wirksam.

Jores und A. Schmid transplantierten Muskelgewebe und verfolgten sein Schicksal, wenn es nachher regelmäßig elektrisch zur Funktion gereizt wurde, und wenn es sich selbst überlassen wurde. Das faradisch erregte Stück heilte ein, das sich selbst überlassene wurde ausgestoßen. Doch liegen die Verhältnisse bei der Einheilung nicht ganz einfach, da Regenerationsprozesse mitspielen.

Bei den glatten Muskelfasern zeigt sich im Aufbau vieler Hohlorgane (Ureter, Magen, Darm usw.) eine Zerfällung in zwei senkrecht aufeinander stehende Systeme, wie wir sie bei den statischen Organen als so charakteristische funktionelle Strukturen kennen gelernt haben; auch hier hat sie ähnliche, in das Dynamische übertragene Bedeutung. Abweichungen von diesem Bautypus, z. B. bei dem Uterus des Menschen, sind auf die besonderen Anforderungen an dieses Organ zurückzuführen.

Wenn in pathologischen Verhältnissen eine Verengung des Lumens eines solchen Hohlorgans eintritt, z. B. am Pylorus des Magens, so daß für die fortbewegenden Kräfte der glatten Muskulatur Hindernisse entstehen, deren Ueberwindung Mehrarbeit und zwar häufig wiederholte Mehrarbeit erfordert, so tritt eine manchmal sehr bedeutende Hyperplasie der Muskelfasern ein, welche die Mehrarbeit zu leisten haben.

Am Muskelmagen der Gans haben Roux und Schepelmann die atrophierende Wirkung herabgesetzter Funktion nachweisen können. Babák hat eine Abhängigkeit der Länge des Darmes von der Qualität der Nahrung bei Froschlarven experimentell bewiesen, die in gewissen Grenzen als funktionell bedingt aufzufassen ist.

Bei den Drüsen ist die funktionelle Hyperplasie an sich zweifellos nachgewiesen. Das dimensionale Verhalten ist begreiflicherweise hier sehr schwer zu verfolgen.

3. Blutgefäße. Die Blutgefäße stehen in der Mitte zwischen den aktiv und passiv fungierenden Organen und erfordern eine gesonderte Besprechung. Ihre funktionelle Gestalt ist von Roux 1878/79 entdeckt worden. Er fand, daß der Ursprungsteil eines Arterienastes kegelförmige Gestalt besitzt und in seiner Form der Form des „frei aus hydrodynamisch gestalteter (ovaler) seitlicher Oeffnung des Stammes ausspringenden Strahles" entspricht. Auch die Richtung des Asturspungskegels geschieht entsprechend hydrodynamischen Kräften. Aus dieser kurzen „Ursprungsrichtung" geht das Gefäß in die vielmals längere „Verlaufsrichtung", die von der Lage seines Versorgungsgebietes (also nicht hydrodynamisch) bestimmt wird, in sanftere Biegung über.

Ferner hat Roux gefunden, daß bei der Astabgabe in gesetzmäßiger Weise eine Ablenkung des Stammes nach der entgegengesetzten Seite stattfindet; er hat eine Reihe von Regeln aufstellen können, nach welchen die verschiedenen Grade der Ablenkung bestimmt werden können. Er hat schließlich gezeigt, daß auch diese Gestaltsverhältnisse den hämodynamischen Kräften entsprechen.

Untersucht man die vitale Reaktionsweise der Zellen, die die Gefäßwände bilden, insbesondere die der Endothelien, so erkennt man, daß sie, vorzüglich geeignet den Blutdruck aufzunehmen, dem Blutstoße wenn irgendmöglich auszuweichen suchen. Aus dieser gegebenen (vererbten) Reaktionsweise folgt, daß die Blutgefäßwandungen sich den hydrodynamisch vorgeschriebenen Formen anschmiegen müssen. Es ist ersichtlich, daß bei solcher Anordnung der Gefäßwand zum strömenden Inhalt die Reibung auf ein Minimum beschränkt wird. Es darf bei Betrachtung der funktionellen Gestalt der Blutgefäße aber nicht vergessen werden, daß die Blutgefäße innerhalb des Organismus Nachbarbeziehungen ausgesetzt sind, die die funktionell ideale Gestalt abzuändern imstande sind.

Die Struktur der Gefäßwand — wir berücksichtigen hier nur die Arterien — ist deutlich eine funktionelle. Ihre Aufgabe ist es hauptsächlich, dem Blutdruck Widerstand zu leisten. Dem entspricht vor allem eine Ringfaserlage aus glatten Muskeln zur Aufnahme der Ringspannung und eine Längsfaserlage aus elastischen, Bindegewebs- und Muskelfasern, um der durch den Blutdruck erzeugten Längsdehnung zu begegnen. Da Ring- und Längsspannung stets gleich-

zeitig auftreten, so ist eine vollkommene Trennung beider Schichten nicht erforderlich. Beide Lagen aber müssen unverschieblich gegeneinander sein, wie sie es in der Tat auch sind.

Länge, Weite und Wandungsdicke der Blutgefäße sind in hohem Maße abhängig von der Funktion und passen sich ihr unter veränderten Verhältnissen gemäß dem Gesetz der dimensionalen Aktivitätshypertrophie an.

Die Funktion der Länge der Arterie ist die, das Blut von der Ursprungsstelle nach der Verbrauchsstelle zu leiten. Wenn ein Organ seine Lage durch Wachstum oder pathologische Dislokation verändert, so verlängert sich das blutzuführende Gefäß, indem entsprechend der bewirkten Dehnung neue Teilchen in der Längsrichtung eingefügt werden. Aber die Weite und Wandungsdicke werden hierdurch nicht verändert.

Die Dicke der Gefäßwand ist abhängig von der Stärke des Blutdruckes. Steigt der Blutdruck allmählich an und behält für längere Zeit die erreichte Stärke, so werden die Gefäßwände stärker beansprucht; sie verdicken sich infolgedessen sowohl in der Ringschicht als auch in der Längsschicht, durch Vermehrung ihrer Elemente aber nur in der Querrichtung (bei abnorm schneller Steigerung des Blutdruckes kommt es zugleich zu einer Dehnung in der Längsrichtung, die sich durch Gefäßschlängelung ausdrückt).

Auch die Weite der Blutgefäße unterliegt, unabhängig von der Länge und Wandungsdicke, dem Gesetze der funktionellen Anpassung; jedoch liegen die Verhältnisse hier nicht ganz einfach. Thoma hat auf Grund seiner Untersuchungen den Schluß gezogen, daß die Weite der Blutgefäße von der Stromgeschwindigkeit abhängt. Roux hat hiergegen wesentliche Bedenken erhoben und den Nachweis geführt, daß die Weite eines Blutgefäßes abhängt von dem Verbrauch in dem versorgten Parenchymgebiet. Roux stellt sich den Vorgang kurz so vor: Steigt in einem Körperteile der Verbrauch an Nahrungsstoffen z. B. durch erhöhte Tätigkeit, so wird auf nervösem Reflexwege eine Erweiterung der Kapillaren und zuführenden Blutgefäße herbeigeführt, wie allgemein bekannt ist. Ist der Nahrungsbedarf eines Körperteiles dauernd (oder mit nur kurzen Remissionen) erhöht, so wird die nervös vermittelte Erweiterung der zuführenden Arterien ebenfalls eine andauernde sein. Zunächst ist diese neue Weite der Blutgefäße nur eine durch nervöse Mechanismen vermittelte „Wechselgestalt" (s. oben). Durch entsprechende Vermehrung der Wandungselemente wandelt sie sich in Eigengestalt um. Die Regulation der Wandungsdicke des weiter gewordenen Gefäßes erfolgt durch den Blutdruck.

Die funktionelle Anpassung der Blutgefäße (hier sind nur die Arterien berücksichtigt worden) ist nach diesen Ausführungen eine typisch dimensionale. Sie läßt sich besonders schön am Kollateralkreislauf, der nach Unterbindung eines größeren Arterienastes sich ausbildet, erhärten.

Auch die Experimente mit Gefäßtransplantationen haben für die funktionelle Anpassung wichtiges Material ergeben (Fischer und Schmieden).

B. Hauptpunkte der Theorie der funktionellen Anpassung.

Zur Erklärung der Massenzunahme der Gewebe und Organe bei vermehrtem Gebrauch hat man vor Roux' Untersuchungen angenommen, daß die bei der Funktion an den aktiv tätigen Organen zu beobachtende Hyperämie eine Ueberernährung bedinge und so die Hypertrophie und Hyperplasie der Teile hervorrufe. Diese Annahme hat Roux kritisch beleuchtet. Wenn auch Hyperämie und Hypertrophie resp. Hyperplasie häufig als zwei aufeinander folgende Zustände festgestellt werden können, so ist man mit dem Nachweis des „post hoc" noch weit von dem Beweise des „propter hoc" entfernt.

Es steht zwar fest, daß bei Geweben im embryonalen und Jugendzustande durch stärkere Blutzufuhr eine Steigerung ihres Wachstums erzeugt wird. Andererseits muß es heute wenigstens für die aktiv tätigen Organe als anerkannte Tatsache gelten, daß in der Lebensperiode, in welcher das selbständige Wachstum aufgehört hat, eine noch so reichliche Durchblutung allein eine Massenzunahme der Gewebe nicht bewirken kann.

Nicht die Fülle des im Blute angebotenen Nährmaterials veranlaßt die Gewebe solches aufzunehmen, sondern bestimmte innere Zustände, die man kurz als ihren Nahrungshunger bezeichnen kann.

Aber selbst wenn dies nicht für alle Gewebsarten erwiesen wäre, so wäre man doch nie imstande mit Hilfe der funktionellen Hyperämie gerade die wichtigsten Erscheinungen der funktionellen Anpassung zu erklären. Wir brauchen nur an das Gesetz der dimensionalen Aktivitätshypertrophie zu denken, das wir oben kennen gelernt haben, um zu sehen, in welche Verlegenheit die Hyperämiehypothese geraten muß. Warum wird gerade nur in der oder den Dimensionen angebaut, in welcher die Funktion geleistet wird und in den anderen oder der anderen nicht? Warum wird der Muskel bei andauernder Uebung nur dicker und nicht länger? Die Hyperämie erfolgt ja

nicht bloß in den Dimensionen des Querschnittes, sondern auch in der Längsrichtung der Fasern. Wäre sie die Hauptursache der Zunahme des Muskels, so müßte er nicht bloß dicker, sondern auch länger werden. Die Hyperämiehypothese versagt also hier vollständig.

Erinnern wir uns an die feinen Strukturen der Knochenspongiosa, die oben beschrieben worden sind. Hätte Hyperämie diese Bildungen in ihrem charakteristischen Aufbau erzeugt, so müßte der Verlauf der feineren Blutgefäße und der Kapillaren den Richtungen, in welchen die Knochenbälkchen angebaut worden sind, entsprechen. Das ist nicht der Fall. Dazu kommt noch, daß die Maschenweite der Knochenspongiosa häufig eine viel engere ist als die des Kapillarnetzes. So widersprechen auch hier die Tatsachen der angefochtenen Hypothese.

Roux hat demgegenüber seine Lehre von der trophischen Wirkung des funktionellen Reizes aufgestellt. Wir wissen, daß in jedem wirklich lebenstätigen Teilchen durch den Lebensprozeß in einer Phase Stoff verbrannt, dissimiliert, in der zweiten Phase durch Aufnahme neuen Materials (Assimilation) das Zerstörte wieder aufgebaut wird.

Das geschieht in jedem Augenblick, doch ist der Umsatz bei besonderer Tätigkeit der Teilchen lebhafter als in der Ruhe. Nun läßt sich erkennen, daß bei wiederholter gleichartiger Mehrarbeit eines Lebensteilchens nicht bloß die bei der Leistung verbrauchte Substanz wieder assimiliert wird, sondern dazu noch ein Plus gebildet wird. Es findet also unter solchen Umständen eine Ueberkompensation des Verbrauchten statt.

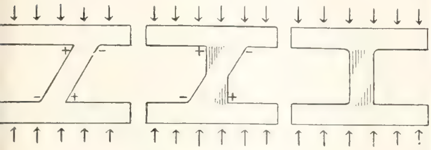
Die Ausübung der Funktion wirkt demnach als trophischer Reiz auf die lebende Substanz, welche die Funktion vollzieht (wird aber eine gewisse Grenze in der Häufigkeit oder Stärke der Funktion überschritten, so findet eine Schädigung statt).

Die Gewebe der Wirbeltiere sind für ihre spezifischen Funktionen sehr fein differenziert. Bei ihnen ist der trophische Reiz der Funktion nicht bloß zur eventuellen Ueberkompensation des Verbrauchten erforderlich, er ist sogar meist für ihre normale Stoffbilanz unentbehrlich. Sinkt er unter ein gewisses Minimum oder bleibt er lange oder gänzlich aus, so sind die Lebensteilchen nach der Phase der Dissimilation, die ja auch in der Ruhe stattfindet, nicht mehr imstande, das Verbrauchte vollständig zu ersetzen; es tritt eine mehr und mehr sich steigernde Unterbilanz, eine Stoffverminderung oder gänzlicher Schwund ein. Kurz gesagt: die differenzierten Gewebe sind für ihre Erhaltung auf ein gewisses Maß des trophischen Reizes, den die Funktion ausübt, angewiesen. Erhöht sich in einer größeren Zeiteinheit der trophische Reiz mit der Steigerung der Funktion (die die Grenze der Schädigung nicht überschreitet), so tritt Hypertrophie der funktionierenden Teile ein (Aktivitätshypertrophie); sinkt der funktionelle Reiz in solcher Zeiteinheit unter ein lebenserhaltendes Minimum, so greift Atrophie Platz (Inaktivitätsatrophie).

Mit diesem Prinzip wird es uns möglich sein, das Tatsachenmaterial der funktionellen Anpassung zu verstehen. Fassen wir das Gesetz der dimensionalen Aktivitätshypertrophie ins Auge. Wenn ein Organ eine Funktion (aktiv oder passiv) ausübt, so werden die entfalteten Kräfte in vielen Fällen nicht nach allen Richtungen des Raumes in der gleichen Intensität wirken, sondern in gewissen Richtungen am stärksten, in anderen weniger stark oder gar nicht. Halten wir uns an das bestimmte Beispiel einer Muskelfascie (genügend entfernt von dem Gelenk, so daß der von dieser Stelle ausgehende Längszug nicht in Betracht kommt). Nehmen wir an, die Fasern dieser Fascie verliefen in regelloser Weise ohne Innehaltung bestimmter Richtungen, und lassen wir nun den ihr zugehörigen parallelfaserigen Muskel sich verdicken. Hierdurch wird die Fascie mechanisch in Anspruch genommen, ihre Funktion ist es, der erzeugten Spannung Widerstand zu leisten. Diese Spannung verläuft nicht in allen Richtungen in derselben Intensität. Sie ist am stärksten in der Richtung quer zur Muskelfaser und wenn in dieser Richtung starker Widerstand geleistet wird, am zweitstärksten rechtwinklig dazu, also längs des Muskels. In allen anderen Richtungen ist sie schwächer. Die Fasern der Fascie, die in den Linien stärkster Spannung liegen, werden von dem trophischen Reiz der Funktion am stärksten getroffen und werden daher bei häufiger Wiederholung der Kontraktion desselben Muskels hypertrophieren resp. durch Vermehrung ihrer Elementarbestandteile hyperplasieren. Dasselbe gilt dann für die dazu rechtwinklig gerichteten Fasern. Sind einmal die beiden Hauptspannungsrichtungen durch Verstärkung der betreffenden Bindegewebsfaserzüge ausgeprägt, so wird von nun ab die durch Muskelverdickung entstehende Beanspruchung der Fascie von diesen allein aufgenommen, somit wird den Bindegewebsfasern, die in allen anderen Richtungen liegen, der für ihre Existenz nötige trophische Reiz der Funktion entzogen, sie werden sich nicht verdicken und vermehren und daher mehr und mehr zurücktreten. Der Inaktivitätsatrophie unterliegen allerdings gerade Bindegewebsfasern nur in

sehr langen Zeiträumen, während welcher die Beanspruchung ausbleiben muß.

Es sei noch die oben erwähnte wunderbare Anpassung der Knochenspongiosa an neue Gebrauchsweisen erklärt; sie hatte vor 40 Jahren vor allem die denkenden Köpfe in Erstaunen versetzt und zur Annahme eines „zwecktätig" gestaltenden Agens verführt. Roux erklärt diese direkte Anpassung in folgender Weise aus dem erwähnten Prinzip der Aktivitätshypertrophie und der bei Knochen erwiesenen raschen und starken Inaktivitätsatrophie. Wenn ein Knochenbälkchen schief zur Druckrichtung steht (Figur 5), so findet, wie Roux



Schema nach Roux.
Fig. 5.

an einem Gummimodell zeigte, an den spitzen Winkeln, bei ++, Pressung, somit funktionelle Reizung der daselbst befindlichen Knochenbildungszellen (Osteoblasten), infolgedessen Knochenanlagerung statt. An den stumpfen Winkeln, bei — —, ist die Druckwirkung schon an sich viel schwächer, und sie wird um so schwächer, je mehr Knochen bei ++ angelagert worden ist. Der Knochen bei — — wird mehr und mehr entlastet, nicht mehr vom funktionellen Reiz getroffen und infolge seines Atrophierens von den Osteoklasten aufgefressen. Ein Ruhezustand, Gleichgewicht zwischen Gestalt und Funktion, ist erst dann erreicht, wenn das Bälkchen auf diese Weise ganz zur Richtung der (konstanten) Druckrichtung umgearbeitet ist. Was für ein einziges Bälkchen gilt, gilt auch für ein ganzes System von Bälkchen, nur wird hierbei der Prozeß komplizierter sein und daher langsamer verlaufen.

Zwischen den gleichartigen Gewebselementen findet somit in dem geschilderten Bildungsvorgang eine Konkurrenz um den trophischen Reiz statt, bei welcher die günstiger gelegenen einen Vorsprung in der Assimilation gewinnen und dann, einmal stärker geworden, den anderen den Genuß des funktionellen Reizes mehr und mehr entziehen.

Durch zwei Arten gestaltender Reaktion der Gewebe wird so die Selbstgestaltung des „Zweckmäßigen" (besser Dauerfähigen) ohne jede teleologische Hilfsvorstellung in unendlich vielen verschiedenen Fällen verständlich.

Der beschriebene Vorgang findet im Knochen dauernd während des ganzen Lebens statt, im normalen Zustand den Status quo regulierend, in pathologischen Zuständen neue Gestaltungen produzierend.

Dieselbe Ableitung gilt mutatis mutandis für die anderen Gewebe.

Ueber die Größe des funktionellen Reizes ist folgende Unterscheidung anzufügen. Ein funktioneller Reiz muß eine bestimmte Größe erreichen, um eine Struktur auszubilden, wir nennen sie den „Bildungskoeffizienten". Dem steht der „Erhaltungskoeffizient" des funktionellen Reizes gegenüber. Das ist diejenige mittlere Stärke des funktionellen Reizes in einer gewissen größeren Beanspruchungszeit, die zur Erhaltung eines Organs oder Organteils in Größe, Struktur und Qualität nötig ist. Der Erhaltungskoeffizient ist im allgemeinen kleiner als der Bildungskoeffizient, aber bei den verschiedenen Geweben in sehr verschiedenem Grade.

Wir haben zum Schlusse den Geltungsbereich der Lehre von der funktionellen Anpassung zu besprechen. Werden alle funktionellen Gestaltungen während der Ontogenese allein durch die Funktion bestimmt und hervorgebracht? Um auf diese Frage eine richtige Antwort geben zu können, müssen wir auf die Einteilung des Lebens (abgesehen von Senium) in drei Perioden eingehen, die Roux aufgestellt hat. Wir müssen als erste Lebensperiode die sogenannte „embryonale" bezeichnen, in welcher sich die Gestaltung der Teile durch „besondere" gestaltende, d. h. nichtfunktionelle Kräfte vollzieht (meist unter Selbstdifferenzierung der Organe, die aber ihrerseits durch Wirkungen der Unterteile aufeinander, durch sogenannte abhängige Differenzierung geschieht). Hier wirken die bereits im Keimplasma enthaltenen Faktoren, die Formbildung wird durch vererbte, uns im einzelnen noch unbekannte Mechanismen bestimmt.

Ihr steht gegenüber die dritte Periode, die des rein funktionellen Lebens. In ihr spielen sich vor allem die Vorgänge ab, die der Gegenstand dieses Aufsatzes waren; in ihr bringt die funktionelle Anpassung Neugestaltungen und Umgestaltungen hervor und in ihr beherrscht der funktionelle Reiz Quantität und Qualität der Gewebe.

Zwischen diesen beiden Perioden steht die vermittelnde zweite, in welcher zwar noch die „besonderen" embryonalen gestaltenden Kräfte wirksam sind, in welcher aber auch schon die Tätigkeit der Organe begonnen hat, und somit die Ausübung der Funktion ihren gestaltenden Einfluß

nach den oben geschilderten Prinzipien geltend machen muß.

Für jedes Organsystem sind die Grenzen dieser Periode sehr verschieden und erst im einzelnen noch zu ermitteln. Für die Blutgefäße z. B. wird die Funktion schon in sehr früher embryonaler Zeit, sobald nämlich nach Ausgestaltung des Herzens, der Hauptblutbahnen und eines reichen Kapillarnetzes die Pulsationen beginnen, Bedeutung für ihre Formbildung gewinnen.

Viele Gestaltungen andererseits, die man vielleicht zunächst für rein funktionell bedingt anzusehen geneigt sein möchte, sind fast ganz durch vererbte Faktoren bestimmt, so z. B. die Form der Gelenke.

Der Hauptgeltungsbereich für die Lehre von der funktionellen Anpassung ist die dritte Periode, jedoch hat sie auch in der zweiten ein beachtenswertes, aber noch genauer abzugrenzendes Feld.

Sollte sich in Zukunft herausstellen, daß Neugestaltungen, die durch die Funktion während des Individuallebens erworben worden sind, auf spätere Generationen übertragen werden können, dann würde Roux' Lehre von der funktionellen Anpassung für die Abstammungslehre die größte Bedeutung zukommen.

Literatur. ***W. Roux,*** *Ueber die Verzweigung der Blutgefäße des Menschen. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd.* **12**, *1878.* — ***Derselbe,*** *Ueber die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd.* **13**, *1879.* — ***Derselbe,*** *Der züchtende Kampf der Teile oder die „Teilauslese" im Organismus. Leipzig 1881.* — ***Derselbe,*** *Beiträge zur Morphologie der funktionellen Anpassung. I. Struktur eines hoch differenzierten bindegewebigen Organes (der Schwanzflosse des Delphins). Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1883.* — ***Derselbe,*** *Beiträge zur Morphologie der funktionellen Anpassung. II. Ueber die Selbstregulation der „morphologischen" Länge des Skelettmuskels des Menschen. Jen. Zeitschr. f. Naturw.,* **16**, *N. F., Bd.* **9**, *1883.* — ***Derselbe,*** *Beiträge zur Morphologie der funktionellen Anpassung, III. Beschreibung und Erläuterung einer knöchernen Kniegelenksankylose. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1885.* — ***Derselbe,*** *Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen, 1. u. 2. Bd. Leipzig 1895. Nr. 1 bis 6 sind in der Fassung der Ges. Abh. verwertet.* — ***Derselbe,*** *Anpassungslehre, Histomechanik und Histochemie. Virch. Arch. f. path. Anat., Bd.* **209**, *1912.* — ***A. Oppel,*** *Ueber die gestaltliche Anpassung der Blutgefäße unter Berücksichtigung der funktionellen Transplantation. Mit einer Originalbeigabe von W. Roux. Heft* **10** *der Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmechanik der Organismen, herausgegeben von W. Roux. Leipzig 1910.* — ***J. Wolff,*** *Das Gesetz der Transformation der Knochen, Berlin 1892, s. auch Virch. Arch., Bd.* **50**, *1870.* — ***F. A. M. W. Gebhardt,*** *Ueber funktionell wichtige Anordnungsweisen der gröberen und feineren Bauelemente des Wirbeltierknochens. Arch. f. Entw.-Mech., Bd.* **11** *und* **12**, *1901. S. auch seine Arbeiten im Arch. f. Entw.,* **16**, **20**, **30** *(Festschrift für W. Roux).* — ***E. Fuld,*** *Ueber Veränderungen der Hinterbeinknochen von Hunden infolge Mangels der Vorderbeine. Arch. f. Entw.-Mech., Bd.* **11**, *1901.* — ***O. Levy,*** *Ueber den Einfluß von Zug auf die Bildung faserigen Bindegewebes. Arch. f. Entw.-Mech., Bd.* **18**, *1904, s. auch Verh. d. anat. Gesellsch. in Halle 1902.* — ***L. Jores,*** *Ueber den Einfluß funktionellen Reizes auf die Transplantation von Muskelgewebe. Verh. d. deutsch. path. Gesellsch. in Leipzig 1909. Jena 1909.* — ***B. Fischer und V. Schmieden,*** *Experimentelle Untersuchungen über die funktionelle Anpassung der Gefäßwand. Frankf. Zeitschr. f. Pathol., Bd.* **3**, *1909.*

O. Levy.

Funktionswechsel bei Tieren.

1. Wesen, Ursachen, Prozeß. 2. Funktionswechsel bei Zellen (inkl. Protozoen) und Geweben. 3. Funktionswechsel bei Organen. a) Cölenteraten. b) Vermes. c) Mollusken. d) Echinodermen. e) Tunikaten. f) Arthropoden. α) Kiemen und Tracheen. β) Fettkörper. γ) Darmtractus. δ) Flügel. ε) Extremitäten. g) Vertebraten. α) Integument. β) Skelett. γ) Darmtractus und Respirationsorgane. δ) Urogenitalsystem. ε) Extremitäten.

1. Wesen, Ursachen, Prozeß. Man spricht von Funktionswechsel da, wo ein morphologisches Element im Laufe seiner Geschichte funktionell aus seiner ursprünglichen Entwickelungsrichtung herausgedrängt ist. Jeder Entwickelungsprozeß ist mit Funktionsänderung verknüpft, die sich im Effekt als Anpassung (vgl. auch den Artikel „Funktionelle Anpassung") charakterisiert. Funktionswechsel und Funktionsänderung werden gemeinhin als gleichbedeutend gebraucht, decken sich aber streng genommen nicht. Funktionsänderung stellt sich im allgemeinen als eine Funktionsspezialisierung dar, d. h. ein ursprünglich einheitliches Organ mit komplexer Funktion differenziert sich derart, daß die Gesamtheit seiner Verrichtungen in ihre Elemente aufgelöst und diese getrennt an sich herausbildende Unterbezirke des Stammorgans gebunden werden oder schwinden. Nur in besonderen Fällen tritt an Stelle der Funktionsspezialisierung der Funktionswechsel, d. h. ein Organ gibt die ihm eigentümliche Funktion zugunsten einer anderen, ihm bislang fremden Verrichtung auf, es wird funktionell ein neues und reiht sich einer ganz anderen funktionellen Organkategorie ein. Funktionswechsel hat

also zur Folge, daß morphologisch gleichwertige Organe (homologe Organe) funktionell ungleichwertig werden und daß andererseits Organe, die sich genetisch nicht aufeinander zurückführen lassen, die gleiche Funktion erfüllen (analoge Organe); vgl. den Artikel „Brutpflege". Die Anpassung analoger Organe an die gleiche Funktion kann zu weitgehender Aehnlichkeit ursprünglich verschieden gearteter Organe führen (Konvergenz).

Die Ursachen des Funktionswechsels sind in den gleichen Faktoren zu suchen, die alle Anpassungserscheinungen bestimmen: im Wechsel in der Lebensweise, in Veränderungen in der Umgebung, im Klima usw.

Der Prozeß des Funktionswechsels beginnt mit einer Funktionserweiterung: die neue Funktion tritt in Form einer Nebenfunktion zur ursprünglichen hinzu. Allmählich wird die neue zur Hauptfunktion, verdrängt die Primärfunktion und kann diese schließlich ganz zum Schwinden bringen. Wird die Sekundärfunktion später durch eine Tertiärfunktion usw. abgelöst, so liegt ein wiederholter Funktionswechsel vor (s. unten). Rückläufiger Funktionswechsel führt zu atavistischen Erscheinungen.

Der Funktionswechsel ist indessen praktisch wie theoretisch nicht unbegrenzt. Er findet seine Schranke in dem funktionellen Werte der Organe und dem Grade ihrer Differenzierung. Je höher ein Organ histologisch steht, je wertvoller es dem Individuum ist, um so eher bleibt es seiner Funktion erhalten. Nervensystem und Sinnesorgane liefern sehr wenige Fälle von Funktionswechsel. Der Organwert steht ferner in direktem Verhältnis zu seiner Exklusivität. Der Wert des einzelnen ist um so geringer, je mehr Organe gleicher Funktion im Organismus vertreten sind. Die Extremitäten der Arthropoden bieten uns die weitaus meisten Beispiele für Funktionswechsel. Der Funktionswechsel erhöht sowohl den Wert der von ihm betroffenen wie der bleibenden Organe. Er bedingt eine stärkere Inanspruchnahme und damit höhere Ausbildung der letzteren und führt die ersteren einer dem Organismus wichtigeren Funktion zu.

Das Hauptmaterial für Fälle von Funktionswechsel liefert uns die Phylogenie. Funktionswechsel in der Ontogenie findet nur dann statt, wenn der Organismus im Laufe seiner Entwickelung eingreifende Wandlungen in seinen Lebensgewohnheiten und Metamorphosen durchmacht (s. unten). In neuester Zeit wurde Funktionswechsel auch in einigen Fällen auf experimentellem Wege erzielt (s. unten die Beispiele bei Zellen und Geweben).

Funktionswechsel findet sowohl im Pflanzen- wie im Tierreich statt, soll hier im Speziellen jedoch nur auf zoologischem Gebiet behandelt werden. Da der Umwandlungsprozeß alle organisierten Systeme mit Ausnahme ihrer höchsten Stufe, nämlich der Organismen selbst (hier handelt es sich höchstens um Funktionsspezialisierung, vgl. den Artikel „Polymorphismus") betreffen kann, ergibt sich die Einteilung des Stoffes von selbst. Aufgenommen wurden nur typische Beispiele für Funktionswechsel, d. h. solche, bei denen die funktionelle Geschichte der betroffenen Organe genügend klargestellt und eine Verwechslung mit Funktionsspezialisierung nicht zu befürchten ist.

2. Funktionswechsel bei Zellen (inkl. Protozoen) und Geweben. Die Zelle kann entweder in ihren Teilen oder als Ganzes einen Funktionswechsel erfahren. Beispiele für den ersteren Fall liefern die Protozoen, besonders die höher organisierten Formen, bei denen sich der Funktionswechsel im Laufe der Phylogenie an den Zellorganen abspielt, aber auch im individuellen Leben auftreten kann. So wird das bei der Fortpflanzung beteiligte, bei somatischen Prozessen im allgemeinen ruhende Centrosoma bei vielen Flagellaten nach der Zellteilung zum Blepharoplasten, einem Stützorgan der Geißel. Stammesgeschichtlich sind die Borsten und Cirren, mit deren Hilfe sich die hypotrichen Infusorien kriechend und laufend auf der Unterlage fortbewegen, als verschmolzene und umgewandelte, der Schwimmbewegung dienende Cilien aufzufassen. Das gleiche gilt für die in den Dienst der Nahrungsaufnahme getretene adorale Wimperzone der Heterotrichen und Peritrichen. Bei Stentor und verwandten Formen erfahren gewisse Cilien eine starke Verlängerung und werden zu stillstehenden Tasthaaren und Tastborsten. Ephelota gemmipara Hertw., eine marine Podophryide, besitzt lange, spitze Greiftentakeln, die aus den neben ihnen noch an demselben Tier vorkommenden Saugtentakeln hervorgegangen sind. Eigentümlich ist der Funktionswechsel, den die als Angriffswaffen bekannten Trichocysten bei einigen holotrichen Infusorien durchzumachen scheinen. Sie werden in der Umgebung des Mundes zu starren Schlundstäbchen und bilden in ihrer Gesamtheit einen den Weg der Nahrung regulierenden Reusenapparat, dessen Elemente nicht mehr ausgeschleudert werden können (nach Tönniges). — Ein Fall von Funktionswechsel, der nicht ein Zellorgan, sondern ein Zellprodukt betrifft, wird bei der chlorophyllführenden Flagellatenart Ponchetia beschrieben. Hier wandelt sich ein Paramylumkörnchen, also ein Zwischenprodukt der Assimilation, zu einem linsen-

artigen Körper um, der dem Pigment des Stigmas angelagert wird.

Funktionswechsel der ganzen Zelle kommt nur bei Metazoen vor und beschränkt sich selten auf einzelne Zellen. Im allgemeinen erstreckt sich die funktionelle Ablenkung auf ganze Zellkomplexe und Gewebe. Indessen sah man auch bei experimentellen Eingriffen einzelne Zellen unter den veränderten Lebensbedingungen in neue Bahnen gelenkt werden und an Stelle des zerstörten ein anders geartetes Plasmaprodukt heranbilden. So gingen z. B. Schleimzellen eines drüsigen Verbandes nach einem operativen Eingriff zur Hornproduktion über. Bekannt ist auch, daß die Nährzellen in den Keimdrüsen vieler Tiere als abortive Eier aufzufassen sind.

Der mit Gewebsmetamorphose oder Metaplasie verbundene Funktionswechsel größerer Zellverbände spielt in der Ontogenie der Stützgewebe eine hervorragende Rolle. Gallert- und Bindegewebe, Knorpel und Knochen machen eine zusammenhängende Reihe aus, deren Elemente sich ineinander umwandeln können. Den Anfang der Reihe bildet das aus dem sich zwischen den Keimblättern anlegenden Mesenchym hervorgehende Gallertgewebe, dem das faserige Bindegewebe infolge einer Aenderung im Stoffwechsel der Zellelemente folgt. Die bis dahin Mucin absondernden Gallertzellen produzieren hinfort Kollagen. Auf einer späteren Entwickelungsstufe gewinnen die Bindegewebszellen stärkere Affinitäten für Kalksalze. Diese verbinden sich mit dem Kollagen und der Effekt ist die Umwandlung des Bindegewebes in Knochen. In ganz analoger Weise können Wechsel im Wahlvermögen der Zellen aus Bindegewebe Knorpel (Ablagerung von Chondrin) oder Speichergewebe (Ablagerung von Fett) hervorgehen lassen.

Der normalen, ontogenetischen Metaplasie steht die Gewebsmetamorphose gelegentlich regenerativer Prozesse zur Seite. Auch hier kann Funktionswechsel eine Rolle spielen. So wachsen bei Triton bei der Linsenregeneration die Pigmentzellen des Irisrandes, also Elemente des Blendapparates, zu langen Linsenfasern aus und treten damit in den Dienst der Lichtbrechung. Dabei ist besonders bemerkenswert, daß die Iriszellen entwickelungsgeschichtlich von der Wandung des ersten Hirnbläschens abstammen, jetzt aber eine Funktion übernehmen, die normalerweise metamorphosierten Körperepithelzellen zukommt.

3. Funktionswechsel bei Organen. Die letztgenannten Beispiele leiten bereits über zum Funktionswechsel der Organe. Dieser (vgl. den Artikel „Organe des tierischen Körpers") ist mit mehr oder minder bedeutenden gestaltlichen und histologischen Wandlungen verknüpft, die um so eingreifender sind, je weniger die neue Funktion mit der bisherigen verwandt ist. So bleiben die Nephridien der Anneliden (s. unten) stets Ausleitungsbahnen für Produkte der Leibeshöhle, und Form wie Struktur ist dementsprechend bei Genital- und Exkretionsnephridien wenig different. Einen Schritt weiter bedeutet die Umwandlung des Kriechfußes der Urmollusken in den Schwimmfuß der Heteropoden und Pteropoden (s. unten). Hier ist die Gestalt des Stammorgans aufgegeben, der Fuß bleibt aber Lokomotionsorgan, und die Natur seiner Gewebe ändert sich daher nicht. Im extremsten Fall des Funktionswechsels erfährt das Organ nicht nur morphologisch, sondern auch histologisch eine völlige Neugestaltung (vgl. unten: die Halteren der Fliegen). Die innere Umformung der Organe kann entweder dadurch herbeigeführt werden, daß eine besondere Art Nebengewebe auf Kosten des Hauptgewebes heranwächst und dieses verdrängt (Umwandlung eines Muskels zur Sehne) oder dadurch, daß infolge Metaplasie das Hauptgewebe selbst Struktur und Funktion ändert (Umwandlung des corpus adiposum zu Leuchtorganen, s. unten). Den mit einem Gewebewechsel verbundenen Funktionswechsel könnte man (vgl. den Artikel „Organe des tierischen Körpers" S. 338) als eigentlichen Funktionswechsel oder Funktionswechsel im engeren Sinne dem nur mit morphologischen Umgestaltungen verbundenen Funktionswechsel, dem „funktionellen Formwechsel" gegenüberstellen.

Beispiele für Funktionswechsel bei Organen liefert jede Metazoenklasse. Es wurde hier daher eine systematische Anordnung gewählt, in der allerdings die Arthropoden und Vertebraten bei weitem am meisten hervortreten. Bemerkenswert ist, daß Funktionswechsel durchweg in erster Linie die systematisch wichtigsten Charaktere der Gruppen trifft: bei den Coelenteraten die Tentakeln, bei den Anneliden die Parapodien und Nephridien, bei den Mollusken Fuß und Schale, bei den Echinodermen die Skelettstacheln und die Füßchen, bei Arthropoden und Vertebraten die Extremitäten.

3a) Coelenteraten. Unter den Coelenteraten lassen sich die Randkörper der Trachymedusen und der Scyphomedusen auf Tentakeln zurückführen. Diese haben eine starke Längenreduktion erfahren, werden teilweise vom Schirmrand überdeckt und scheinen ihre Beweglichkeit ganz eingebüßt zu haben. Sie haben ihre Tastfunktion verloren und sind dafür in den Dienst des Gehör- und Gesichtssinns getreten. Die entodermale Tentakelachse

bildet die Otolithen, der ektodermale Ueberzug die Sinneszellen.

3b) Vermes. Wenn man davon absieht, daß bei den Mermithiden der Mitteldarm zu einem Fettkörper, bei den Zwergmännchen der Rotatorien zu einem soliden, den Hoden einbettenden Gewebsstrang wird, zeigen sich bei den Würmern besonders zwei Organsysteme von Funktionswechsel betroffen: die Nephridien und die Cirren der Anneliden. Die Nephridien sind ursprünglich Exkretionsorgane. Sekundär übernehmen sie daneben bei den meisten Chätopoden in einigen Segmenten die Ableitung der Genitalprodukte (Stadium der Funktionserweiterung), zuweilen aber findet eine strenge Scheidung in exkretorische und Genitalnephridien statt. So sind bei den Terebelliden die Nephridien der vorderen Thorakalregion sehr groß, ihre Wimpertrichter klein: sie fungieren bloß als Nieren. In der hinteren Region dagegen bleiben die Nephridialkanäle klein, besitzen einen großen Trichter und leiten die Geschlechtsprodukte ab. — Die Cirren stellen dorsale und ventrale fadenförmige Anhänge an den Parapodien der Polychaeten dar und sind als Tast- oder Bewegungsorgane anzusprechen, geben indessen ihre Primärfunktion oft zugunsten anderer Verrichtungen auf. So erfahren die Rückencirren bei den Aphroditiden eine flächenhafte Verbreiterung und bilden sich zu breiten Schuppen (Elytren) um, welche ein schützendes Dach zusammensetzen. Am Mundsegment entwickeln sich die Cirren ganz allgemein zu umfangreichen Gebilden, den Cirri tentaculares, die mit den Tentakeln des Kopflappens in den Dienst der Nahrungsaufnahme treten können. Bei den Serpuliden finden sich häufig zu einem gestielten Deckel umgewandelte Mundtentakeln, welche beim Zurückziehen die Wohnröhre des Tieres verschließen. Bei einigen Spirorbisarten dient die Höhlung des Deckels gleichzeitig als Brutraum für die Eier.

3c) Mollusken. Der Fuß der Mollusken ist zur Hauptsache eine Differenzierung des Hautmuskelschlauchs und steht stets im Dienst der Lokomotion. Während er aber primär zu einer breiten Kriechsohle abgeplattet ist und seine ursprüngliche Funktion auch bei den Urmollusken und den meisten Schnecken beibehält, ist er bei den marinen Heteropoden und Pteropoden zu umfangreichen Flossen oder Rudern umgestaltet, welche die Tiere in undulierende Bewegung versetzen resp. flügelartig auf- und abbewegen und so geschickt durch das Wasser gleiten. Auch bei den Tintenfischen dient ein Teil des Fußes zum Schwimmen, ist hier aber in einen muskulösen Trichter umgewandelt, durch den das in die Mantelhöhle aufgenommene Wasser herausgepreßt wird. Der Rückstoß treibt das Tier nach rückwärts im Wasser fort. Noch weiter geht die Metamorphose bei anderen Teilen des Cephalopodenfußes. So lassen sich die Arme nur noch auf Grund ihrer Innervierung vom Molluskenfuß ableiten. Funktionell dienen sie teilweise noch der Ortsbewegung, zum anderen Teil sind sie in den Dienst des Nahrungserwerbs getreten und zu mächtigen Greiforganen mit Haftapparaten umgestaltet oder vermitteln gar die Uebertragung der Geschlechtsprodukte. Bei Tremoctopus und Argonauta geht die Anpassung an diese Aufgabe soweit, daß sich der mit den Spermatophoren beladene Arm vom Männchen loslöst und als sogenannter Hectocotylus selbständig das Weibchen aufsucht und den Samen in die Mantelhöhle einführt. Eine ganz ähnliche Aufgabe wie dem hektokotylisierten Cephalopodenarm fällt dem rechten Fühler der bekannten Süßwasserschnecke Paludina zu: der bei den Weibchen noch als Sinnesorgan funktionierende Kopfanhang ist beim Männchen zum Penis geworden. Eine der ursprünglichen recht fernliegende Funktion haben auch 2 Arme des Octopoden Argonauta übernommen. Während 6 Arme in Bau und Leistung dem allgemeinen Typus folgen, hat ein Paar eine flächenhafte Verbreiterung erfahren und dient zum Halten der sekundären Schale, in der der Körper des Tieres ruht. Es wird behauptet, daß auch die Abscheidung der Schale diesem Armpaar zufällt. — Die Schale ist ursprünglich ein Schutzorgan für den Körper der Weichtiere und bleibt im allgemeinen dieser Funktion treu. Sekundär kann sie daneben noch andere Aufgaben übernehmen, als Insertionspunkt für die Retraktoren (die meisten Schnecken und viele Cephalopoden) und Schließmuskeln (Lamellibranchier) dienen oder als hydrostatischer Apparat (Nautilus). Nur bei den Pholadiden hat ein ganz eklatanter Funktionswechsel stattgefunden. Bei Teredo navalis L., dem Schiffsbohrwurm, ist die primäre Schale auf den vordersten Teil des Körpers beschränkt und bildet einen Raspelapparat, mit dem das Tier in das Holz der Häfen und Schiffe eindringt. Die bohrenden Formen unter den Schnecken erzwingen sich ihren Weg auf ganz andere Weise, nämlich mit Hilfe eines freie Schwefelsäure enthaltenden Sekrets (Dolium, Natica). Da dieses in den Speicheldrüsen produziert wird, liegt auch hier Funktionswechsel vor. — Als letztes Beispiel für Funktionswechsel bei Mollusken sei dann noch darauf hingewiesen, daß bei den Pulmonaten die Mantelhöhle aus einem Schutzorgan für

die Kiemen selber zum respiratorischen Apparat geworden ist (Lungenschnecken).

3d) Echinodermen. Bei den Echinodermen dienen die Ambulakralanhänge den mannigfachsten Verrichtungen, der Respiration in Gestalt der Ambulakralkiemen (Seeigel usw.), der Lokomotion als Ambulakralfüßchen (allgemein mit Ausnahme der Crinoideen und Ophiuroideen), dem Nahrungserwerb als Tentakeln (Holothurien und Crinoideen) und dem Geruch als die unpaaren Fühler am Ende der Ambulakren (Seesterne, Seeigel und Schlangensterne). Oft finden sich auch mehrere der genannten Funktionen an einen Ambulakralanhang gebunden, und die meisten dürften außerdem als Tastwerkzeuge fungieren. Da indessen die Entstehungsgeschichte des Ambulakralgefäßsystems noch ebensowenig klargestellt ist, wie die Phylogenie des ganzen Echinodermenstammes, läßt sich zurzeit nicht entscheiden, wieweit Funktionswechsel hier gestaltend eingegriffen hat. Dagegen sind bei den Stachelhäutern einige recht klare, das Skelett betreffende Fälle von Funktionswechsel bekannt geworden. Der Hautpanzer der Echinodermen dient ursprünglich als Körperschutz. Bei den meisten Seeigeln treten nun einige Skelettplatten in der Umgebung des Mundes in Beziehung zum Darmkanal. Sie wandeln sich in spitze, von Schmelzsubstanz überzogene Zähne um und bilden in ihrer Gesamtheit den als „Laterne des Aristoteles“ bekannten Kauapparat. — Bei den Seeigeln, Seesternen, und Schlangensternen wird der durch die Skelettplatten angebahnte Körperschutz durch mannigfach gestaltete Stacheln verstärkt. Einige dieser Stacheln sind aber auf dem Wege des Funktionswechsels zu eigentümlichen, zangenartigen Organen, den Pedicellarien, geworden, denen die Reinhaltung des Körpers zuzufallen scheint. Andere haben sphäroidische Gestalt angenommen (Sphaeroidien), ein Wimperkleid erhalten und dienen als Sinnesorgane, wahrscheinlich dem statischen Sinn.

3e) Tunicaten. Als Beispiel für Funktionswechsel bei Tunicaten sei auf die Umwandlung des Vorderdarmes in eine Kieme hingewiesen. Der Sauerstoff wird durch die Kiemenwandung dem vom Mund aufgenommenen Wasser entnommen, das durch seitliche Spalten in der Darmwand nach außen abfließt, während die Nahrung von einem Flimmerband erfaßt und dem Oesophagus zugeleitet wird.

3f) Arthropoden. Die Arthropoden, als die vielgestaltigste und formenreichste Metazoenklasse bietet auch die weitaus meisten und bekanntesten Beispiele für Funktionswechsel, der sich auf alle Organkategorien des Körpers erstreckt, vorzüglich aber die Extremitäten betrifft. Aus der Fülle des Materials kann hier nur auf die interessantesten Beispiele aufmerksam gemacht werden.

α) Kiemen und Tracheen sind ursprünglich Respirationsorgane, und zwar atmen die wasserbewohnenden Formen im allgemeinen durch Kiemen, die landlebenden durch Tracheen. Im allgemeinen behalten nun die sekundär das Wohnelement vertauschenden Formen die Atmungsorgane der Vorfahren bei. Nur bei Birgus latro Hbst., dem Kokosnußräuber, einem zum Landleben übergegangenen Krebs, sind die Kiemen fast ganz geschwunden, und die Kiemenhöhle ist in eine Art Lunge verwandelt, deren Wandung von einem respiratorischen Gefäßnetz überzogen ist (vgl. die Atemhöhle der Lungenschnecken). Andererseits haben sich bei manchen wasserlebenden Insektenlarven (Libellen und Eintagsfliegen, Netzflügler, einige Schmetterlinge und Fliegen und unter den Käfern die Gyriniden) die Stigmen geschlossen, und die Sauerstoffaufnahme erfolgt durch blatt- oder fadenförmige, von Tracheenverästelungen durchsetzte Körperanhänge, also kiemenähnliche Bildungen, die ihrer Doppelnatur entsprechend die Bezeichnung Tracheenkiemen führen. Zuweilen werden Teile des Tracheensystems der Respiration ganz entfremdet. So bilden sich bei guten Fliegern (Hymenopteren, Dipteren) im Hinterleib weite Luftsäcke heraus, die funktionell mit den gleichnamigen Apparaten der Vögel übereinstimmen. Der Mückenlarve Corethra plumicornis Fabr. ermöglichen 4 derartige Tracheenblasen das horizontale Schweben im Wasser. Auch sei darauf hingewiesen, daß bei den Tympanalorganen der Heuschrecken eine Tracheenblase als Resonanzapparat wirkt.

β) Dem Fettkörper fällt die Speicherung der Reservestoffe und die Verpackung der Organe zu. Sekundär sind aus ihm die Leuchtorgane der Lampyriden und des Cucujo (Pyrophorus noctilucus L.) hervorgegangen. Das Leuchtgewebe unterscheidet sich von dem benachbarten corpus adiposum histologisch ziemlich wenig, wenn man von seinem Reichtum an Harnsäure und den zahlreichen Tracheenverästelungen absieht.

γ) Der Darmtraktus als Ganzes genommen bleibt seiner Aufgabe als Verdauungsorgan immer erhalten und geht nur in seinen Teilen zuweilen zu einer anderen Funktion über. So birgt der Mastdarm die Tracheenkiemen der Aeschna- und Libellulalarven und das Atemwasser, für dessen regelmäßige Erneuerung er durch pumpende Bewegungen sorgt. Bei Dytiscus

soll der blinddarmförmige Anhang des Rektums nach Rungius der Larve die mit den Häutungen verbundene auffallende Größenzunahme ermöglichen. Das Organ dringt nachweislich bei der Häutung bis in den Kopf des Tieres vor und scheint mit seinem flüssigen Inhalt die junge Körperhaut aufzupumpen.

δ) Die Flügel der Insekten sind in beiden Paaren ursprünglich Flugorgane und häutig. Erst sekundär ist bei den Käfern das erste Paar zu den derben Deckflügeln oder Elytren erstarrt, die, zum Fluge mehr oder weniger untauglich, den Schutz der Hinterflügel und des Abdomens übernehmen. In extremen Fällen (viele Laufkäfer) verwachsen die Elytren in der Mittelnaht und dienen nunmehr ausschließlich als fester Rückenpanzer für den Hinterleib. Solche Käfer haben infolge gleichzeitiger Reduktion der Alae das Flugvermögen ganz eingebüßt. — Bei den Fliegen sind die Hinterflügel zu den sogenannten Schwingkölbchen oder Halteren umgebildet, kleinen klöppelförmigen und nervenreichen Gebilden, welche direkt nicht mehr zum Fluge beitragen, aber für die Erhaltung des Gleichgewichts von hervorragender Wichtigkeit sind.

ε) Die Extremitäten sind paarige, gegliederte Anhänge der ventralen Körperseite und ursprünglich Lokomotionsorgane. Da primär jedem Körpersegment ein Extremitätenpaar zukommt, bilden sie nach dem einleitend Bemerkten außerordentlich günstige Angriffspunkte für Funktionswechsel und haben sich dementsprechend sehr mannigfachen Aufgaben angepaßt. Sie bieten auch die bekanntesten Beispiele, wie an einem Organ dem ersten Funktionswechsel ein zweiter und diesem unter Umständen ein dritter folgen kann.

Ontogenetischer Funktionswechsel läßt sich gelegentlich der Metamorphose vieler Crustaceen verfolgen. So schlüpft der Nauplius bei Branchipus mit 3 Paaren typischer Lokomotionsextremitäten aus dem Ei. Im Laufe der Entwickelung wandeln sich aber das 1. und 2. Paar in Sinnesorgane (1. und 2. Antennen), das 3. Paar in Mundwerkzeuge (Mandibeln) um. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei den meisten übrigen Crustaceen, auch bei den Gliedmaßen der Zoëa findet ontogenetischer Funktionswechsel statt.

Phylogenetischer Funktionswechsel hat in jeder Arthropodenklasse stattgefunden und geht in der Regel so weit, daß weniger als die Hälfte der vorhandenen Extremitäten (Ausnahme Myriapoden), und zwar für gewöhnlich die Gliedmaßen der mittleren Körperpartien (Thorax), der Lokomotion erhalten bleiben, und hier bald der Schwimmbewegung (die meisten niederen Crustaceen und sekundär einige Milben, Käfer und Wanzen), bald als Gang-, Lauf-, Sprung- und Grabbeine (Maulwurfsgrille) dienen. Durchweg treten 2 oder mehr Extremitätenpaare in Beziehungen zum Nahrungserwerb und können dabei entweder als typische Mundwerkzeuge (Mandibeln und Maxillen am Kopfe) oder als Hilfsapparate (pedes maxillares der Crustaceen, Rankenfüße der Cirripedien, Scheren der Krebse, Raubfüße der Chilopoden und der Gottesanbeterin, Mantis religiosa) ausgebildet sein. Die Art der Nahrungsaufnahme (Kauen, Lecken, Saugen, Stechen) beeinflußt den Bau der Organe in hohem Grade, und das Studium der Mundwerkzeuge der Arthropoden, besonders der Insekten, gehört zu den interessantesten Kapiteln der vergleichenden Anatomie. Das nähere Eindringen in diese komplizierten Verhältnisse und die zahlreichen, mit den Umwandlungsprozessen verbundenen Beispiele für sekundären Funktionswechsel wird durch eine umfangreiche Spezialliteratur erleichtert.

Die vor den Mundwerkzeugen gelegenen Gliedmaßen des Kopfes sind fast stets zu typischen Sinnesorganen umgestaltet (Ausnahme einige Crustaceen) und dienen als Fühler oder Antennen dem Tastsinn, Geruch und Gehör. Selten erfahren die Fühler einen zweiten Funktionswechsel. Bei Onychocerus albitarsis, einem südamerikanischen Bockkäfer, ist die Fühlerspitze in eine scharfe Waffe umgewandelt und soll die Mündung einer Giftdrüse tragen. In der Nordsee lebt eine Krabbe, Corystes cassivellaunus Leach., welche sich tief in den Sand einbohrt und dann die Fühler zu einer Röhre aneinanderlegt, in der das Atemwasser herbeifließt. Bei den Cirripedien ist die 1. Antenne saugnapfförmig geworden und fixiert die jungen Tiere mit dem Sekret ihrer Zementdrüse zur dauernden sessilen Lebensweise. Bei den Monstrilliden wachsen die 2. Fühler zu tentakelartigen Anhängen aus und entnehmen, vergleichbar den Wurzelausläufern der Rhizocephalen dem Wirtstier die Nahrung.

Bei den Crustaceen tritt sehr häufig ein Teil der Extremitäten in Beziehung zur Respiration und trägt einen besonderen Kiemenanhang (Epipodit). Bei den Asellota wandeln sich die ganzen Abdominalbeine in Kiemen um, deren Schutz das dachförmige erste und letzte Beinpaar übernehmen. Die Außenäste der so metamorphosierten Beine können bei Landlebern ein System tracheenartiger, lateral mündender Räume enthalten, die der Luftatmung dienen. Auch die Tracheenkiemen einer Insektenlarve (Sialis) lassen sich direkt auf Extremitäten zurückführen.

In vielen Fällen treten ein oder mehr

Extremitätenpaare in Beziehungen zum Geschlechtsleben und dienen zum Ergreifen und Festhalten der Weibchen (viele Crustaceen und einige Insekten, besonders wasserbewohnende Formen), zum Uebertragen des Sperma (Crustaceen, Myriopoden, Ricinulei, Spinnen) oder auch zum Tragen der Eier (Decapoden, vgl. den Artikel „Brutpflege“). Die Kämme der Skorpione, metamorphosierte Abdominalextremitäten, fungieren als geschlechtliche Spürorgane.

Bei den Spinnen sind die restierenden Gliedmaßen des Hinterleibs der Sitz der Spinndrüsen, deren Sekret sie mit den letzten Thorakalbeinen verarbeiten.

3g) Wirbeltiere. Bei den Wirbeltieren bieten Integument, Skelett, Darm, Respirationsorgane, Urogenitalsystem und Extremitäten die Angriffspunkte für Funktionswechsel, während Nervensystem, Sinnesorgane, Fettgewebe, Blutgefäßsystem und auch Muskulatur von ihm verschont werden, wenn man von der Entstehung der elektrischen Organe aus kontraktilem Gewebe absieht.

α) Integument. Das Integument bildet ursprünglich eine Schutzdecke des Körpers gegen schädigende Einflüsse von außen her, und diese Bedeutung behalten primär auch seine Bildungen wie Schuppen, Haare und Federn bei. Sekundär werden die Federn der Vögel, vorzüglich die Schwung- und Steuerfedern, zu Hilfsorganen für den Flug, die Haare der Säuger bilden sich in den Stacheln des Igels, Stachelschweins und Ameisenigels zu Verteidigungsorganen um, und die Schuppen der Reptilien erlangen in den Nägeln, Krallen und Hufen den Wert von Angriffs- und Abwehrmitteln. Die Schuppen der Fische führen zu den Zähnen der Mundhöhle, und diese können wiederum sekundär die Beziehungen zum Nahrungserwerb aufgeben und sich in den Hauern und Stoßzähnen zu Waffen umbilden (Elefant, Narwal, Moschustier, Hirscheber, Warzenschwein, Dujongmännchen u. a.). Bei einigen Fledermäusen bleibt das bei den meisten schon intrauterin rückgebildete Milchgebiß zum Anklammern der Jungen an die Zitzen der umherflatternden Mutter erhalten. — Kurz sei auch auf die Umbildung von Hautsäumen zu flossenähnlichen Bildungen, zu Reizorganen bei Liebesspielen (Rückenkamm der männlichen Molche), zu angelartigen Anlockungsorganen für die Beute (Lophius piscatorius L., Seeteufel) hingewiesen und auf die zur Milchproduktion übergegangenen Talgdrüsen. Auch die Leuchtorgane der Fische lassen sich auf Hautdrüsen zurückführen.

β) Skelett. Das Skelett hat als Körperstütze zu dienen und Ansatzpunkte für die Muskulatur zu bieten. So stützen die Visceralbögen bei den niederen Wirbeltieren die Kiemen. Beim Uebergang zum Landleben wurden die Kiemenbögen der respiratorischen Funktion entzogen und erfuhren einen Funktionswechsel. Der hintere Abschnitt des Visceralskeletts lieferte das Zungenbein und wurde zum Aufbau des Kehlkopfes, der Epiglottis und des Gehörgangs verwandt, der vordere Abschnitt baute vornehmlich den Gesichtsschädel auf. Der Zungenbeinbogen (Hyomandibulare) und die 2 Gelenkstücke des Kieferbogens (Quadratum und Articulare) traten in Beziehungen zum Gehörorgan und gaben als schalleitender Apparat ganz ihre ursprüngliche Bedeutung als Stützorgan auf. Das Quadratum lieferte den Amboß, das Articulare den Hammer, während das Hyomandibulare das 3. Gehörknöchelchen, die Columella oder den Steigbügel aus sich hervorgehen ließ.

γ) Respirationsorgane. Bei allen Wirbeltieren bildet sich ein Teil des Darmtraktus in die Respirationsorgane um. Bei den Fischen und Amphibien resp. Amphibienlarven wird der Pharynx zum Kiemendarm (vgl. den Artikel „Tunicata“), und die Lunge der höheren Vertebraten läßt sich indirekt auf die Schwimmblase der Fische und diese ihrerseits auf Kiementaschen zurückführen (vgl. den Artikel „Respirationsorgane“). Ursprünglich (Fische) dient die Schwimmblase ausschließlich als hydrostatischer Apparat, erhält bei den Lungenfischen (Dipnoer) zum Zwecke des Gasaustausches einen Ausbau ihres Gefäßnetzes und arbeitet zeitweilig als Lunge, um bei allen höheren Formen ausschließlich der Respiration obzuliegen (wiederholter Funktionswechsel). Dem Uebergang an das Land und der Ausbildung der Lungenatmung geht die Reduktion der Kiemen parallel, ein Prozeß, der sich ontogenetisch bei der Metamorphose der Amphibien noch verfolgen läßt. — Mit den Kiemen schwinden bei den Luftatmern auch die Kiemenspalten, soweit sie nicht anderweitig Verwendung finden (Paukenhöhle + Eustachische Röhre homolog dem Spritzloch der Haie, homolog einer Kiemenspalte).

δ) Urogenitalsystem. Wie bei den Anneliden so treten auch bei den Wirbeltieren die Nierenkanäle sekundär in den Dienst der Geschlechtsorgane. Im männlichen Geschlecht leitet der Ausführungsgang der Urnieren (Mesonephros), der Wolffsche Gang, in der Regel nur im Embryonalleben den Harn, später den Samen ab. Im weiblichen Geschlecht übernimmt der Ausführungsgang der Vorniere, der Müllersche Gang, den Transport der Genitalprodukte. Er mündet mit weiter Oeffnung (Ostium tubae) in die Leibeshöhle und

nimmt die durch Platzen der Follikel in diese hineingeratenen Eier auf.

ε) Extremitäten. Die Extremitäten der Wirbeltiere behalten im Gegensatz zu denen der Arthropoden ihre ursprüngliche Funktion als Lokomotionsorgane mit wenigen Ausnahmen bei (Greifhand des Menschen, das Känguruh, zu Begattungsorganen umgestaltete Bauchflossen der Selachier und Hinterbeine der Riesenschlange Python (vgl. den Artikel „Organe des tierischen Körpers", S. 337). Während sie aber primär ausschließlich zur Fortbewegung im Wasser dienen,



Fig. 1. Hai.
a Vorder-, b Hinterextremität.

haben sie sich im Laufe der Phylogenie des Vertebratenstammes auch der Lokomotion am Lande und in der Luft angepaßt und dabei höchst differente Formen angenommen. Aus der Flosse der Fische (vgl. Fig. 1, a u. b) ging der Kriechfuß der Amphibien (vgl. Fig. 2, a) und Reptilien, das Gangbein der Säuger und Vögel (Fig. 3, b) mit seinen mannigfachen Variationen als Lauf-, Spring-, Kletter- und Grabfuß hervor. Das Gangbein wiederum bildete sich durch rückläufigen Funktionswechsel zum Schwimmbein der wasserlebenden Amphibien (vgl. Fig. 2, b), Rep-

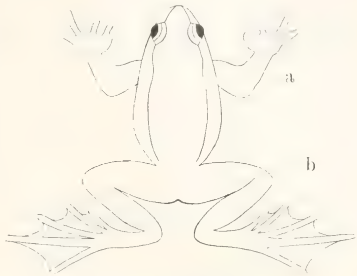


Fig. 2. Frosch.
a Vorder-, b Hinterextremität.

tilien, Vögel und Säuger und durch fortschreitenden Funktionswechsel zum Flügel der Flugsaurier (Pterosaurier), Flugbeutler, Fledermäuse und Vögel (vgl. Fig. 3, a) um. Es sei daran erinnert, daß sich bei einigen Fischen (Exocoetus, Dactylopterus) die Flosse direkt in ein Flugorgan umbildet. Die Flugflossen sollen sogar beim Schwimmen fest an den Leib gelegt werden und im Wasser keine Verwendung mehr finden. In allen diesen Fällen zeigt sich vornehmlich die Vorderextremität von den im einzelnen hier nicht wiederzugebenden Umwandlungen getroffen. In sehr seltenen Fällen (Pinguine) kann der Flügel der Vögel wieder zu einem flossenartigen Organ werden und als Ruder im Wasser dienen. Hier liegt demnach ein vierfacher und rückläufiger Funktionswechsel vor, da wir uns das Ruder aus einem Flügel, diesen aus einem Gangbein und das Gangbein wiederum aus einem Ruder (Fischflosse) entstanden denken müssen.

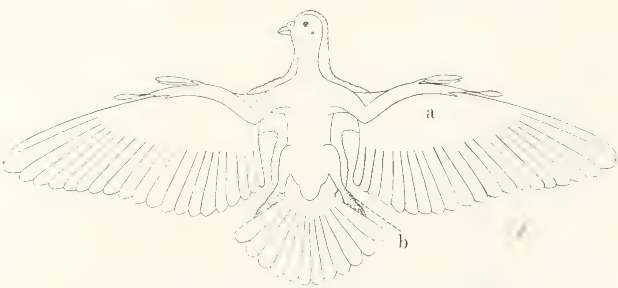


Fig. 3. Taube. a Vorder-, b Hinterextremität.
Nach Lull.

Literatur. ***Claus-Grobben,*** *Lehrbuch der Zoologie. Marburg 1910.* — ***A. Dohrn,*** *Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels. Leipzig 1875.* — ***C. Gegenbaur,*** *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. 2 Bde. Leipzig 1898 bis 1901.* — ***O. Hertwig,*** *Allgemeine Biologie. Jena 1912.* — ***R. Hertwig,*** *Lehrbuch der Zoologie. Jena 1910.* — ***A. Jacobi,*** *Ueber den Funktionswechsel im Tierkörper. Abhandlungen der naturwissenschaftlichen Gesellschaft Isis. Dresden 1906. S. 108 bis 120.* — ***S. Lull,*** *Volant adaptation in Vertebrates. American Naturalist, Vol.* **40**, *1906, S. 537 bis 566.* — ***E. Korschelt und K. Heider,*** *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1893 u. ff.*

H. Blunck.

G.

Gadolin
Axel.

Geboren am 12. Juni 1828 zu Somezo in Finnland; gestorben am 15. Dezember 1892 zu St. Petersburg. Er widmete sich zunächst der militärischen Laufbahn, besuchte die Artillerieschule und wurde 1847 Offizier. Seit 1849 war er als Repetitor der Physik, von 1866 an als Professor der Technologie an der Artillerieakademie zu St. Petersburg tätig und ward schließlich General. Nebenbei widmete er sich kristallographischen und mineralogischen Studien, deren Ergebnisse ihm 1875 die Mitgliedschaft der Petersburger Akademie der Wissenschaften eintrugen.

Seine Bedeutung für die Kristallographie beruht auf der Herleitung aller Symmetrieklassen aus einem einzigen Prinzip in seiner Abhandlung: Déduction d'un seul principe de tous les systèmes crystallographiques avec leurs subdivisions (Soc. Sc. Fenn., Acta, Helsingfors 1871; auch erschienen in Ostwalds Klassikern, Heft 75). Hierdurch war er einer der ersten, welche die Möglichkeit der Beschränkung der Symmetrieklassen auf nur 32 erkannten und bewiesen. Seine sonstigen Arbeiten sind minder erwähnenswert.

Literatur. ***Poggendorffs*** *Biographisch-Literarisches Handwörterbuch. — Nekrolog von* ***Neovius****, Helsingfors; Nova acta,* **XVII**, *S. 19.*

K. Spangenberg.

Gagat

= Jet, ist eine dichte, sehr feste Braunkohle (Faulschlammkohle), welche im Lias von Whitby in England und der schwäbischen Alb vorkommt und zu Trauerschmuck Verwendung findet (vgl. den Artikel „Kohlen").

Galenus.

130 bis 200 (?) n. Chr. Der bisher übliche Vorname Claudius ist als irrtümliche Auflösung von Cl. Clarus fortab ein für alle Male zu streichen. Galenus stammte aus Pergamus, studierte Medizin neben Mathematik und Philosophie in Corinth, Smyrna, Alexandrien, wo er nachweislich menschliche Sektionen vollzog, wurde 159 Gladiatorenarzt in seiner Vaterstadt, siedelte 163 nach Rom über, wo er mit Erfolg praktizierte und wissenschaftlich tätig war, verließ jedoch 168 Rom, wohl weil er sich durch Bekämpfung der verschiedenen Schulen mißliebig gemacht hatte, vielleicht auch aus Furcht vor einer drohenden Pestepidemie, machte längere Reisen im Orient und wurde schließlich auf einen Ruf des Kaisers Marc Aurel Arzt und Erzieher des Prinzen Commodus, um später in die Heimat zurückzukehren. Aus den verschiedenen zu Lebzeiten Galens bestehenden Schulen hat dieser durch kluge Eklektik ein einheitliches System geschaffen, das, mit Hilfe von Ratio und Empirie auf Anatomie und Physiologie begründet, bis weit in die Neuzeit bestand und erst durch die von Vesal, Harvey, Haller u. a. angebahnte Reformation allmählich beseitigt worden ist. Von den etwa 500 Schriften, die Galen gemäß seiner Autobiographie (περὶ ἰδίων βιβλίων) veröffentlicht hat, existieren noch etwa 180 über Medizin, Mathematik, Physiologie. Seine vorzüglichen experimental-physiologischen Forschungen, besonders auf dem Gebiet der Neurologie, hat Galen durch sein teleologisches Prinzip für die praktische Wertung vielfach beeinträchtigt.

Literatur. *Biogr. Lex. ed. Hirsch.*

J. Pagel.

Galilei
Galileo.

Geboren am 15. Februar 1564 in Pisa, gestorben am 8. Januar 1642 in Arcetri. Er war der Sohn eines hochgebildeten, aber wenig bemittelten Musikers. In Florenz, wohin die Familie bald nach Galileis Geburt übersiedelte, besuchte der Knabe die lateinische Schule. Seine außergewöhnliche Begabung bestimmte die Eltern, ihm das Studium zu ermöglichen, und mit 17 Jahren bezog er die Universität Pisa, um Medizin zu studieren, doch wandte sich sein Interesse vorwiegend der Philosophie und bald auch der Mathematik zu. 1583 bereits machte er Pendelbeobachtungen im Dom zu Pisa an den lang aufgehängten Kronleuchtern, und war bald imstande, die Theorie von den Schwer-

punkten der festen Körper selbständig zu ergänzen. 1589 erhielt er eine Anstellung als Dozent für Mathematik in Pisa. Nunmehr wandte Galilei sich öffentlich gegen die Aristotelische Physik und widerlegte deren Lehre vom freien Fall der Körper durch Fallversuche am schiefen Turm zu Pisa 1590. Sein Auftreten gegen die damals allgemein gültige Aristotelische Weltanschauung machte ihm Feinde, und als er noch eine Baggermaschine des Sohnes des Großherzogs von Toskana ungünstig beurteilte, hatte er vollends verspielt und mußte Pisa verlassen. Sein Gönner, der Marquis del Monte, verschaffte ihm eine Professur in Padua, die er 1592 antrat. In geordneten Verhältnissen folgte hier eine Periode fruchtbaren Arbeitens, und es waren vor allem mechanische Probleme, die den Forscher beschäftigten. Er machte 1596 Beobachtungen über den Fall auf schiefer Ebene, stellte 1600 fest, daß die Wurflinie eine Parabel ist und gab 1604 die endgültige Form des Pendelgesetzes; auch die Konstruktion des Proportionalzirkels fällt in diese Zeit. Als im gleichen Jahr ein neuer Stern im Schlangentreter erschien und nur 18 Monate sichtbar war, benutzte er diesen Umstand zu einem Angriff auf Aristoteles' Satz von der Unveränderlichkeit des Himmels. 1610 konstruierte er nach dem Muster der Holländer ein Fernrohr (das „Galileische Fernrohr"), mit dem er statt der bisherigen fünffachen eine dreißigfache Vergrößerung erreichte, und verwandte es sogleich zu astronomischen Beobachtungen; es zeigte ihm die gebirgige Oberfläche des Mondes, die Sonnenflecken, löste die Milchstraße in einzelne Sternhaufen auf, ließ ihn das ruhige Planetenlicht von dem flimmernden der Fixsterne unterscheiden; die wichtigste Entdeckung jedoch war die der Jupitermonde. Bereits 10 Monate nach der Konstruktion des Fernrohrs veröffentlichte Galilei diese Entdeckungen alle in dem Werk „Nuntius sidereus", 1610. Im gleichen Jahr folgte Galilei einer Berufung nach Florenz trotz der Warnung seiner Freunde, weil er dort, von allen Verpflichtungen des Lehrens entbunden, ein ruhiges Arbeiten erhoffte. Seine Schrift hatte ungeheures Aufsehen erregt; er ging selbst 1611 nach Rom, um seine Entdeckungen zu demonstrieren und fand dort Anhänger für seine Lehre, aber auch erbitterte Gegner, die ihm besonders aus den Kreisen der Geistlichkeit erwuchsen. 1616 wurden von der Kongregation des Index alle Bücher zur Verteidigung des Kopernikanischen Weltsystems verboten, und Galilei, der sich seit Jahren offen zu dieser Lehre bekannte, verwarnt. Er unterwarf sich und verhielt sich ruhig bis zum Jahre 1623. Damals bestieg sein Gönner Kardinal Barberini als Urban VIII. den päpstlichen Stuhl; Galilei ging nach Rom und trat, durch die freundliche Aufnahme dort ermutigt, bald mit einer neuen Schrift für die neue Lehre ein. Da gelang es seinen Feinden, den Papst glauben zu machen, dieses Werk enthalte eine Verhöhnung seiner Person. Auf Grund eines wahrscheinlich gefälschten Dokumentes wurde Galilei vor die Inquisition gefordert und nach mehrfachen Verhören am 22. Juni 1633 gezwungen, die neue Lehre abzuschwören und alle Irrtümer und Ketzereien zu verfluchen. Die Worte „eppur si muove" — und sie bewegt sich doch — die er unmittelbar nach Ablegung des Schwures gesprochen haben soll, gehören der Legende an. Einer kurzen Gefangenschaft folgte eine längere Absperrung in der Villa Medici, später in Siena. Gegen Ende des Jahres wurde ihm gestattet, in sein Landhaus in Arcetri bei Florenz zurückzukehren, doch stand er bis zu seinem Tode unter Aufsicht der Inquisition. Ueber seine Erlebnisse bei dem Inquisitionsverfahren war ihm Stillschweigen auferlegt worden. Seine letzten Lebensjahre waren getrübt durch ein Augenleiden, das 1640 zu völliger Erblindung führte. Da die Beschäftigung mit astronomischen Problemen ihm abgeschnitten war, wandte er sich der Verarbeitung seiner mechanischen Entdeckungen zu. 1634 erschien seine Mechanik in Mersennes' französischer Uebersetzung, 1638 die Discorsi e demonstrazioni. Die Kirche verfolgte ihn noch über den Tod hinaus; sein Grab durfte nicht mit einem Denkmal versehen werden und erst 1737 wurden seine Gebeine in der Kirche Santa Croce in Florenz beigesetzt.

Literatur. *Biographien von:* ***Viviani,*** *1654.* — ***Nelli,*** *Lausanne 1793.* — ***Jagemann,*** *Weimar 1783.* — ***Venturi,*** *Modena 1818 bis 1821.* — ***Chasles,*** *Paris 1864.* — ***Martin,*** *Paris 1868.* — ***von Gebler,*** *Stuttgart 1876.* — ***Favaro,*** *Florenz 1882.*

E. Drude.

Gallen.

1. Begriffsbestimmung. 2. Die gallenerzeugenden Tiere und Pflanzen. a) Die Cecidozoen. b) Die Cecidophyten. 3. Die gallentragenden Pflanzen. 4. Die Stellung der Gallen an der Wirtspflanze. 5. Morphologie der Gallen. a) Organoide Gallen. b) Histioide Gallen. 6. Anatomie der Gallen. 7. Chemie der Gallen. 8. Aetiologie der Gallen. 9. Biologie der Gallen. 10. Thylacien.

1. Begriffsbestimmung. Als Gallen oder Cecidien werden alle diejenigen durch einen fremden tierischen oder pflanzlichen Organismus veranlaßten Bildungsabweichungen der Pflanzen bezeichnet, welche eine Wachstumsreaktion der letzteren auf die von dem fremden Organismus ausgehenden Reize darstellen, und zu welchen die fremden Organismen in irgendwelchen ernährungsphysiologischen Beziehungen stehen. Pseudocecidien nennt man diejenigen Bildungsabweichungen der Pflanzen, welche durch fremde Organismen hervorgerufen werden, aber lediglich durch Wachstums- oder Differenzierungshemmung zustande kommen.

Im allgemeinen bedeuten die Gallen einen beträchtlichen Stoffverlust für die gallenproduzierende Pflanze; ihre Entstehung und Ausbildung ist daher mit einer größeren und geringeren Schädigung der Pflanzen verbunden, und die gallenerzeugenden fremden Organismen spielen im allgemeinen unzweifelhaft die Rolle von Parasiten. Gallen, welche für

die gallenerzeugende Pflanze nützlich sind, bezeichnet man als Euececidien.

Prococecidien werden z. B. von Libellen (Lestes viridis) an zahlreichen Wirtspflanzen erzeugt; es handelt sich bei ihnen um unscheinbare Gewebewucherungen, welche die Eier der Tiere umschließen, und welche von den jugendlichen Larven sogleich nach dem Ausschlüpfen verlassen werden. Die gallenerzeugenden Tiere unterhalten also höchstens während ihrer frühesten Entwickelungsphasen die von der oben gegebenen Definition geforderten Beziehungen zu der von ihnen erzeugten Gewebewucherung. Umgekehrt liegen Metacecidien vor, wenn abnorme Wachstumserscheinungen an den von Parasiten heimgesuchten Pflanzenteilen erst dann sichtbar werden, wenn jene die Wirtspflanze bereits verlassen haben.

Die Lehre von den Gallen (Cecidologie) strebt zunächst Kenntnis der verschiedenen Gallenformen und der zu ihnen gehörigen Gallenerzeuger an (spezielle Cecidologie) und hat ferner mit Entwickelungsgeschichte und Morphologie, mit Zellen- und Gewebebau, mit der physikalischen und chemischen Physiologie der Gallen, mit ihrer Aetiologie, ihrer Biologie, ihrer geographischen Verbreitung und ihrem Auftreten an fossilen Pflanzenresten bekannt zu machen (allgemeine Cecidologie). Als Begründer der wissenschaftlichen Gallenlehre ist Marcello Malpighi (Anatome plantarum, London 1675—1679) zu nennen. Die Kenntnis der Gallen ist sehr viel älter; bereits Hippocrates, Theophrast, Plinius und andere schenken ihnen namentlich aus pharmakognostischem Interesse ihre Aufmerksamkeit und erwähnen in ihren Schriften namentlich verschiedene Sorten von Eichengallen.

2. Die gallenerzeugenden Tiere und Pflanzen. Als Erzeuger von Gallen oder Cecidien kommen Tiere und Pflanzen in Betracht. Tiere, welche zur Gallenerzeugung befähigt sind, nennen wir Cecidozoen, die von ihnen erzeugten Gallen Zoocecidien; gallenerzeugende pflanzliche Parasiten heißen Cecidophyten, ihre Produkte Phytocecidien. — Die Zoocecidien sind hinsichtlich der äußeren Gliederung und ihrer Gewebedifferenzierung sehr viel komplizierter und mannigfaltiger als die Phytocecidien.

2a) Die Cecidozoen. Die gallenerzeugenden Tiere gehören sämtlich zu den Würmern und den Arthropoden.

Gallenerzeugende Würmer. Als Vertreter der Rädertiere kommt ausschließlich Notommata Werneckii in Betracht; das Tier erzeugt unregelmäßig gestaltete, unseptierte Gallen an den Fäden zahlreicher Vaucheria-Arten.

Gallenerzeugende Nematoden. Weit verbreitet sind gallenerzeugende Nematoden (Tylenchus, Heterodera), welche an Sprossen und namentlich an Wurzeln (H. radicicola) sehr zahlreicher Wirtspflanzen ihre Gallen erzeugen.

Gallenerzeugende Arthropoden. Die gallenerzeugenden Arthropoden gehören fast ausschließlich den Reihen der Acarinen und der Insekten an. Crustaceen (Kopepoden) sind bisher nur an einigen wenigen Meeresalgen als Gallenerzeuger gefunden worden.

Von den Acarinen sind die Gallmilben (Eriophyidae, Phytoptidae) die weitaus wichtigsten. Fast sämtliche Gallenerzeuger unter ihnen gehören zu den Gattungen Eriophyes und Phyllocoptes. Für Europa und die außereuropäischen Mittelmeerländer werden ungefähr 200 Eriophyes-Arten als Gallenerzeuger angegeben. Die Gallmilben erzeugen im Laufe einer Vegetationsperiode mehrere Generationen im Innern ihrer Galle. Sie überwintern auf der Wirtspflanze. Die Milben erzeugen an ihren Wirten die verschiedensten histioiden und organoiden Gallen.

Weitaus die mannigfaltigsten Gallen entstehen nach Infektion durch Insekten. Fast aus allen Hauptgruppen der Insekten können gallenerzeugende Arten namhaft gemacht werden.

Gering ist die Beteiligung der Neuroptera und Orthoptera (Procecidien [s. o.] durch Lestes; Knospengallen an Quercus durch Meconema varium); meist wenig auffällig sind die Gallen der Thysanoptera (Thrips, Physopus und andere); sehr formenreiche Produkte liefern die Rhynchota, Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera und Coleoptera.

Von den Untergruppen der Rhynchota sind die Blattläuse oder Aphidae als Gallenerzeuger die wichtigsten. Sie erzeugen an Blättern unn Sprossen blasen- oder beutelartige Auftreibungen (Pemphigus-Arten an Populus, Colopha compressa und Tetraneura ulmi an Ulmus) oder Blattrandrollungen (Pemphigus semilunarius und andere an Pistacia), tannenzapfenähnliche Gallen an Coniferen (Adelges-Arten), sowie komplizierte Deformationen in der Blütenregion des Wirtes (Siphocoryne xylostei an Lonicera). Als gefährlicher Schädling des Rebstockes ist Phylloxera vastatrix bekannt, welche an den Wurzeln und den Blättern von Vitis Gallen hervorruft. — Die Aphiden erleben in einem Jahre einen Zyklus von mehreren Generationen, die entweder auf der nämlichen Wirtspflanze (Adelges abietis auf Abies excelsa) oder auf zwei verschiedenen Wirten leben (migrierende Aphiden: A. viridis auf Abies und Larix).

Die Coccidae oder Schildläuse spielen in Europa als Gallenerzeuger eine sehr geringe Rolle (Diaspis visci auf Viscum und einige andere); um so zahlreicher und auffallender sind ihre Produkte im australischen Florengebiet (Brachyscelis und andere). Ihre bevorzugte Wirtspflanze ist Eucalyptus. Von mehreren gallenerzeugenden Cocciden ist bekannt, daß die Cecidien der ♂ und ♀ in Größe und Form deutlich voneinander unterschieden sind.

Von den Psyllidae oder Blattflöhen ist Livia juncorum (auf Juncus) als Cecidozoon weit verbreitet.

Aus der Reihe der Jassidae ist Tettigonia viridis als Erzeugerin von Procecidien, von den Tricephoridae Ptyelus spumarius als Erzeuger unscheinbarer Deformationen verschiedenartiger Wirtspflanzen zu nennen.

Aus der Reihe der Diptera rekrutiert sich eine sehr stattliche Zahl europäischer Cecidozoen; besonders wichtig ist die Familie der Gallmücken oder Cecidomyidae, welche zahlreiche Beutelgallen, Randrollungen, fleischige oder holzige Schwellungen an Achsen und Blättern, Sproßspitzendeformationen, selten aber Gallen in Form selbständiger Anhängsel (Mikiola fagi) erzeugen. Viele Cecidomyiden erscheinen im Laufe eines Jahres in mehreren Generationen, die auf der nämlichen Wirtsspecies ihre Entwicklung durchmachen und im allgemeinen gleichartige Gallen auf ihr erzeugen. — Als besonders formenreiche Cecidozoengattungen sind Contarinia, Oligotrophus, Perrisia, Rhabdophaga und Rhopalomyia anzuführen.

Die Eumyidae, zu welchen Anthomyia, Chlorops, Lipara und andere gehören, spielen als Gallenerzeuger eine erheblich geringere Rolle; die zu ihnen gehörigen Cecidozoen sind minder zahlreich als die gallenerzeugenden Cecidomyiden, und ihre Produkte sind nicht so vielgestaltig wie die der letzteren.

Aus der Reihe der Hymenoptera sind für den Cecidologen drei Familien, die Cynipidae, Tenthredinidae und Chalcididae, von größter Bedeutung.

Was die Cynipiden betrifft, so ist für die Beurteilung dessen, was sie als Gallenerzeuger leisten, zunächst die Tatsache wichtig, daß bei sehr vielen Arten der Gattungen Andricus, Biorrhiza, Cynips, Dryophanta, Neuroterus usw. eine geschlechtliche und eine parthenogenetische (agame) Generation miteinander wechseln; die (ausschließlich ♀) Tiere der agamen Generation erzeugen im allgemeinen während des Spätsommers und Herbstes ihre Gallen, überwintern in diesen und verlassen sie im Frühjahr; die aus ihren im Frühjahr gelegten Eiern schlüpfenden Tiere (♀ und ♂) gehören der geschlechtlichen Generation an. Beide Generationen leben zwar fast stets auf derselben Wirtspflanze — weitaus die meisten gallenerzeugenden Cynipiden sind an Quercus angepaßt —, erzeugen aber bemerkenswerterweise Gallen von total verschiedenem Aussehen. Bei zwei Cynipiden kombiniert sich der Generationswechsel mit Wirtswechsel: Cynips calicis und C. kollari leben auf Quercus pedunculata, — die mit ihnen durch Generationswechsel verbundenen Andricus cerri und A. circulans auf Quercus cerris. Daß die übliche Nomenklatur die Angehörigen der parthenogenetischen und der geschlechtlichen Generation mit verschiedenen Namen bezeichnet, geht aus diesem Beispiel bereits hervor und ist auch bei der Durchsicht der nachstehenden Tabelle zu beachten, in welcher die Namen einiger weitverbreiteter europäischer Cynipiden zusammengestellt sind.

Parthenogenetische Generation.	Geschlechtliche Generation.
Andricus fecundator Hartig	Andricus pilosus Adler
A. radicis Fabr.	A. trilineatus Hartig
A. Sieboldi Hartig	A. testaceipes Hartig
A. globuli Hartig	A. inflator Hartig
A. collaris Hartig	A. curvator Hartig
A. ostreus Giraud	A. furunculus Beyer
Cynips calicis Burgsd.	A. cerri Beyer
C. kollari Hartig	A. circulans Mayr
Dryophanta folii L.	Dryophanta Taschenbergi Schl.
Dr. longiventris Hartig	Dr. similis Adler
Dr. divisa Hartig	Dr. verrucosa Schl.
Neuroterus lenticularis Oliv.	N. baccarum L.
N. laeviusculus Schenck	N. albipes Schenk
N. numismalis Oliv.	N. vesicator Schl.
N. fumipennis Hartig	N. tricolor Hartig
Biorrhiza aptera Bose	Biorrhiza pallida Oliv.
Trigonaspis renum Giraud	Trigonaspis megaptera Panzer
Chilaspis nitida Giraud	Chilaspis Loewi Wachtl.

Im allgemeinen beansprucht der Entwickelungszyklus der Cynipiden ein Jahr, bei manchen Arten noch längere Zeit.

Verschiedene Andricus-Arten pflanzen sich dauernd rein parthenogenetisch fort (A. seminationis, A. marginalis und andere); auch die auf Rosa lebenden Rhodites-Arten kommen fast nur in ♀-Exemplaren vor.

Die Gallen der Cynipiden stellen sehr mannigfaltig geformte Wucherungen an Wurzeln, Achsen, Blättern und Blüten der Wirtspflanzen dar und erscheinen meist in Gestalt selbständiger Anhängsel auf den infizierten Pflanzenorganen. Namentlich bei Behandlung der Anatomie der Gallen (Abschnitt 6) wird noch oft auf die Cynipidengallen zurückzukommen sein.

Von den gallenerzeugenden Tenthrediniden sind Pontania und Cryptocampus die wichtigsten Gattungen. Wo bei ihnen Generationswechsel vorliegt, erzeugen beide Generationen auf dem nämlichen Wirt gleichartige Gallen.

Von den Chalcididen sind die feigenbewohnenden Blastophaga-Arten wegen ihrer komplizierten biologischen Beziehungen zu ihren Wirten von Interesse (Caprifikation).

Die Lepidopteren erzeugen in Europa im allgemeinen wenig auffällige Gallen; umfangreiche

Lepidopterengallen sind aus dem australischen Florengebiet bekannt.

Auch die Coleopteren, von welchen namentlich die Curculioniden zahlreiche Cecidozoen aufzuweisen haben, erzeugen meist unscheinbare Achsen- und Blütenschwellungen.

Die systematische Zugehörigkeit der Cecidozoen wird durch eine Reihe sehr brauchbarer Termini zum Ausdruck gebracht: die Gallen der Würmer bezeichnet man als Helminthocecidien, die Gallen der Milben als Phytoptocecidien, die der Insekten als Entomocecidien, ferner spricht man von Neuropterocecidien, Orthopterocecidien, Thysanopterocecidien, von Homoptero- Hemiptero- und Heteropterocecidien, um die Produkte der Rhynchoten zu kennzeichnen, sowie von Diptero-, Lepidoptero-, Hymenoptero- und Coleopterocecidien.

2b) Die Cecidophyten. Gallenerzeugende Arten finden sich in allen Hauptgruppen des Pflanzenreichs — bei den thallophytischen Kryptogamen in relativ großer, unter den Phanerogamen in sehr spärlicher Zahl.

Myxomyceten. Der bekannteste und wichtigste Gallenerzeuger unter den Myxomyceten ist der Erreger der Kohlhernie (Plasmodiophora brassicae).

Bakterien. Die Bakterien scheinen als Gallenerzeuger an sehr verschiedenen Wirtspflanzen sich betätigen und zur Bildung umfangreicher Gewebewucherungen (crown galls) führen zu können. Relativ gut erforscht sind die Bakteriengallen an Olea europaea, Pinus halepensis und Nerium oleander. Die von Bakterien (Rhizobium radicicola und Rh. Beyerinckii) erzeugten Knöllchen der Leguminosenwurzeln haben die Bedeutung von Eucecidien (s. oben). Knotenartige, von Bakterien hervorgerufene Schwellungen an Blattspreiten, die vielleicht auch als Eucecidien anzusprechen sind, treten an den Blättern tropischer Rubiaceen (Pavetta lanceolata und anderen) und bei Ardisia (Myrsinaceae) auf.

Verschiedene Cyanophyceen (Nostocaceen) leben in Symbiose mit höheren Pflanzen; Anabaena cycadearum läßt an Cycadeen koralloid verzweigte, negativ geotrop wachsende Wurzeln entstehen.

Algen. Die Algen spielen als Cecidophyten nur eine geringe Rolle. Phytophysa Treubii lebt auf Pilea, einer Urticacee; die anderen gallenerzeugenden Algen treten auf Algen als Wirten auf.

Pilze. Die Pilze sind die wichtigsten aller gallenerzeugenden Pflanzen: Die Zahl der Gallenerzeuger unter ihnen ist außerordentlich groß, und ihre Produkte sind überaus mannigfaltig; wir finden unter ihnen unscheinbare Schwellungen der infizierten Blätter, Achsen oder Wurzeln, umfangreiche, oft bizarr gestaltete, fleischige Gewebewucherungen, Blütenvergrünungen, -füllungen usw., Hexenbesen, habituelle Deformationen ganzer Pflanzen und anderes mehr. Unter den Phycomyceten sind die Synchytriaceen und Peronosporaceen als Gallenerzeuger am wichtigsten; die Vertreter der ersteren rufen an den Wirten kleine Pusteln hervor und machen ihren Entwickelungsgang in einer einzigen, enorm vergrößerten Zelle des Wirtes durch (Synchytrium taraxaci usw.), die letzteren erzeugen an ihren Wirten Schwellungen der vegetativen Organe oder weitgehende Deformationen der Blüten (z. B. Albugo candida auf Capsella bursa pastoris und anderen Cruciferen). Chrysophlyctis endobiotica, welche umfangreiche Wucherungen an Kartoffelknollen hervorruft, gehört zu den Olpidiaceen. — Von den Ascomyceten kommen hier fast nur die Exoascaceen als Erzeuger vieler Sproß-, Blatt- und Fruchtgallen in Betracht (Exoascus cerasi: Hexenbesen an Prunus cerasus; Taphrina Tosquinetii: Auftreibungen an Alnusblättern; E. pruni: „Narrentaschen" der Pflaumen usw.). Am vielseitigsten hinsichtlich ihrer Tätigkeit als Gallenerzeuger sind die Uredineen und Ustilagineen (Habitusänderungen von Euphorbia cyparissias und Sempervivum durch Uromyces pisi bezw. Endophyllum sempervivi, Achsenschwellungen an Juniperus durch Gymnosporangium, Blattschwellungen durch Roestelia, zahlreiche Puccinia-Arten und andere, Hexenbesen, Blütengallen verschiedener Art usw.; besonders mannigfaltige Deformationen an Zea mays durch Ustilago maydis). Die wenigen gallenerzeugenden Basidiomyceten (Exobasidium-Arten) rufen an ihren Wirten meist umfangreiche, saftige Gewebewucherungen hervor (E. rhododendri an Rhododendron, E. lauri an Laurus canariensis usw.).

Phanerogamen. Von den Phanerogamen kommen nur die Loranthaceen in Betracht. Viscum album erzeugt spindel- und knotenartige Verdickungen an den Infektionsstellen, Phoradendron-Arten lassen die als „Holzrosen" bekannten napfartigen Wucherungen entstehen.

Auch für die durch pflanzliche Parasiten hervorgerufenen Gallen sind einige Termini im Gebrauch, welche über die systematische Zugehörigkeit der gallenerzeugenden Parasiten Aufschluß geben. Man spricht von Bakteriocecidien, Phycocecidien und Mycocecidien, um die durch Bakterien, Algen und Pilze erzeugten Gallen zu bezeichnen.

3. Die gallentragenden Pflanzen. Pflanzen, welche nach Infektion durch bestimmte Cecidozoen oder Cecidophyten sich befähigt zeigen, Gallen zu produzieren (Gallenwirte),

sind aus allen Hauptgruppen des Pflanzenreichs bekannt. Allerdings bleiben hierbei die Kryptogamen hinter den Phanerogamen insofern weit zurück, als an den Thallophyten, Bryophyten und Pteridophyten nur eine geringe Zahl meist unscheinbarer Cecidien auftritt, während viele phanerogamische Familien durch einen erstaunlichen Reichtum an hoch organisierten Gallen ausgezeichnet sind.

Algen. Die Gallen der Algen werden durch Bakterien, Myxomyceten, parasitisch lebende Algen und Pilze, sowie durch Tiere, Aelchen, Rädertiere und Kopepoden, erzeugt. Auf Cystoseira ericoides ruft Ectocarpus Valiantei relativ ansehnliche Wucherungen hervor, auf Vaucheria das Rädertier Notommata (s. oben). Gallenerzeugende Nematoden leben auf Ascophyllum, Furcellaria und Chondrus; Kopepodengallen sind von Desmarestia und Rhodymenia her bekannt.

Pilze. Bei Pilzen äußert sich der Einfluß der Parasiten im allgemeinen nur darin, daß abnorm gestaltete, aufgetriebene Hyphengallen sich entwickeln (Pleotrachelus fulgens auf Pilobolus crystallinus und andere). An den fleischigen Fruchtkörpern verschiedener höherer Pilze können nach Infektion durch pilzfressende Insekten umfangreiche Mycelwucherungen auftreten; ob diese zu den Gallen gerechnet werden sollen, mag dahin gestellt bleiben.

Flechten. Flechten (z. B. Ramalina kullensis) werden durch Milben deformiert; auch Mycocecidien sind bereits an ihnen gefunden worden. Cephalodien entstehen an Flechten dann, wenn fremde Algen irgendwo in den Thallus der Flechten eindringen und an diesem die Entstehung kleiner Warzen oder anders gestalteter Auswüchse veranlassen; es liegt nahe, auch die Cephalodien als Gallen (Phycocecidien) zu betrachten.

Bryophyten. Unter den Bryophyten sind die Laubmoose relativ gallenreich; allerdings gehören ihre Gallen sämtlich zu demselben Typus: Aelchen (Tylenchus Davainii, vielleicht auch andere Arten) rufen an ihnen Triebspitzendeformationen mit dicht gedrängten, abnorm gestalteten Blättchen hervor. An Lebermoosen sind bisher nur sehr wenige, an Sphagnaceen keine Gallen gefunden worden.

Pteridophyten. Die Untergruppen der Pteridophyten verhalten sich hinsichtlich ihrer Gallenproduktion sehr verschieden. Von den Lycopodineen sind nur Selaginella pentagona und Psilotum triquetrum als Gallenwirte bekannt. An den Equisetineen sind bisher nur wenige unscheinbare Gallen gefunden worden. Die Filicineen dagegen zeigen einen ähnlichen Reichtum an Gallen, der sie als Gallenwirte mit den Phanerogamen vergleichbar macht. Milben, Dipteren und Hymenopteren, Pilze und Algen treten an ihnen als Cecidozoen oder Cecidophyten auf.

Gymnospermen. An Gymnospermen sind Arthropoden der verschiedensten Art angepaßt: Milben, Dipteren, Lepidopteren, Coleopteren und Rhynchoten; unter den letzteren ist die artenreiche coniferenbewohnende Gattung Adelges von besonderer Bedeutung. Auch viele gallenerzeugende Pilze suchen die Gymnospermen heim (Aecidium elatinum = Melampsorella caryophyllacearum auf Abies pectinata, Gymnosporangium-Arten auf Juniperus und andere mehr). Bakteriengallen sind für Pinus halepensis, Phycocecidien für Cycadeen (s. oben) bekannt.

Phanerogamen. Weitaus die meisten Cecidozoen sind auf den Phanerogamen heimisch; die Gallen der letzteren übertreffen alle andern durch die Mannigfaltigkeit ihrer äußeren Gestaltung und inneren Struktur.

Die Verteilung der Gallen über die verschiedenen Familien der Phanerogamen ist sehr ungleich. Die Dikotyledonen sind erheblich gallenreicher als die Monokotyledonen. Nach Houards Verzeichnis der Zoocecidien Europas und der außereuropäischen Mittelmeerländer ergeben sich folgende Zahlen für die gallenreichsten Dikotyledonenfamilien:

1.	Fagaceae (inkl. Quercus)	901	Gallen
2.	Compositae	664	,,
3.	Salicaceae	573	,,
4.	Rosaceae	500	,,
5.	Leguminosae	481	,,
6.	Cruciferae	256	,,
7.	Labiatae	217	,,
8.	Umbelliferae	181	,,
9.	Rubiaceae	162	,,
10.	Scrophulariaceae	139	,,

Der Gallenreichtum der Kompositen, Salicaceen, Rosaceen, Leguminosen und anderer erklärt sich durch die große Zahl gallentragender Arten, welche zu jenen Familien gehören; bei den Fagaceen ist die Zahl der gallentragenden Wirtsarten beschränkt, aber an diese wenigen eine unerreicht große Zahl verschiedener Cecidozoen angepaßt.

Unter den Monocotyledonen ist die artenreiche Familie der Gramineen die gallenreichste (nach Houard 193 Gallen); es folgen die Cyperaceen mit 43 Gallen, ferner die Liliaceen (25), Orchideen (18) und Juncaceen (15).

Auch die ökologisch zusammengehörigen Pflanzengruppen sind hinsichtlich ihres Gallenreichtums auffallend verschieden; am gallenreichsten sind die im Laubwald vereinigten Gewächse, ferner auch die Alpenpflanzen. Gallenarm sind die Halophyten und Wasserpflanzen, die Bewohner der Heide und der Hochmoore usf.

Außer den Kopepoden sind die Vertreter

aller Cecidozoengruppen an den Phanerogamen als Gallenerzeuger tätig.

4. Die Stellung der Gallen an der Wirtspflanze. Alle unter- und oberirdischen Organe der Pflanzen können Gallen entwickeln; aus der Zugänglichkeit der verschiedenen Teile einer Pflanze und aus der Lebensweise der gallenerzeugenden Parasiten erklärt es sich, daß die unterirdischen Organe erheblich ärmer an Gallen sind als die oberirdischen.

An Wurzeln erzeugen vor allem diejenigen Organismen ihre Gallen, welche ihr ganzes Leben im Erdreich zubringen (Bakterienknöllchen an den Wurzeln der Leguminosen, Plasmodiophora brassicae an Cruciferen und andere mehr); von den Cecidozoen kommen hierbei nur viele Aelchen (Heterodera radicicola und andere) in Betracht. Unter den gallenerzeugenden Insekten gibt es nicht wenige, welche einen Teil ihres Lebenscyklus im Boden durchmachen und zur Bildung unterirdischer Gallen befähigt sind (Phylloxera vastatrix an Vitis, Biorrhiza aptera an Quercus u. a.).

Auf die Stellung der Gallen am Sproß der Wirtspflanzen bezieht sich die von Thomas eingeführte Einteilung der Gallen in Akrocecidien und Pleurocecidien: bei den ersteren schließt das Cecidium das Wachstum eines Sprosses ab, indem der Vegetationspunkt selbst an der Bildung der Galle teilnimmt oder durch die Entwickelung einer Galle in der nächsten Nähe des Urmeristems an der Fortführung seines Wachstums gehindert wird; bei den Pleurocecidien handelt es sich um Gallen, welche auf das Wachstum des Sproßvegetationspunktes keinen Einfluß haben.

Manche Pilze, die sich innerhalb ihres Wirtes weit verbreiten, können den Habitus der Nährpflanze in allen ihren Teilen verändern, so daß die ganze Pflanze als Galle anzusprechen ist (Uromyces pisi auf Euphorbia cyparissias u. a.). Im allgemeinen bleibt der Vorgang der Gallenbildung lokalisiert; die Gallen entstehen als mehr oder minder scharf umschriebene Gewebewucherungen an vegetativen Achsen und Blättern, Blüten, Früchten oder kommen durch Deformation begrenzter Sproßabschnitte (Hexenbesen, Blütengallen, Blütenstandgallen) zustande.

Cecidozoen, welche ihre Gallen auf Blättern erzeugen, sind keineswegs immer imstande, alle Teile der Blätter zu infizieren; vielmehr sehen wir sie bestimmte Teile bevorzugen, andere ständig meiden. Eriophyes diversipunctatus ist mit seiner Gallenbildung auf die am Grund der Blattspreiten von Populus tremula befindlichen Drüsen angewiesen; E. Nalepai erzeugt seine Gallen ausschließlich an den Winkeln zwischen Haupt- und Nebennerven der Erlenblätter. Oligotrophus annulipes legt seine Gallen auf Fagusblättern stets so an, daß einer der stärkeren Nerven der Spreite als Tangente zu der Galle verläuft. In einer Reihe von Fällen wird die Lokalisation der Gallenbildung auf bestimmte Teile der Blätter durch die Lage der Spreite in der Knospe verständlich: die Faltung der jugendlichen Spreite bringt es mit sich, daß zur Zeit der Gallenanlage nicht alle ihre Teile dem Cecidozoon gleich gut zugänglich sind.

5. Morphologie der Gallen. Wenn das nach der Infektion durch einen gallenerzeugenden Parasiten entstehende Produkt abnormaler Wachstumstätigkeit eine Gliederung in Wurzel, Achse und Blatt unterscheiden läßt, liegen organoide Gallen vor; fehlt eine solche Gliederung, so handelt es sich um histioide Gallen.

5a) Organoide Gallen. Daß Form und Gliederung eines Organes durch die Galleninfektion verändert wird, ist ein häufiger Fall: statt gestielter Blätter entstehen sitzende (z. B. Rhabdophaga rosaria auf Salix), statt ganzrandiger oder schwach gezähnter Blätter tief gelappte (z. B. Aecidium Jacobsthalii auf Berberis buxifolia); sehr oft erfahren der Blattgrund oder die Nebenblätter auffällige Förderung gegenüber der Spreite (Perrisia ignorata auf Medicago sativa u. v. a.). Daß statt unscheinbarer Nebenblätter normal entwickelte Spreiten entstehen können, ist von der Galle des Eriophyes dispar her (auf Populus tremula) bekannt. Ascidien d. h. tütenförmige Spreiten treten zuweilen bei den Gallen der Aulacidea hieracii (auf Hieracium umbellatum) auf. Innerhalb der Blütenregion führen die Aenderungen in Form und Gliederung der infizierten Organe zur Ausbildung aktinomorpher Blüten an Stelle zygomorpher (Siphocoryne xylostei auf Lonicera periclymenum), zu Vergrünung, Füllung und anderen Erscheinungen.

Abnorme Internodienlänge ist das wesentliche Kennzeichen der von Uromyces pisi (an Euphorbia cyparissias) erzeugten Gallen — falls man diese den organoiden zurechnen will. Gestauchte Internodien spielen bei der Entwicklung zahlreicher Triebspitzengallen eine große Rolle.

Verzweigungsanomalien sind weit verbreitet: unter dem Einfluß der verschiedensten Gallenerzeuger sehen wir Achselknospen, die unter normalen Umständen erst im nächstfolgenden Jahre oder noch später getrieben hätten, vorzeitig zur Entwickelung kommen; allerdings ist das Wachstum der aus ihnen sich entwickelnden Triebe sehr oft kein ergiebiges. Verzweigungsanomalien,

bei welchen das Wachstum der Sprosse meist sehr lebhaft sich betätigt, und bei welchen die Zweiggenerationen von fünf oder sechs Jahren im Laufe einer Vegetationsperiode vorweg genommen werden können, sind die Hexenbesen (Donnerbüsche, vgl. Fig. 1); ihre Erzeuger sind meist Pilze u. a.). Der Habitus der Hexenbesen ist ein verschiedener, je nachdem sie ein lockeres besenähnliches Bündel langer rutenförmiger Triebe oder eine dichte „ägagropile" Masse gestauchter Sprosse und Sprößchen bilden.

Neubildung von Organen spielt nicht nur insofern eine Rolle, als an infizierten



Fig. 1. Verzweigungsanomalie (Hexenbesen, Exoascus betulinus auf Betula). Nach Küster.

(Exoascaceen, Uredineen); doch gibt es auch unter den Zoocecidien eine große Reihe hexenbesenförmiger Gallen (auf Syringa Achsen die Blattproduktion erheblich reichlicher ausfallen kann als an normalen (Eriophyes dispar an Populus tremula); sehr

viel auffälliger sind diejenigen Wachstumsprozesse, welche an infizierten Achsen oder Blättern oder sogar in den Blüten Adventivorgane entstehen lassen: Mayetiola poae läßt an den Halmknoten von Poa nemoralis außerordentlich zahlreiche Wurzeln entstehen (Fig. 2); Adventivblättchen entstehen auf den Blättern von Fraxinus ornus unter dem Einfluß des Eriophyes fraxini. Derselbe Parasit erzeugt auf Achsen und Blättern des genannten Wirtes unter anderen Umständen dicht gehäufte Adventivsproßaggregate. Eine ähnliche Bildung unter den Mycocecidien zeigt in Figur 3 die Galle der Taphrina laurencia auf Pteris quadriaurita. Adventivsprosse in Blüten sind sehr häufig; in allen möglichen Varianten zeigen sie sich z. B. bei den Wirrzöpfen der Weiden, welche vermutlich durch Aphis amenticola erzeugt werden. Auch die „Placentarsprosse" (Umwandlung der Ovula in Sprößchen) sind wahrscheinlich in der Mehrzahl der Fälle, vielleicht sogar immer auf die Tätigkeit gallenerzeugender Parasiten zurückzuführen (vgl. Fig. 4). Daß auch Geschlechtsorgane in infizierten Blüten neu entstehen oder aus rudimentären Anlagen sich entwickeln können, lehren die Gallen der Ustilago antherarum, welche in den Blüten des Melandrium rubrum ♂ Geschlechtsorgane neben den ♀ entstehen läßt (Giards „castration parasitaire": jegliche Beeinflussung der Geschlechtsorgane durch Parasiten).



Fig. 2. Neubildung von Wurzeln (Mayetiola poae auf Poa). Nach Roß.



Fig. 3. Adventivsproßbildung (Taphrina laurencia auf Pteris quadriaurita). Nach Giesenhagen.



Fig. 4. Placentarsprosse; halbiertes Pistill von Sisymbrium alliaria. Nach Peyritsch.

5b) Histioide Gallen. Die histogenetischen Prozesse, durch welche histioide Gallen zustande kommen, sind hauptsächlich folgende: Haarbildung, Flächenwachstum der infizierten Gewebeschichten oder Dickenwachstum der letzteren.

α) Haarbildung. Durch Haarbildung kommen die Erineum- oder Filzgallen zustande; sie entstehen fast ausschließlich unter der Einwirkung von Milben und bilden je nach dem Grad der Infektion größere oder kleinere, meist weiße Trichomrasen auf den Spreiten, seltener auf anderen oberirdischen Teilen der Wirtspflanze. Von der Zeit her, zu welcher man die Entstehung dieser Gebilde verkannte und die Haare für Pilze hielt, haben sich Binominalbezeichnungen der Filzgallen im wissenschaftlichen Sprachgebrauch erhalten: „Erineum nervisequum" auf Fagus wird erzeugt durch Eriophyes nervisequus, „Eri-

neum alneum" auf Alnus durch Eriophyes brevitarsus, „Erineum axillare auf Alnus durch Eriophyes Nalepai usw. Wir kommen im Abschnitt 6 auf die Filzgallen noch zurück.

Als Erineumgallen werden übrigens auch einige Cecidien bezeichnet, die nur habituell eine gewisse Aehnlichkeit mit den durch Haarbildung zustande kommenden Gallen haben, histogenetisch sich aber von ihnen wesentlich unterscheiden. Das von Phyllocoptes populi auf Populus tremula erzeugte „Erineum populinum" kommt nicht durch Haarbildung, sondern durch Bildung relativ dicker Gewebezapfen zustande.

Unter den Pilzgallen werden die Produkte einiger Synchytriaceen durch Haarbildung hervorragend gekennzeichnet: Synchytrium papillatum auf Erodium cicutarium ruft Haarrasen hervor, welche in vielen Punkten den von Milben erzeugten gleichen.

β) Flächenwachstum. Durch Flächenwachstum der infizierten Organe oder Gewebeschichten kommen sehr viele Blattgallen zustande. Die Form der Gallen, die auf diesem Wege entstehen, ist eine verschiedene, je nachdem der Rand der Blätter oder Teile von ihm Flächenwachstum erfahren — oder mehr oder minder eng umgrenzte Teile in der Binnenfläche der Spreite zu abnormen Streckungen angeregt werden: im ersten Falle entstehen Blattrollungen und Randkräuselungen und ähnliche Produkte, im zweiten Falle beutel- oder taschenförmige Gebilde.



Fig. 5. Blattrollung (Perrisia persicariae auf Polygonum). Nach Küster.

Wird ein bis zum Rand der Spreite reichendes Areal zum Flächenwachstum angeregt, so wird die Größe der resultierenden Galle durch die Intensität, mit der sich das Wachstum betätigt, und durch die Breite der am abnormen Wachstum teilnehmenden Zone, die unter Umständen die Hälfte der Blätter, ja sogar das ganze Blatt ausmachen kann, bestimmt werden. Ein Beispiel für eine Blattrollgalle, an deren Bildung Spreitenstreifen von wechselnder Breite beteiligt sind, veranschaulicht Figur 5 (Perrisia persicariae an Polygonum).

Die Form einer am Blattrande durch Flächenwachstum entstandenen Galle wird namentlich von der Richtung des Flächenwachstums abhängen: betätigt sich dieses vornehmlich senkrecht zum Blattrande, so entstehen Rollen; betätigt es sich vornehmlich parallel zum Rand, so entstehen Kräuselungen wie die in Figur 6 gezeigte (Eriophyes xylostei auf Lonicera xylosteum). Anomalien in der Plastik einer Blattspreite, Umfaltungen der Ränder u. dgl. können übrigens auch auf anderem Wege als durch abnorm starkes Flächenwachstum dadurch zustande kommen, daß durch Hemmung normaler Entwickelungsprozesse, die von den Spreiten in der Knospen eingenommenen Lage auch bei der Entfaltung der Blätter erhalten bleibt.

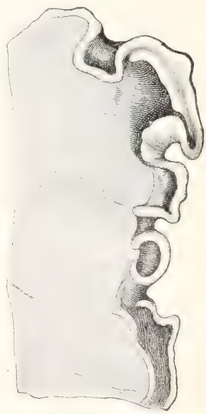


Fig. 6. Blattrandkräuselung (Eriophyes xylostei auf Lonicera). Nach Küster.

Wird ein Teil der Binnenfläche einer Blattspreite zu abnorm lebhaftem Flächenwachstum angeregt, so entstehen flache, blasenartige Vorwölbungen, Beulen, „Bullositäten" oder Beutel, die bald kugelig, bald spitz schlauchförmig, bald unregelmäßig gelappt oder unvollkommen verzweigt erscheinen. Das Innere dieser Vorwölbungen ist bei Gallen von flacher Form völlig unverdeckt, bei stärker gewölbten sehr häufig nur durch einen feinen Ausgangsporus in Kommunikation mit der Außenwelt. Die Form der Gallen wird zunächst von der Größe des Areals abhängen, welches zu abnormem Wachstum

angeregt wird, und von der Lebhaftigkeit des Wachstums: erstere bestimmt die Breite der Gallenbasis, letztere die Höhe, welche die Galle erreicht. Wird ein sehr eng umgrenztes Feld zur Gallenbildung angeregt, so entstehen bei energischer Betätigung des Gallenwachstums beutelähnliche Gebilde, die mit einem schmalen stielchenähnlichen Teil dem Mutterorgan aufsitzen. Ferner ist die Lokalisation des Wachstums auf bestimmte Teile der in Entwickelung begriffenen Galle von bestimmendem Einfluß auf ihre Form: wachsen alle Teile der jungen Galle ungefähr gleich stark, so entstehen kugelähnliche Produkte; herrscht Spitzenwachstum vor, so kommt es zur Bildung lang gestreckter Hörnchen (vgl. Fig. 7). Rundliche kugelähnliche Beutelgallen werden als Cephaloneon-Formen, langgestreckte hörnchenartige als Ceratoneon-Formen bezeichnet.

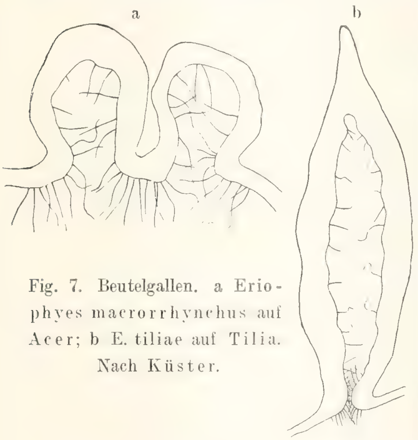


Fig. 7. Beutelgallen. a Eriophyes macrorrhynchus auf Acer; b E. tiliae auf Tilia. Nach Küster.

Folgt das Infektionsareal mehr oder minder weit einem Blattnerven, so entstehen lang gestreckte Beutel („Faltengallen") mit spaltartigem Eingang. Werden größere Teile der Blattspreite zu abnormem Flächenwachstum angeregt, so nehmen die stärkeren Nerven an diesem nur unvollkommen teil; es entstehen auf diese Weise Vorwölbungen mit plastisch gefelderter Oberfläche: in den Vertiefungen liegen die Leitbündel („Runzelgallen").

Aeußere Gliederung, die sich in unvollkommener Verzweigung ausdrückt, ist bei Beutelgallen selten; vermutlich sind die Gallen der Schlechtendalia chinensis (auf Rhus semialata) als derartig gegliederte Beutelgallen anzusprechen.

Das Innere der Beutelgallen kann insofern Besonderheiten zeigen, als auf der Innenseite der Gallenwandung nicht selten fleischige Wucherungen entstehen, welche das Lumen der Galle unvollkommen septieren.

Häufiger ist der Fall, daß an dem Eingangsporus der Beutelgallen ein ringförmiger, oft stark entwickelter Gewebewulst sich bildet („Mündungswall"), dessen Entstehung freilich nicht mehr auf Flächenwachstum der infizierten Blatteile, sondern auf Dickenwachstum zurückzuführen ist.

Alle Gallen, welche vorwiegend durch Flächenwachstum zustande kommen, sind, von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen, so orientiert, daß die Gallentiere in die konkave Seite der Galle zu liegen kommen.

γ) Dickenwachstum. Besonderes Interesse beanspruchen diejenigen Gallen, welche vornehmlich durch Dickenwachstum zustande kommen: wir finden bei ihnen hinsichtlich ihrer Ontogenie, Morphologie und Anatomie sehr viel größere Mannigfaltigkeit als bei den Angehörigen der beiden anderen Gruppen.

Nach der Lage der Gallenerzeuger auf dem Mutterorgan oder in der Galle selbst lassen sich drei Untergruppen unterscheiden: entweder die Gallenerzeuger bleiben dauernd auf der Oberfläche der infizierten Organe (Krebsgallen), oder sie werden durch die Wachstumstätigkeit der Wirtspflanze von den Geweben der letzteren allmählich umschlossen (Umwallungsgallen), oder sie befinden sich von Anfang an im Innern des Wirtsorgans (Markgallen).

1. Krebsgallen. Krebsgallen sind die umfangreichen Wucherungen, welche die Blutlaus (Myzoxylus laniger) an den Zweigen des Apfelbaumes hervorruft. Form und Größe der Galle hängen von der Heftigkeit des Angriffes und der Gruppierung der Cecidozoen auf der Oberfläche des Wirtsorgans ab. Auch die Gallen der Phylloxera vastatrix auf den Wurzeln von Vitis sind als Krebsgallen zu bezeichnen.

2. Umwallungsgallen. Zahlreicher und namentlich mannigfaltiger sind die Umwallungsgallen, die ausschließlich den Zoocecidien angehören. Die Umwallung des Cecidozoons kann unvollkommen bleiben oder vollkommen sein, so daß dieses allseits vom Gewebe des Wirtes umschlossen wird. Wächst das wuchernde Gewebe auch noch über dem Gallentier zusammen, so daß keinerlei Ausgangsporus frei bleibt, so ist den fertig entwickelten Gallen ihre Entstehung durch Ueberwallung kaum noch anzusehen. Unvollkommen ist die Umwallung bei zahlreichen Milbengallen (Eriophyes avellanae in den Knospengallen der Haselnuß; vgl. Fig. 8), vollkommen die Umwallung, welche von Oligotrophus corni (auf Cornus sanguinea) hervorgerufen wird (Fig. 9). Daß sich die Vorgänge der Umwallung mit anderen Wachstumsprozessen kombinieren können, veranschaulicht die Darstellung eines jugendlichen Stadiums der von Mikiola

fagi (auf Fagusblättern) erzeugten Galle (Fig. 10): blattunterseits spielt sich Umwallung des Cecidozoons ab, oberseits wird durch Flächenwachstum (s. oben) eine helmartige Vorstülpung sichtbar.

Von den verschiedenen Varianten des Typus der Umwallungsgallen mögen noch zwei erwähnt sein: die „Spirallockengallen“ des Pemphigus spirothece (auf Populus) kommen dadurch zustande, daß der Blattstiel an der infizierten Stelle sich mächtig verbreitert und verdickt und in sich schraubig dreht — bald rechts-, bald linksläufig: die Schraubenwindungen umschließen einen Hohlraum, den die gallenerzeugenden Aphiden bewohnen.



Fig. 8. Unvollkommene Umwallung (Eriophyes avellanae auf Corylus). Knospenquerschnitt. Nach Küster.

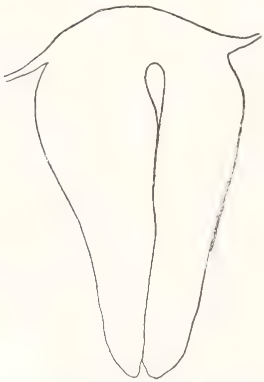


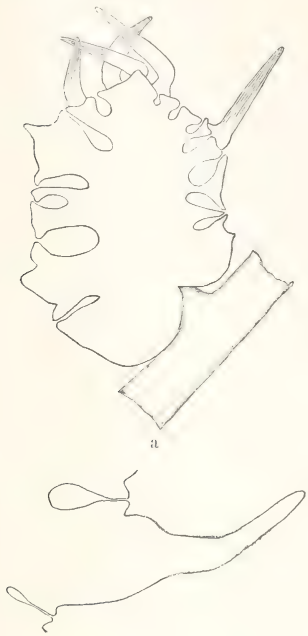
Fig. 9. Vollkommene Umwallung (Oligotrophus corni auf Cornus). Nach Küster.



Fig. 10. Kombination von Umwallung und Beutelbildung (Mikiola fagi auf Fagus). Jugendliche Galle. Nach Büsgen.

„Ananasgallen“ heißen wegen ihrer Aehnlichkeit mit dem Fruchtstande einer Ananas diejenigen Umwallungsgallen, an deren Bildung mehrere oder zahlreiche benachbarte Organe teilnehmen: dadurch, daß sich an diesen ring- oder kragenförmige Wülste bilden, kommen zwischen den beteiligten Organen Hohlräume zustande, in welchen sich die

Gallentiere entwickeln (Adelges abietis auf Abies; vgl. Fig. 11).



a

b

Fig. 11. Ananasgalle (Adelges abietis auf Abies). a halbierte Galle, b einzelne Fichtennadel. Nach Küster.

3. Markgallen. Abgesehen von den histioiden Pilzgallen, die insofern zu den Markgallen gezählt werden dürfen, als auch ihre Erzeuger (abgesehen von den allerersten Entwickelungsstadien und den sich oft außerhalb des Wirtes bildenden Sporen und Sporenträgern) dauernd und allseitig vom Gewebe des Wirtes umschlossen werden, ist das Hauptkontingent der Markgallen auf die Tätigkeit der Hymenopteren zurückzuführen. Die Tiere gelangen in der Weise in das Gewebe des Wirtes hinein, daß bereits das Ei des künftigen Gallenbewohners von dem Muttertiere in die Nährpflanze eingeführt wird. Bleibt die Galle dauernd von der Epidermis des Mutterorganes umspannt, so spricht man von umschlossenen Gallen; wenn aber das abnorme Wachstum sich auf die nächste Umgebung des Parasiten beschränkt, die junge Galle die peripherischen Zellenlagen des Mutterorganes durchbricht und nach Art einer endogen sich entwickelnden Seitenwurzel nach außen dringt, so liegen freie Gallen vor; das Hautgewebe der letzteren leitet sich entwickelungsgeschichtlich nicht von der Epidermis des Mutterorganes ab, sondern stellt eine Neubildung dar.

Eine andere Auffassung von der Entstehung vieler Cynipidengallen begründet Weidel auf seine Beobachtungen an jugendlichen Gallen des Neuroterus vesicator (auf Quercus). Nach Weidel verflüssigen sich unter der jugendlichen Larve zahlreiche Grundgewebszellen, und es entsteht eine lysigene kuglige Höhlung, die nach außen mit einer schmalen Oeffnung mündet. Die junge Larve kriecht in den Hohlraum hinein, und die Ränder der Mündung verwachsen miteinander.

Schließlich ist hier noch der von Milben erzeugten Pocken zu gedenken: Eriophyes piri kriecht ins Innere der Blätter des Birnbaumes hinein und macht seinen ganzen Entwickelungsgang im Innern des Wirtsgewebes durch. —

Da Umwallungsgallen und Markgallen in fertig ausgebildetem Zustand sehr oft sich außerordentlich ähnlich sind, soll über ihre Morphologie nachfolgend in einem gemeinsamen Abschnitt berichtet werden.

Handelt es sich um Gallen, welche die Form von spindelähnlichen Achsenschwellungen oder linsenartigen Blattverdickungen haben, so erscheinen sie zwar als deformierter, aber doch noch als wesentlicher Teil des gallentragenden Mutterorganes. In anderen Fällen setzen sich die Gallen wie selbständige Gebilde deutlich vom Wirtsorgan ab und stellen Anhängsel dar, welche ohne Einfluß auf die typische Form der Wirtsorgane sich entwickeln. Weit verbreitet ist bei Gallen der zweiten Art die Kugelform („Galläpfel"); eiförmig sind die Produkte der Dryophanta Taschenbergi, nierenförmig die des Trigonaspis renum; linsen- oder scheibchenförmige Gallen erzeugen Neuroterus lenticularis, N. laeviusculus usw.; andere Modifikationen dieser Grundformen durch Ausbildung von Leisten, Höckern, Dornen u. dergl. sind namentlich bei den Markgallen der Cynipiden außerordentlich zahlreich. Sehr häufig ist der Fall, daß irgendwie gestaltete Höcker wirtelförmig um den Scheitelpunkt der Gallen herumstehen (Cynips quercus-toxae); einen trichter- oder schirmähnlichen Gewebeflügel entwickeln die Gallen von Cynips Stefanii. Aehnliche Stachel- und Höckerkronen wie am Scheitel der Galle können sich auch rings um ihre Basis (Cynips Kiefferi) oder an beiden Stellen entwickeln (C. Mayri und andere). Die Gallen von C. Panteli tragen oben einen Wirtel zahnartiger Fortsätze und unten einen doppelten Kranz ähnlicher Bildungen. Die Gallen der Dryophanta longiventris, welche

auf der Unterseite der Eichenblätter an den Nerven ansitzen, tragen auf rotem Grunde erhabene weiße Streifen, die parallel zu dem Nerven verlaufen, der die Gallen trägt. Anhängsel von weitgehender Gliederung tragen die Gallen von Rhodites rosae (auf Rosa) und Cynips caput medusae (auf Quercus). Die Anhängsel der ersteren gleichen fiederartig verzweigten, mehrere Centimeter langen, drüsigen Zotten, die der Eichengalle unregelmäßig verzweigten Dornen (vgl. Fig. 12); beide Gallen werden von ihren Anhängseln vollkommen umhüllt. Bei den Eichengallen der Cynipiden, von welchen hier eine Reihe zu nennen war, gilt als Regel, daß die auf Blättern sich entwickelnden Arten erheblich einfacher geformt sind als die Knospengallen.

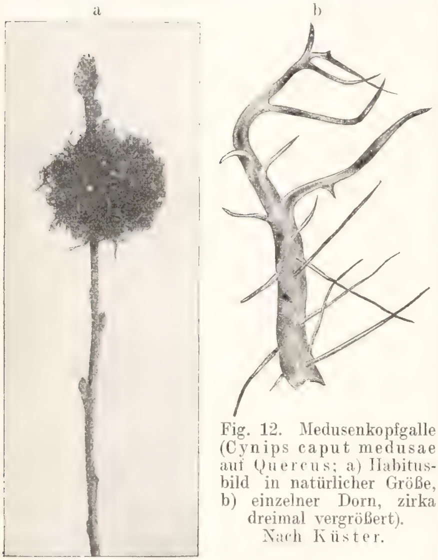


Fig. 12. Medusenkopfgalle (Cynips caput medusae auf Quercus; a) Habitusbild in natürlicher Größe, b) einzelner Dorn, zirka dreimal vergrößert). Nach Küster.

Weitere morphologische Merkmale ergeben sich beim Studium der vom Gallengewebe umschlossenen Hohlräume. Beutelgallen haben naturgemäß stets nur einen von Gallentieren bewohnten Hohlraum; die Umwallungs- und Markgallen haben eine oder mehrere Larvenhöhlen, je nachdem sie ein Cecidozoon oder deren mehrere beherbergen. Neben den bewohnten Hohlräumen finden sich in manchen Gallen leere Kammern (Dryophanta disticha auf Quercus); in den Gallen des Andricus curvator (auf Quercus) liegt ein innerer, die Larvenhöhle umschließender Kern der Galle (freie Innengalle) zur Zeit der Reife isoliert in einem relativ großen Hohlraum. Die Eichengallen des Andricus ostreus fallen dadurch auf, daß bei ihnen ein muschelähnlicher, aus zwei Klappen bestehender Apparat die Innengalle einschließt.

6. Anatomie der Gallen. Die Gallen der Pflanzen kommen durch dieselben Wachstums- und Differenzierungsvorgänge zustande, die wir von der normalen Entwickelung der Pflanzen her kennen, und bestehen in allen Phasen ihrer Entwickelung aus Zellen, die in allen Grundeigenschaften mit den normalen übereinstimmen.

Die anatomischen Unterschiede zwischen den Pflanzengallen und den normalen Anteilen der Wirtspflanze sind quantitativer und qualitativer Natur. Unter dem Einfluß der von den Cecidozoen oder Cecidophyten ausgehenden Reize wachsen die Zellen des Wirtes zu abnormer Größe heran und liefern nach mehr oder minder zahlreichen Teilungen Gewebemassen von wechselnder Größe und Gestalt. Handelt es sich bei der Entstehung der Gallen lediglich um abnormes Wachstum der Zellen, so liegt Hypertrophie vor; treten abnorm zahlreiche Zellenteilungen auf, so spricht man von Hyperplasie. Qualitative Abweichungen vom normalen Bau finden wir darin, daß die Beschaffenheit der Zellwand, Zahl und Form der Plastiden, Gestalt und Größe des Zellkernes usw. nicht selten andere sind als in normalen Zellen, und ferner namentlich darin, daß die Gewebedifferenzierung in den Gallen sehr oft zu ganz anderen Resultaten führt als bei der Ontogenese normaler Organe.

6a) Zellen der Gallen. Abnorme Form- und Größenverhältnisse zeigen namentlich die Zellen derjenigen Gallen, welche lediglich durch Hypertrophie zustande kommen. Einzellig sind die Gallen vieler Chytridiaceen, welche ihre ganze Entwickelung in einer Zelle des Wirtes durchmachen und diese zu enormen Wachstumsleistungen anregen. Die Erineumrasen bestehen — von wenigen Ausnahmen abgesehen — aus einzelligen weitlumigen Haaren, die langen zylindrischen Schläuchen gleichen oder die Gestalt breiter Keulen annehmen (vgl. Fig. 13) oder schließlich auf schmalem stielartigem Fußteil einen breiten pilzhutähnlichen oder unregelmäßig gelappten, unvollkommen verzweigten „Kopf" tragen. Werden die Zellen des Grundgewebes zu besonders starker Hypertrophie angeregt, so entstehen breite Schläuche, deren Form wenig Auffallendes erkennen läßt (Oligotrophus Solmsii auf Viburnum lantana).

Für diejenigen Pilz- und Tiergallen, welche durch Hyperplasie der infizierten Gewebe zustande kommen, gilt, daß auch ihre Zellen im allgemeinen erheblich größer sind als die der normalen Wirtsorgane; niemals aber kommen bei ihnen solche Riesenformate zustande wie

bei den durch Hypertrophie entstandenen Gallen.

Die Kerne der Gallenzellen sind, wenn sie überhaupt Unterschiede von den Kernen normaler Zellen erkennen lassen, im allgemeinen größer als diese; das gilt für Mycocecidien ebenso wie für Zoocecidien. Gelappte Kerne, Kerne mit mehr als einem Nukleolus sind häufig. In den Wirtszellen einiger Synchytriumarten fand v. Guttenberg Kerne, die ungefähr das 250-fache des normalen Kernvolumens erreicht hatten; diese Kerne liegen unmittelbar dem Parasiten an und sind von einem feinen, vielfach verzweigten Kanalsystem durchzogen, welches an der dem Parasiten zugewandten Seite des Zellkernes mündet.

In Gallen verschiedener Provenienz namentlich in den von Aelchen erzeugten, finden sich vielkernige Zellen. In den „Riesenzellen“ der Aelchengallen kann die Zahl der Zellkerne über 100 steigen. Die Kerne können später wieder miteinander fusionieren.

Degenerative Veränderungen, welche die Zellenkerne der Gallen erfahren können, kommen, abgesehen von der schon erwähnten amöboiden Gestaltung, in der Abnahme oder dem völligen Verlust des Chromatins, der Lösung der Zellenkerne oder ihrer Verwandlung in querwandähnliche Platten (Exoascus amentorum auf Alnus) zum Ausdruck.

Die Chlorophyllkörner der histioiden Gallen sind im allgemeinen spärlich und blaßgrün; bei der Entstehung der organoiden Gallen sehen wir nicht selten die Bildung von Chlorophyll durch den Gallenreiz gefördert (Vergrünungen). Histioide Gallen mit ungewöhnlich reichlichem Chlorophyllgehalt sind die „Pocken“ des Birnbaumes (Eriophyes piri). Die von Bakterien hervorgerufenen Blattknoten der Rubiaceen (Pavettaarten u. a.) lassen dann, wenn sie auf den weißen Abschnitten panaschierter Blätter entstehen, diese lokal ergrünen.

Panaschierte Gallen entstehen an Stelle gleichmäßig grün gefärbter ausnahmsweise unter dem Einfluß nicht näher bekannter Umstände.

Kristalle von Calciumoxalat sind in Gallen weit verbreitet und zeigen dieselben Formen wie in den Geweben normaler Organe; im allgemeinen sind die Gallen nicht so kristallreich wie normale Pflanzenteile.

Anthocyan tritt in sehr vielen Gallen auf und zwar fast ausschließlich in seiner roten Modifikation.

Die Membranen zeigen hinsichtlich ihrer chemischen Beschaffenheit keine nennenswerten Abweichungen von den Wänden normaler Zellen; von den charakteristischen Verdickungen der Zellwände der Gallen wird später die Rede sein.

6b) Gewebe der Gallen. Vergleicht man die Gewebe einer ausgebildeten, durch Hyperplasie entstandenen Galle mit den normalen Geweben des zugehörigen Mutterbodens, so ergibt sich, daß die Bildung der Galle wohl niemals schlechthin zu einer Vermehrung derjenigen Zell- und Gewebeformen führt, die wir im ausgebildeten normalen Wirtsorgan vorzufinden gewöhnt sind, sondern daß mit der Vermehrung des Zellenmateriales sich eine mehr oder minder weitgehende qualitative Aenderung der Wachstums- und Differenzierungsvorgänge kombiniert: entweder die Differenzierung der hyperplastischen Gewebe bleibt einfacher als bei den entsprechenden normalen Geweben, so daß in den Gallen auch nach Abschluß ihrer Entwickelung im wesentlichen diejenigen histologischen Kennzeichen fixiert erscheinen, welche jugendliche, unfertige Gewebe normaler Organe vorübergehend kennzeichnen, — oder die Gewebedifferenzierung schlägt bei den Gallen andere Wege ein als bei der normalen Ontogenie, so daß die Schichtenfolge in erwachsenen Gallen Bilder aufweist, die aus der Entwickelungsgeschichte der normalen Organe nicht bekannt sind. Gallen der ersten Art — kataplasmatische Gallen — sind weiterhin dadurch gekennzeichnet, daß konstante Form- und Größenverhältnisse ihnen fehlen; diese verhelfen den Gallen der zweiten Art, den prosoplasmatischen Gallen zu den für sie in hohem Maße charakteristischen morphologischen Eigentümlichkeiten, von welchen oben die Rede war. Kataplasmatische Gallen werden in erster Linie von Pilzen, ferner von Aelchen, Rhynchoten und anderen Cecidozoen erzeugt; prosoplasmatische Gallen rufen außer vielen Milben und Rhynchoten namentlich die Dipteren und Hymenopteren hervor.

Einen wichtigen Unterschied innerhalb der Gruppe der prosoplasmatischen Gallen läßt ein Vergleich der Anordnung der Gewebeschichten innerhalb der Gallen mit der Anordnung der Schichten normaler Gewebe erkennen: entweder die Schichtenfolge der Gallengewebe entspricht insofern der normalen des Wirtsorganes, als sich z. B. im Blatte die oberen Schichten des Mesophylls anders ausbilden als die unteren, und nach Infektion der Achsen die äußeren Schichten anders als die inneren, — oder die Schichten der Gallen lassen in ihrem Verlauf keine gesetzmäßige Abhängigkeit von dem Schichtenverlauf in normalen Organen erkennen; Gallen der ersten Art sollen als dorsiventrale, Gallen der zweiten Art als radiäre bezeichnet werden. Figur 14 zeigt eine jugendliche Galle des Oligotrophus annulipes (auf Buchenblättern), deren Schichtenfolge ausgesprochen dorsiventral ist; trotz der auffälligen Veränderungen, die nach der Infektion durch das Cecidozoon das Blattgewebe erfahren hat, ist der Unterschied

zwischen oben und unten im Mesophyll deutlich geblieben. Figur 15 veranschaulicht mit dem Querschnitt durch eine Blattgalle des O. capreae (auf Salix) die Kennzeichen

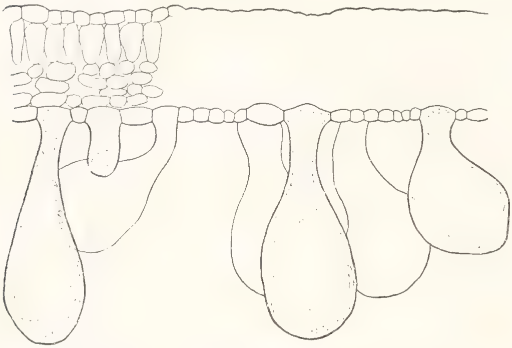


Fig. 13. Erineum (Eriophyes nervisequus auf Fagus). Nach Küster.

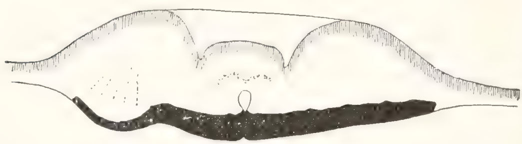


Fig. 14. Dorsiventral gebaute Galle (Oligotrophus annulipes auf Fagus, frühes Entwickelungsstadium; die dickwandigen Gewebe sind schwarz eingetragen). Nach Küster.



Fig. 15. Radiär gebaute Galle (Oligotrophus capreae auf Salix; die dickwandigen Gewebe sind schwarz eingetragen). Nach Küster.

einer radiären Galle; die für die Galle charakteristischen Gewebe sind oben und unten im Blatt so gut wie gleich stark entwickelt und bringen die Dorsiventralität des Mutterorgans nicht mehr zum Ausdruck.

Unter den kataplasmatischen Gallen finden sich solche, welche ähnlich wie manche Callusgewebe überhaupt keine Gewebedifferenzierung erkennen lassen. Bei den meisten Gallen ist aber eine solche deutlich erkennbar. Wir folgen bei der Besprechung der verschiedenen Gallengewebe der von der Normalanatomie her bekannten Einteilung. Naturgemäß wird dabei auf die prosoplasmatischen Gallen öfter Bezug genommen werden als auf die kataplasmatischen, und von jenen wiederum werden die histologisch mannigfaltigen Umwallungs- und Markgallen eingehender zu behandeln sein als diejenigen Gallen, welche vorzugsweise durch Flächenwachstum zustandekommen, da die durch Dickenwachstum erzeugten im allgemeinen weit größere „Neigung“ zu mannigfaltiger Differenzierung zeigen als die anderen.

1. Epidermis. Bei den umschlossenen Gallen (s. oben) leitet sich die Epidermis vom normalen Dermatogen der Wirtspflanze ab; bei den freien Gallen stellt die Epidermis eine Neubildung aus tiefer liegenden Gewebeanteilen des Wirtes dar. Dickwandige Epidermen finden sich namentlich bei den freien Cyniipdengallen. Bei den umschlossenen Gallen besteht die Epidermis zumeist aus isodiametrischen Zellen, deren Form und Membranverdickung wenig charakteristisches erkennen lassen.

Bei Beutelgallen und Umwallungsgallen sind die nach außen gewandten Epidermen dickwandiger als die den Gallenhöhlungen zugewandten inneren. Eine Cuticula ist nicht nur auf den derben äußeren, sondern auch an den zarten inneren Oberhäuten nachweisbar.

Die Schließzellen sind auf den Gallen im allgemeinen spärlicher als auf entsprechenden normalen Teilen des Wirtes; ihre Verteilung ist oft sehr ungleichmäßig, indem stellenweise die Schließzellen gruppenweise vereinigt, anderwärts an derselben Galle durch weite Strecken voneinander getrennt erscheinen. Bei Zoo- und Mycocecidien ist die Erscheinung sehr häufig, daß die Stomata funktionsunfähig sind: entweder es ist ihre Entwickelung noch vor Bildung des Spaltes stehen geblieben, oder die eine der beiden

Schließzellen ist kollabiert; auch beide Zellen können zugrunde gehen und zusammengepreßt werden; am verbreitetsten ist der Fall, daß die Schließzellen sichelförmig gebogene Form annehmen und dauernd geöffnet bleiben. Vierzellige Spaltöffnungsapparate sind auf den Gallen der Ustilago maydis (auf Zea), Ueberwölbung der Stomata durch die hypertrophierenden Nachbarzellen auf den von Trioza alacris (auf Laurus) erzeugten gefunden worden.

Die abnorm starke Produktion von Haaren und ferner die Bildung von Haarformen, die normalerweise sich nicht auf den Wirtspflanzen finden, spielt bei der Gallenbildung eine große Rolle: nicht nur die Erineumgallen (s. oben), sondern auch zahlreiche andere Milben- und manche Dipterengallen bekommen ihr wesentlichstes Kennzeichen durch das üppige Haarkleid, das unter dem Einfluß des Gallenerzeugers entsteht.

Ebenso wie Schließzellen können auch Trichome sich an den Epidermen freier Gallen (s. oben) entwickeln. Hinsichtlich der Form gleichen die Gallenhaare entweder im wesentlichen den normalen Haaren des Wirtes, oder sie zeigen sich in ganz neuartigen Gestalten, die von der normalen Anatomie des Wirtes her nicht bekannt sind. Dickwandige Sternhaare entwickeln sich auf den Gallen des Neuroterus lenticularis (auf Quercus), dickwandige, säbelförmig gekrümmte, zweiarmige Haare auf den von N. numismalis (auf Quercus); sehr dickwandige einzellige Sklereidenhaare finden sich zwischen dünnwandigen Epidermiszellen im Innern der Gallen von Perrisia ulmariae (auf Spiraea ulmaria); mehrzellige Haare, die bald an der Spitze, bald an ihrer Basis aus Sklereiden bestehen, treten zuweilen in den Gallen der P. fraxini (auf Fraxinus) auf.

Der Unterschied zwischen der derben äußeren und der zarten inneren Epidermis vieler Beutel- und Umwallungsgallen spricht sich nicht selten auch in der Behaarung aus: Figur 16 zeigt ein Stück vom Querschnitt durch die Galle des Eriophyes similis (auf Prunus spinosa): die äußere Epidermis trägt relativ dickwandige, spitze Haare, die innere Epidermis breite, dünnwandige Haare mit abgerundetem Ende und sehr reichlichem Eiweißgehalt, der den gallenbewohnenden Milben zugute kommt; derartige stoffspeichernde Haare kommen auch bei anderen Milbengallen vor. Sekretliefernde Haare, durch deren Tätigkeit die Gallen mit einer dicken Schicht lackartig glänzenden Sekretes bedeckt werden, finden sich bei verschiedenen Cynipidengallen (z. B. Cynips Mayri und anderen auf Quercus).

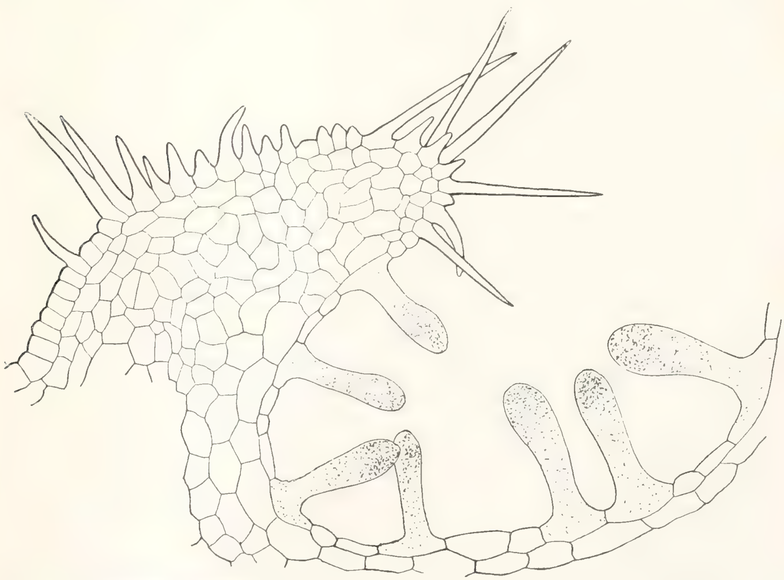


Fig. 16. Ungleiche Behaarung der inneren und äußeren Gallenteile (Eriophyes similis auf Prunus). Nach Küster.

2. Grundgewebe. Das Grundgewebe der prosoplasmatischen Gallen zeigt sich besonders oft und besonders markant als mechanisches und als stoffspeicherndes Gewebe ausgebildet.

Mechanische, d. h. dickwandige Gewebe sind in sehr vielen der durch Dickenwachstum entstandenen, prosoplasmatischen Gallen anzutreffen; sie fehlen z. B. den sogenannten Pocken des Birnbaumes (Eriophyes piri), den Pontaniagallen auf Salix, den Gallen des Pediaspis aceris (auf Acer), des Neuroterus baccarum (auf Quercus), den Pemphigusgallen der Pappeln und anderen mehr.

Die Verteilung der mechanischen Gewebe im Gallenkörper folgt im allgemeinen dem radiären Typus (s. oben; vgl. Fig. 15), d. h. die mechanischen Zellen bilden rings um die Larvenhöhle einen sie allseits ungefähr gleichmäßig umschließenden Gewebemantel, der bald nur wenige Zellenlagen mächtig ist, bald als steinhartes Gewebemassiv den Hauptanteil der Galle ausmacht. Seltener kommen zwei mechanische Mäntel vor, die ineinander geschachtelt liegen und durch mehr oder minder zahlreiche Schichten dünnwandigen Parenchyms voneinander getrennt sind.

Nicht immer bilden die mechanischen Zellen der Gallen einen zusammenhängenden Mantel. Wir finden Gallen mit zwei napf- und deckelartig geformten Gewebekomplexen oder sehen, daß über den inneren hohlkugelähnlichen Mantel ein äußerer hemisphärischer sich stülpt.

Die mechanischen Zellen der Gallen sind bemerkenswerterweise fast stets parenchymatisch; Sklerenchymfasern gehören in den primären Gewebeanteilen der Gallen zu den größten Seltenheiten. Die Form der mechanischen Zellen zeigt nichts Auffallendes; sehr mannigfaltig ist die Ausbildung ihrer Wand. Namentlich bei vielen Cynipidengallen kommen einseitig verdickte Sklereiden vor, die ihre verdickte Seite bei manchen Gallenarten der Larvenhöhle zuwenden, bei anderen von ihr abwenden. Die Verdickung der Membranen kann so weit gehen, daß die ganze Zelle sich zu einem scheinbar kompakten Zellulosekorn verwandelt. Allerhand Varianten in der Lokalisation des Membrandickenwachstums lassen auch die Steinzellen mancher Dipterengallen erkennen.

Nach Weidel können die mechanischen Zellen der Cynipidengallen und der von ihnen gebildete mechanische Mantel in der Weise sekundäre Veränderungen erfahren, daß während der letzten Entwickelungsphasen der Gallen die innersten Zellen des mechanischen Mantels sich entholzen und ihre Verdickungsschichten schwinden lassen; gleichzeitig wird der mechanische Mantel an seiner Außenseite durch Sklerose von Zellen, die bis dahin zartwandig waren, neu ergänzt.

Schwach kollenchymatisch verdickte Zellen finden sich namentlich in den subepidermalen Grundgewebslagen vieler Gallen. Dickwandiges und verholztes „Kollenchym“ tritt in den Gallen von Cynips Kollari (auf Quercus) auf.

Stoffspeicherndes Grundgewebe findet sich stets in den innersten Teilen der Gallen, wo es den Gallenbewohnern ohne weiteres zugänglich ist. Die Zellen enthalten vorzugsweise Eiweiß, daneben Fett. Ist ein mechanischer Mantel vorhanden, so können auch außerhalb des letzteren stoffspeichernde Gewebsschichten zur Entwickelung kommen; ihre Zellen sind mit Stärke gefüllt.

Assimilierendes Grundgewebe spielt, wie aus dem oben (S. 453) gesagten hervorgeht, in Gallen eine ganz untergeordnete Rolle. In den Produkten der Pontania proxima (auf Salix) findet man im Innern einen ansehnlichen Komplex kräftig grüner Zellen.

Sternparenchym ist bei vielen Cynipidengallen anzutreffen: die schwammige Rinde der Gallen von Cynips Kollari und anderen besteht aus langarmigen, sehr mannigfaltig gestalteten Parenchymzellen. Uebrigens sind auch in den anderen Gewebeformen der Gallen, selbst in den Steinzellenmänteln Interzellularräume von ansehnlicher Weite meist leicht zu erkennen.

Was das sekretorisch tätige Grundgewebe der Gallen betrifft, so können die Sekretzellen, Sekretlücken usw. der normalen Wirtsorgane unverändert auch im Gewebe der Gallen erscheinen oder in diesem fehlen oder in ihm besonders reichlich auftreten; Beispiele für den letzten Fall sind die Gallen der Pemphigus cornicularius (auf Pistacia). Im Holz von Abies pectinata, das normalerweise keine Harzgänge entwickelt, können nach Besiedelung durch Parasiten solche auftreten. — Ueber das Auftreten von Kristallen und Anthocyan in Gallen siehe oben S. 453.

3. Primäres Leitbündelgewebe. Das Gewebe der Gallen ist meist nur spärlich mit Leitbündeln ausgestattet; kleine Gallenbildungen enthalten oft überhaupt keine Leitbündel. Diejenigen Gallen, welche ausschließlich durch Hypertrophie zustande kommen, besitzen keine anderen Leitbündel als die normalen ihres Mutterbodens.

Die histologische Zusammensetzung der Leitbündel gleicht in den Gallen im allgemeinen der normalen. Die Orientierung von Xylem und Phloem fällt meist derartig aus, daß sich dieses der Peripherie der Gallen, jenes dem Galleninnern zuwendet. Ausnahmen sind selten. Konzentrische Bündel treten in den Gallen von Trigonaspis megaptera und Andricus albopunctatus auf (hadrozentrische Bündel). Was die Form der einzelnen Zellen betrifft, so sehen wir paren-

chymatische Elemente im Xylem reichlicher auftreten als unter normalen Umständen; rundliche, kurze palisadenförmige Tracheiden und solche, welche durch ihre regellose Form an Spicularzellen erinnern, sind weit verbreitet.

Die Leitbündel der Gallen können mitten im Gallengewebe entstehen und erst nachträglich den Anschluß an die Bündel der normalen Wirtsteile finden.

Die räumlichen Beziehungen zwischen den normalen und den im Gallengewebe entstandenen Leitbündeln sind verschieden, je nachdem die Gallen aus Rinde, Mark oder Leitbündelgewebe des Wirtes entstanden sind, und wechseln mit dem Modus der Anheftung der Galle an das Wirtsorgan. Wie die innersten Teile der von Aulax Latreillei erzeugten Galle (auf Glechoma hederacea) durch neu entstandene Bündel (Houards „faisceaux irrigatoires") von den normalen Bündeln des Wirtes her versorgt werden, zeigt Figur 17.

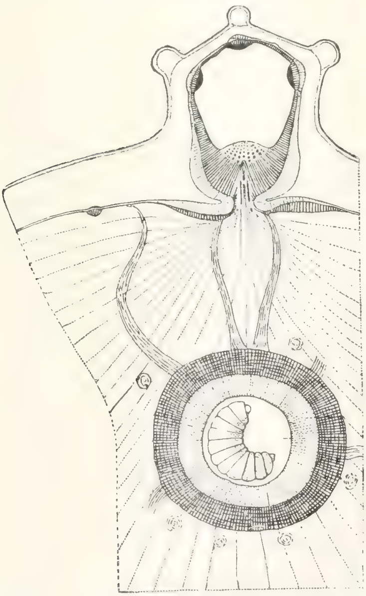


Fig. 17. Verlauf der Leitbündel in einer außerhalb des normalen Leitbündelringes liegenden Stengelgalle (Aulax Latreillei auf Glechoma). Nach Houard.

4. Sekundäre Gewebe. Die sekundären Gewebe der Gallen entstehen, wenn das normale zwischen Xylem und Phloem liegende Cambium seine Tätigkeit nach Beeinflussung durch den Parasiten besonders lebhaft fortsetzt, und gehen ferner aus Meristemen hervor, welche in den Gallen neu entstanden sind. Auch diejenigen sekundären Gewebe der Gallen, welche im wesentlichen die von normalen Pflanzenteilen her bekannten Charaktere des sekundären Xylems und des sekundären Phloems aufweisen, unterscheiden sich von den entsprechenden normalen Geweben durch das Vorherrschen des Parenchyms: die Markstrahlen werden abnorm zahlreich und abnorm breit, Holzparenchym und Bastparenchym fallen reichlicher aus als unter normalen Verhältnissen. In den Gallen des Myzoxylus laniger und ähnlichen entstehen bei starker Einwirkung der Parasiten schließlich nur noch parenchymatische Elemente.

Bei der Bildung von Stengelgallen kann infolge der Hyperplasie des Mark- und Markstrahlgewebes der Leitbündelring in mehrere Teile zersprengt werden; das Cambium dieser Teilstücke kann sich in der Weise ergänzen, daß jedes Stück zu einem geschlossenen Ringe wird (Gypsonoma aceriana auf Populus alba und andere).

Kork ist selten bei Gallen. Wir finden ihn z. B. auf der Oberseite der Gallen des Neuroterus numismalis. Lentizellen sind z. B. auf den Cecidien der Pontania salicis (auf Salix) sehr auffällig.

7. Chemie der Gallen. Im allgemeinen enthalten die Gallen erheblich mehr Wasser als die entsprechenden normalen Teile der Wirtspflanzen; viele Gallen haben geradezu sukkulente Beschaffenheit. Auf 1000 g Frischgewicht kommen an Trockensubstanz

	beim normalen Wirtsorgan	bei den Gallen
Mikiola fagi auf Blättern von Fagus	450	220
Pediaspis aceris auf Blättern von Acer	256	156
Pontania proxima auf Blättern von Salix	323	155
Exobasidium vaccinii auf Blättern von Vaccinium vitis idaea	436	210

Der Aschengehalt der Gallen beträgt (nach Koch) 1,3—2%. In den Gallen von Cynips Kollari fanden sich 85,71% Wasser und 1,3839% Asche, die folgende Zusammensetzung hatte:

SiO_2	17,79%
P_2O_5	32,38%
CaO	5,17%
SO_3	24,82%
K_2O	15,65%.

Der Stickstoffgehalt der Gallen ist nach Molliard durch besonderen Reichtum an löslichen N-verbindungen gegenüber den normalen Pflanzenteilen ausgestattet. Auf 100 g Trockensubstanz kommt nach Molliard

	beim normalen Wirtsorgan	bei den Gallen
Eriophyes galii auf Galium mollugo	0,25	0,42
Isosoma hyalipenne auf Psamma arenaria . . .	0,13	0,72
Tetraneura ulmi } auf	0,33	2,65
Schizoneura lanuginosa } Ulmus		1,58

Ueber den hohen Stärkegehalt vieler Gallen belehrt schon der mikroskopische Befund. Für die Alleppogallen (s. unten) werden 2%, für die chinesischen Galläpfel (s. unten) 8%, für die Gallen des Cynips mayri (auf Quercus) 8,92%, für die des Pemphigus cornicularius (auf Pistacia) 6,21 bis 6,59% angegeben.

Der Reichtum der Gallen an Gerbstoffen bedingt die technische Verwendbarkeit mancher Formen und erklärt die Beachtung, die sie schon im Altertum und Mittelalter seitens der Aerzte gefunden haben. Auf die Trockensubstanz berechnet enthalten nach Figdor

die Aleppogallen	58	%
die Bassorahgallen	30	%
die Moreagallen	30	%
die Knoppern	23—25	%
die chinesischen Galläpfel	77	%
die Pistaciagallen	60	%.

Die technisch verwendbaren Gallen sind hauptsächlich Eichengallen.

Die Aleppogallen (gallae turcicae, g. levanticae, g. halepenses, asiatische, kleinasiatische, levantinische, aleppische Gallen oder Galläpfel) entstehen nach Infektion der jüngeren Zweige von Quercus lusitanica, besonders von Quercus lusitanica ssp. orientalis und infectoria durch Cynips gallae tinctoriae. Die „aleppische" Sorte wird im August und September nördlich von Aleppo gesammelt, hat ca. 2,5 cm Durchmesser und ist dunkelgrün oder schwärzlich; die „mossulischen" sind etwas heller, stammen aus dem östlichen Teil des Verbreitungsgebietes und werden von Mossul auf dem Tigris exportiert. Die „Smyrnaer" Exemplare sind 3 bis 5 cm groß und meist gelblich gefärbt.

Die Bassorahgallen (Sodomsäpfel) entstehen auf Quercus tinctoria nach Infektion durch Cynips insana, sind kugelig mit einem Wirtel kegelähnlicher Warzen rings um den Scheitel der Galle und haben 38 bis 42 mm im Durchmesser. Sie werden an den Küsten des Marmarameeres, an den Dardanellen, nördlich von Smyrna und an verschiedenen Plätzen in Persien gesammelt.

Moreagallen werden als Verfälschung der Aleppogallen in den Handel gebracht. Sie stammen angeblich von Quercus cerris, sind 12 mm lang, kreisel- oder urnenförmig, oben abgeplattet und mit Höckern ausgestattet.

Die kleinen ungarischen Gallen werden durch Cynips lignicola (auf Qu. sessiliflora und Qu. pedunculata), die großen ungarischen Gallen (weiße Gallen, Landgallen) durch Cynips hungarica (auf Qu. pedunculata), die deutschen Gallen (mitteleuropäische, österreichische, böhmische Gallen) durch Cynips kollari (auf Qu. sessiliflora, pubescens, cerris, rubra, fastigiata) erzeugt, die „Knoppern" entstehen nach Infektion durch Cynips calicis an der Cupula von Qu. pedunculata und Qu. sessiliflora.

Geringere Bedeutung für die Praxis haben einige auf Pistacia erzeugte Gallen. Die carobbe di Giudea (Judenschoten, galles en cornè) werden durch Pemphigus cornicularius auf Pistacia terebinthus erzeugt. Die gul-i-pista oder die echten Bokharagallen kommen aus Persien in den indischen Handel; sie stammen von P. vera.

Hervorragend gerbstoffreich (s. oben) sind die chinesischen oder japanischen Galläpfel, die Produkte der Blattlaus Schlechtendalia chinensis auf Rhus semialata: relativ dünnwandige, blasenähnliche, bis 8 cm lange Gebilde mit warzen- oder fingerförmigen Vorsprüngen von wechselnder Gestalt.

Kakdásinghi, eine auf Rhus Kakrasinghee durch eine Aphide erzeugte Galle, kommt in Bombay auf den Markt. —

Als eßbar sind die von einer Cynipide auf Salvia pomifera erzeugten Gallen zu nennen.

8. Aetiologie der Gallen. Zu den Vorbedingungen jeder Gallenbildung gehört es, daß ein Parasit, welcher „cecidogene" Reize auszuüben vermag, auf eine Pflanze gelangt, welche auf jene mit Gallenbildung reagieren kann. Dabei ist zunächst zu beachten, daß eine Pflanze, welche nachweislich imstande ist, nach Besiedelung durch einen geeigneten Parasiten Gallen zu erzeugen, diese Fähigkeit nicht in allen Stadien ihrer Entwickelung zu offenbaren vermag. Thomas hat mit Recht und nachdrücklich darauf hingewiesen, daß „Gallenbildung nur möglich ist, solange der betreffende Pflanzenteil noch in der Entwickelung" begriffen ist. Da wir wissen, daß traumatische und andere Reize imstande sind, Dauergewebe zu Wachstums- und Teilungstätigkeit anzuregen, erscheint es nicht ausgeschlossen, daß auch Gallenreize ähnliche Reaktionen auszulösen imstande sein können; von Adelges fagi wissen wir in der Tat, daß sie das Rindendauergewebe der Buche zum Proliferieren anregt. Andere Ausnahmen vom Thomasschen Satz sind bisher nicht bekannt geworden.

Die Cecidozoen sind keineswegs in allen Phasen ihrer Entwickelung dazu befähigt, Gallen zu erzeugen: man hat zwischen Oocecidien und Scolaecocecidien (Eigallen und Larvengallen) unterschieden, je nachdem die erste Veranlassung zur Gallenbildung vom Ei oder von der Larve ausgeht.

Auf Salix caprea ruft eine Coleoptere (Dorytomus?) zuweilen Gallen an den männlichen Kätzchen hervor; in anderen Fällen unterbleibt nach Besiedelung des Wirtes durch dasselbe Cecidozoon die Gallenbildung. Gallen, deren Bildung unter bestimmten Umständen unterbleiben kann, ohne daß dadurch die Entwickelung des Tieres gehindert würde, nennt

Molliard fakultative Gallen. Gebilde dieser Art sind wahrscheinlich häufiger als man bisher gemeint hat.

Anhaltspunkte zur Beurteilung der bei der Gallenbildung wirksamen Faktoren liefert in Vergleich zwischen den Gallen und abnormen pflanzlichen Gewebsbildungen anderer Art. Wir finden bei manchen Gallen histologische Eigentümlichkeiten, welche auch bei hyperhydrischen Geweben anzutreffen sind (Haarformen der Erineumgallen und anderen), und folgern daraus, daß bei der Entstehung jener Gallenstrukturen ebenso wie bei der Entstehung der hyperhydrischen Gewebe Störungen im osmotischen Gleichgewicht der Zellen den maßgebenden Faktor abgeben.

Da der Entstehung sehr vieler Gallen Verwundung vorausgeht und ihr Gewebeaufbau in nicht wenigen Punkten mit den typischen Wundgeweben (Callus, Wundholz) übereinstimmt, werden wir folgern dürfen, daß bestimmte Wachstumserscheinungen, die bei der Genese der Gallen beteiligt sind, ursächlich auf die der Gallenbildung vorausgehende Verwundung zurückzuführen sind.

Sehr bemerkenswert ist die Uebereinstimmung zwischen vielen bei organoiden Gallen auftretenden Organformen und den Formanomalien, die nach Ernährungsstörungen, namentlich nach Ueberernährung auftreten und durch diese Mittel willkürlich hervorgerufen werden können. Das Auftreten von abnorm gestalteten Blattspreiten oder von Fasciationen an Sproßausschlägen und Wasserlohden, das Auftreten der „Jugendform" an Coniferen des cupressoiden Typus (Göbel), die Bildung metaschematischer Blüten als Folge abnormer Ernährung (Klebs) usw. sind Erscheinungen, die in durchaus vergleichbarer Weise bei der Entstehung vieler Gallen sich wiederholen. Vergrünung und Füllung der Blüten, Durchwachsung der Blüten und Blütenstände u. dgl. treten bekanntlich nicht nur nach Infektion durch gallenerzeugende Parasiten, sondern auch ganz unabhängig von solchen auf. Wir schließen aus diesen Uebereinstimmungen, daß auch bei der Entstehung der hier erwähnten organoiden Gallen ganz ähnliche Ernährungsanomalien im Spiele sind wie bei den experimentell hervorgerufenen oder spontan entstandenen „teratologischen" Anomalien, — Ernährungsanomalien, welche das eine Mal durch Parasiten irgendwelcher Art, im anderen Falle durch abnorme Ernährung von den Wurzeln her, durch Frost, durch mechanische Beschädigungen und andere Faktoren herbeigeführt werden. Wenn irgendein Parasit, der die Wurzeln einer Pflanze schädigt, Ernährungsstörungen in dieser zustandekommen läßt, die an den oberirdischen Teilen der Wirtspflanze z. B. in der Bildung gefüllter Blüten ihren Ausdruck finden, so werden wir nach dem oben (Abschnitt 1) Gesagten nicht von Gallen, sondern nur von gallenähnlichen Formanomalien sprechen dürfen. Parasiten, welche in der geschilderten oder anderer Weise eine „Fernwirkung" auf die Gestaltungstätigkeit des Wirtes haben, sind in neuerer Zeit wiederholt beobachtet worden (Aelchen, Pilze an Wurzeln, stengelminierende Insekten).

Ein Analogon zu den prosoplasmatischen Gallen (s. oben) ist nicht zu ermitteln. Wir müssen daher annehmen, daß die Entstehung und namentlich die Ausbildung dieser Gallen durch Agentien eigener Art veranlaßt wird. Beyerinck hat beobachtet, daß bei der Anlage der Pontaniagallen (auf Salix) gleichzeitig mit dem Ei von dem Muttertiere eine kleine Dosis flüssiges Sekret in die dem Wirte beigebrachte Wunde fließt; ferner konnte Beyerinck feststellen, daß die Gallenbildung auch dann eintritt, wenn ausnahmsweise kein Ei abgelegt wird oder dieses frühzeitig getötet wird. Das Sekret genügt also, um die Bildung einer (allerdings nur kleinen) Galle hervorzurufen. Die Hypothese, daß nicht nur die Pontaniagallen, sondern zum mindesten sämtliche prosoplasmatischen Gallen die Reaktion der Pflanze auf spezifische chemische Stoffe darstellen, ist die einzige, welche uns zurzeit die Tatsache, daß an einem und demselben Wirte unter dem Einfluß verschiedener Gallentiere durchaus verschieden gebaute, wohlcharakterisierte Gallen entstehen, und viele andere Erscheinungen verständlich macht. Alle Versuche, durch Einimpfung der verschiedenartigsten chemischen Verbindungen an Pflanzen „Gallen" oder gallenähnliche Gebilde hervorzurufen, sind bisher resultatlos geblieben. Das einzige, was wir von den Eigenschaften der von den Cecidozoen gelieferten Stoffe wissen, ist, daß sie wasserlöslich sind und auf dem Wege der Diffusion durch zahlreiche Zellenschichten im Körper der Wirtspflanze sich verbreiten können.

Eine bleibende Veränderung vermag das Gallengift dem Protoplasma des Wirtes nicht aufzuprägen; Beyerinck hat darauf aufmerksam gemacht, daß dann, wenn das Wachstum einer Galle über sein normales Maß hinaus gefördert wird (durchwachsene Triebspitzengallen und anderes mehr), die neugebildeten Teile die Eigenschaften der normalen Wirtspflanze, nicht die der Galle aufweisen.

Die Tatsache, daß das Gallengift durch Diffusion im Gewebe des Wirtes sich verbreiten kann, darf nicht zu der Meinung verführen, daß die in prosoplasmatischen Gallen oft sehr deutlich unterscheidbaren Gewebeschichten ohne weiteres in ursächlichen Zusammenhang mit den Diffusionszonen des Gallengiftes zu bringen seien. Die Gewebeschichtung der Gallen, welche eine unverkennbare

Aehnlichkeit mit der Schichtenfolge in dikotylen Achsen aufweist, ist vielmehr ebenso wie diese als Resultat eines Selbstdifferenzierungsprozesses in Roux' Sinne aufzufassen; die regelmäßige Aufeinanderfolge eines rindenähnlichen dünnwandigen Parenchyms, eines dem Xylem vergleichbaren mechanischen Mantels und eines dem Marke ähnlichen inneren Stoffspeichers hat vermutlich mit dem Gallenreiz und den dabei wirksamen Stoffen direkt wenig oder gar nichts zu tun; die Variationen dieses Themas aber, welche erst die histologische Eigenart der Gallen ausmachen, stellen die Reaktionen der wachsenden und sich differenzierenden Gallengewebes auf die spezifisch verschiedenen Gallengiftstoffe dar.

9. Biologie der Gallen. Eine Anpassung der Gallenerzeuger an bestimmte Wirtspflanzen spricht sich darin aus, daß die weitaus meisten Cecidozoen und Cecidophyten entweder nur auf einer bestimmten Wirtsspezies oder auf den Angehörigen eines Genus oder auf mehreren zu einer Familie gehörigen Gattungen sich zu betätigen vermögen: Plasmodiophora brassicae, Peronospora parasitica und Albugo candida sind an Cruciferen angepaßt, Endophyllum sempervivi an Crassulaceen usf. Bei vielen Cecidozoen kommt ihre systematische Verwandtschaft darin zum Ausdruck, daß die Arten einer Insektengattung oder Gattungen einer Familie oder größerer Verwandtschaftskreise an die nämliche Wirtspflanzenfamilie angepaßt sind: die Arten der Gattung Adelges sind an Coniferen, die der Dipterengattungen Clinorrhyncha, Cystiphora, Rhopalomyia u. a. an Compositen, die Rhabdophagaarten an Salicaceen angepaßt. Ferner sind sämtliche Arten der europäischen Hymenopterengattungen Andricus, Biorrhiza, Cynips, Dryocosmus, Dryophanta, Neuroterus, Plagiotrochus und Trigonaspis an Quercus angepaßt.

Unerreicht in ihrer Pleophagie ist die in Wurzelgallen lebende Heterodera radicicola; dieses Aelchen ist auf Leguminosen, Compositen, Cucurbitaceen, Chenopodiaceen, Rubiaceen, Malvaceen, Vitaceen, Cruciferen, Labiaten, Solanaceen, Gramineen, Liliaceen, Musaceen und anderen Familien angetroffen worden. Unter den gallenerzeugenden Pilzen kommt eine Chytridiacee (Pycnochytrium aureum), die auf 100 Wirten aus den verschiedensten Familien lebt, der Heterodera nahe, ohne sie zu erreichen. Wenig wählerisch sind hinsichtlich ihres Wirtes manche Aphiden; Aphis myosotidis z. B. tritt auf Scrophulariaceen, Plantaginaceen und Compositen auf; es handelt sich in diesem und ähnlichen Fällen allerdings um die Erzeugung von Gallen mit wenig ausgesprochenenen Formmerkmalen.

Biologische Arten und Rassen sind bei einer Reihe pflanzlicher und tierischer Gallenerzeuger ermittelt worden. Unter den Cecidophyten ist Rhizobium radicicola auf seine biologischen Rassen wiederholt untersucht worden. In der Hymenopterenspezies Isosoma graminicola verbergen sich zwei biologische Arten, von welchen die eine nur Triticum junceum, die andere nur Triticum repens infiziert u. dgl. m.

Die Verbreitung der Gallenerzeuger erfolgt im allgemeinen langsam, da die Befähigung zu schneller Ortsbewegung sehr vielen von ihnen abgeht; viele Dipteren und Hymenopteren sind träge und schlechte Flieger. Auf welchem Wege sich die Gallmilben verbreiten — ob mit Hilfe geflügelter Insekten oder an herbstlichem Laube haftend, das der Wind forträgt —, ist noch unbekannt. In Anbetracht der Seßhaftigkeit vieler Gallenerzeuger wird die Ermittelung ihrer Verbreitungsgrenzen zur Lösung tier- und pflanzengeographischer Fragen beitragen.

Die Lebensdauer der Gallen ist keineswegs immer dieselbe wie die des gallentragenden Wirtsorganes. Es gibt kurzlebige Gallen, welche erheblich früher zugrunde gehen als das Wirtsorgan (Neuroterus baccarum auf Quercus, Tetraneura ulmi auf Ulmus) und langlebige Gallen, welche dieses um mehrere Monate überleben können. Die linsenförmigen Gallen, welche Neuroterus lenticularis, N. numismalis u. a. auf Eichen erzeugen, lösen sich im Herbst vom Mutterorgan ab, fallen zu Boden und beherbergen dort noch bis zum Frühjahr die Cecidozoen; erst wenn diese ausgeschlüpft sind, stirbt das Gallengewebe ab. Die Gallen der Pontania salicis sind durch besondere Zählebigkeit ausgezeichnet; auch leere Gallen und Stücke von solchen kann man durch Kultur auf feuchtem Sande bis zum nächsten Sommer am Leben erhalten; ebenso wie ihre Wirtsorgane (Blätter von Salix) sind auch die Gallen imstande, sich unter geeigneten Umständen zu bewurzeln.

Das Auskriechen der Cecidozoen aus den Gallen bewerkstelligt sich ohne besondere Umstände, wenn es sich um dauernd offenstehende Gallen handelt. Sind die Gallen verschlossen, so müssen sich die Tiere ein Flugloch durch die Gallenwand nagen, oder die Gallen müssen durch spontanes Oeffnen den Tieren den Weg frei machen. Letzteres geschieht durch unregelmäßiges Zerreißen der Gallenwand (Schizoneura lanuginosa auf Ulmus), durch Bildung eines ventilartigen Ausgangs von bestimmter Lage und Größe (Tetraneura ulmi auf Ulmus), durch Ablösen und Durchbrechen der Gallen (Oligotrophus bursarius auf Glechoma) oder durch das Abwerfen eines Deckels (Cecidoses

eremita auf Duvaua; vgl. Fig. 18). Einzellige Gallen, die zur Zeit der Reife an ihrer Basis abbrechen, erzeugt Synchytrium papillatum (auf Erodium cicutarium).



Fig. 18. Spontanes Oeffnen einer Galle durch Ablösung eines Deckels (Cecidoses eremita auf Duvaua). Nach Kerner.

Springende Gallen nennt man solche, welche nach ihrer Loslösung vom Mutterorgan dadurch, daß das Cecidozoon sich krümmt und wieder streckt, in hüpfende Bewegungen versetzt werden können (Neuroterus saltans an Quercus cerris, Nanophyes pallidus an Tamarix). Vielleicht erwächst den Gallen aus ihrer Befähigung zum „Springen" ein Vorteil bei der Verfolgung durch gallenfressende Tiere. —

Die Cecidozoen sind keineswegs die einzigen Tiere, welche zu den von jenen erzeugten Gallen in biologischen Beziehungen stehen. Als harmlose Besucher nähern sich vor allem die Ameisen verschiedenen Gallen, um den von diesen ausgeschiedenen Zucker aufzunehmen. Als gallenfressende und gallenzerstörende Tiere kommen namentlich Vögel in Betracht, in geringerem Maße Eichhörnchen, Eidechsen u. a. Inquilinen heißen diejenigen Tiere, insbesondere diejenigen Cynipiden, welche nicht imstande sind, selbst Gallen zu erzeugen und ihre Entwickelung in der Galle eines fremden Tieres durchmachen; Parasiten sind diejenigen, welche die Cecidozoen in ihren Gallen angreifen und töten und von ihrer Leibessubstanz sich ernähren. Für sämtliche Hauptgruppen der Zoocecidien sind Parasiten und Inquilinen bekannt; besonders groß ist die Schar derjenigen, welche an Hymenopteren und die von ihnen erzeugten Gallen angepaßt sind; allein in den Gallen der Biorrhiza aptera leben, soweit bisher bekannt, nicht weniger als 79 Parasiten und 11 Inquilinen. Die Besiedelung durch fremde Organismen kann die Entwickelung der Gallen in verschiedener Weise beeinflussen, kann ihnen die Fähigkeit zu spontaner Ablösung oder spontanem Oeffnen nehmen, kann sie abnorm klein bleiben, abnorme Formen und abnorme Größe erreichen lassen u. dgl. m. — Schließlich wäre noch zu erwähnen, daß selbst in verlassenen Gallen allerhand tierische Ansiedler noch Wohnung und Beköstigung finden; namentlich die Gallen von Lipara lucens (an Phragmites) beherbergen die verschiedensten Insekten.

Für parasitische Pilze sind die Gewebe vieler Gallen ein ausgezeichneter Nährboden; manche Pilze entwickeln sich auf den Gallen sichtlich besser als auf den normalen Anteilen des Wirtsorganes. Eine Reihe von Pilzen sind besonders an das Leben auf Gallen angepaßt und kommen — soweit bisher bekannt — überhaupt nur auf diesen und niemals auf normalen Pflanzenteilen vor: Giesenhagen fand auf den Gallen der Taphrina cornu cervi (auf Aspidium aristatum) einen Protobasidiomyceten (Urobasidium rostratum); Sphaerotheca phytoptophila kommt nur auf Milbengallen der Celtis occidentalis vor u. dgl. m. —

Von zahlreichen Asphondylia-Gallen ist bekannt, daß sie niemals anders als von Pilzmycel erfüllt zu finden sind. Der in ihnen wuchernde Pilz wird, wie Neger erkannt hat, von der Gallenmutter gleichzeitig mit dem Ei auf die Wirtspflanze gebracht, sein Mycel dient der Asphondylia-Larve als Nahrung. Die Zellformen, welche das Mycel in der Galle entwickelt, ähneln der sogenannten Ambrosia, d. h. den an den Pilzrasen in den Larvenwiegen verschiedener Holzbohrkäfer (Xyleborus xyloterus u. a.) sich entwickelnden Mycelzellen; die Gallen werden daher als Ambrosiagallen bezeichnet (Asphodylia capparis auf Capparis spinosa, A. verbasci auf Verbascum und Scophularia, A. coronillae auf Coronilla u. a.).

10. Thylacien. Es ist bemerkenswert, daß der sehr stattlichen Zahl parasitisch lebender Organismen, welche auf Pflanzen Gallen entstehen lassen, nur eine verschwindend kleine Gruppe von Parasiten gegenübersteht, welche ihre tierischen Wirte zu ähnlichen Wachstumsanomalien anregen.

Nach Giard werden gallenartige Wucherungen an Tieren als Thylacien bezeichnet (*θυλακιον*=Beutel); je nachdem ob diese von tierischen oder pflanzlichen Parasiten hervorgerufen werden, ist zwischen Zoothylacien und Phytothylacien zu unterscheiden.

Thylacien erzeugende Tiere sind in erster Linie verschiedene Sporozoen (Coccidium oviforme im Kaninchen, Myxobolus Pfeifferi auf den Barben usw.). Die Larven der Najaden (Lamellibranchiaten) erzeugen an Fischen gallenähnliche Wucherungen. Von den Arthropoden dürften die Milben als Thylacienerzeuger am wichtigsten sein (Dermatoryctes mutans an Hühnern u. a.). Auch ein Insektenthylacium ist bekannt: Aphelopus melaleucus (auf Typhlocyba hippocastani) ist eine Hymenoptere, gehört also zu derselben Insektengruppe wie die Erzeuger der kompliziertesten Pflanzengallen.

Literatur. *I. Lehr- und Handbücher. 1. Spezielle Cecidologie. Bestimmungstabellen:* **v. Schlechtendal**, *Die Gallbildungen (Zoocecidien) der deutschen Gefäßpflanzen. Zwickau 1891.* — **Houard**, *Les zoocécidies des plantes d'Europe et du bassin de la méditerranée. Paris 1909. 2 tomes.* — **Ross**, *Die Pflanzengallen (Cecidien) Mittel- und Nordeuropas, ihre Erreger und Biologie und Bestimmungstabellen. Jena 1911.* — **Rübsaamen**, *Die Zoocecidien, durch Tiere erzeugte Pflanzengallen Deutschlands und ihre Bewohner. Bis 1911 Lieferung 1 erschienen.* — *2. Allgemeine Cecidologie:* **Küster**, *Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911.* — *II. Cecidologische Zeitschrift: Marcellia. Herausgeber* **A. Trotter** *(Avellino). Bis 1912 elf Jahrgänge.* — *III. Exsikkatenwerke:* **Hieronymus, Pax und Dittrich**, *Herbarium cecidologicum.* — **Trotter und Cecconi**, *Cecidotheca italica.* — **Grevillius und Niessen**, *Zoocecidia et Cecidozoa imprimis provinciae rhenanae.* — **Jaap**, *Zoocecidiensammlung.*

E. Küster.

Galvani
Luigi.

1737 bis 1798, der Entdecker der nach ihm benannten elektrischen Erscheinungen. Er stammte aus Bologna, machte hier seine Studien, anfangs theologische, ging jedoch bald zur Medizin über, trieb mit Vorliebe Anatomie und Physiologie, erlangte bereits 1762 eine Professur der Anatomie, veröffentlichte mehrere wertvolle Abhandlungen vergleichend anatomischen Inhalts und entdeckte zufällig am 6. November 1789 die bekannten Phänomene am Schenkelnerven des Frosches. Die Ergebnisse seiner fortgesetzten Untersuchungen veröffentlichte er dann 1791 unter dem Titel „De viribus electricitatis in motu musculari commentarius" (erschien deutsch in Prag 1793). Bei Begründung der cisalpinischen Republik wurde Galvani, der sich weigerte, den Beamteneid zu leisten, seiner Stellung enthoben, jedoch bald wieder eingesetzt. Obgleich Galvani eine falsche Erklärung von seinen Versuchen gab, wonach die Elektrizität den Tieren oder deren Nerven selbst eigen sein sollte, fanden diese doch große Anerkennung u. a. bei Männern wie A. v. Humboldt und Volta. Der letztgenannte kam später zur Ansicht, daß die Quelle der Elektrizität bei Galvanis Versuchen nicht im Organismus, sondern in dem Metallbogen enthalten sei. Immerhin bleibt es Galvanis Verdienst, die Wichtigkeit der Erscheinungen erkannt und zur Geltung gebracht zu haben.

Literatur. **Alibert**, *Éloge de Galvani. Paris 1806.* — *Biographisches Lexikon ed.* **Hirsch und Gurlt**.

J. Pagel.

Galvanische Ketten.

1. Definition. Inkonstante und konstante Ketten. Zusammensetzung praktisch verwendeter Elemente. 2. Thermodynamische Theorie galvanischer Elemente. Anwendung des ersten Hauptsatzes. 3. Anwendung des zweiten Hauptsatzes. 4. Berechnung elektromotorischer Kräfte auf thermodynamischem Wege. 5. Berechnung aus dem chemischen Gleichgewicht. 6. Berechnung mit Hilfe des Nernstschen Wärmetheorems. 7. Osmotische Theorie der galvanischen Elemente. Flüssigkeitsketten. 8. Metallelektroden. Die Lösungstension der Metalle. 9. Konzentrationsketten. Aenderung der Ionenkonzentration. 10. Galvanische Elemente mit zwei verschiedenen Elektroden. 11. Konzentrationsketten bezüglich der Elektroden. Aenderung der Lösungstension. 12. Die Knallgaskette. Das Problem der direkten Elektrizitätsgewinnung aus Kohle. 13. Oxydations- und Reduktionsketten. 14. Akkumulatoren.

1. Definition. Inkonstante und konstante Ketten. Zusammensetzung praktisch verwendeter Elemente. Galvanische Ketten oder galvanische Elemente nennen wir Vorrichtungen, welche dazu dienen, chemische Energie auf direktem Wege — d. h. ohne den Umweg über die Zwischenform der Wärme — in elektrische Energie zu verwandeln. Der wesentliche Bestandteil aller galvanischen Elemente ist ein elektrolytischer Leiter; denn nur in einem solchen sind Bewegung der Elektrizität und stoffliche Veränderung, einander fordernd, verknüpft.

Elemente, welche nur aus Elektrolyten zusammengesetzt sind, sind für die Theorie von grundlegender Bedeutung geworden; die praktisch verwendeten Elemente sind in allen Fällen Kombinationen von elektrolytischen mit metallischen Leitern. Man verlangt von einem als Stromquelle verwendbaren Element, daß alle darin ablaufenden chemischen Vorgänge zur Stromlieferung beitragen und daß es innerhalb bestimmter Grenzen der Stromentnahme eine praktisch konstante elektromotorische Kraft liefert. In der Mehrzahl der Fälle bedient man sich zur Stromerzeugung auf diesem Wege der Auflösung von Zink in verdünnter Schwefel-

säure. Von der Entstehung eines elektrischen Stromes bei diesem Vorgange gibt die folgende Vorstellung Rechenschaft. Das Zink geht in Lösung und gelangt dabei aus dem metallischen Zustand (Zn) in den des positiv geladenen Zinkions ($\overset{++}{Zn}$). Die beiden dazu erforderlichen positiven Ladungseinheiten entnimmt das Zink den in der Lösung vorhandenen Wasserstoffionen $\overset{+}{H}$, so daß diese jetzt elektrisch neutralen gasförmigen Wasserstoff H_2 bilden. Der gesamte Vorgang der Zinkauflösung unter Wasserstoffentwickelung stellt sich somit dar in der Gleichung

$$Zn + 2\overset{+}{H} = \overset{++}{Zn} + H_2.$$

Die Entwickelung des Wasserstoffs erfolgt nun (aus noch nicht erklärtem Grunde) an edleren Metallen — Kupfer, Silber, Gold, Platin — leichter als am Zink. Befinden sich also auf der Zinkoberfläche Spuren solcher Metalle, so entwickelt sich der Wasserstoff ausschließlich an diesen. Der elektrische Teil des Vorganges, der Austausch der beiden Ladungen vollzieht sich dabei innerhalb des metallischen Leiters und kann daher nach außen nicht bemerkbar werden.

Verhindert man aber diesen Ausgleich durch den metallischen Leiter hindurch auf die Weise, daß man das edlere Metall, etwa Platin, mit einer reinen Zinkplatte, aber getrennt von ihr in die Lösung bringt, so ist auch der chemische Vorgang der Zinkauflösung unter Wasserstoffentwickelung gehemmt.

Stellt man endlich die metallische Verbindung zwischen Zink und Platin wieder her, aber nicht innerhalb, sondern durch einen Draht außerhalb der Lösung, dann kann die negative Ladung, welche auf der neutralen Zinkplatte durch spurenweise Entsendung positiver $\overset{++}{Zn}$-Ionen zurückbleibt, sich durch den Draht hindurch mit der positiven Ladung ausgleichen, welche die $\overset{+}{H}$-Ionen an das Platin abgeben. Im ganzen System kreist somit ein Strom, dessen positive Richtung vom Zink durch die Lösung zum Platin und durch den äußeren Draht wieder zurück zum Zink geht. Wir haben damit ein galvanisches Element, das Smee-Element. Man nennt von den beiden Metallen, den Elektroden des Elements, diejenige, welche positive Ionen in die Lösung sendet und sich dabei selbst negativ auflädt, wie hier das Zink, die Anode, die andere Elektrode, welche die positiven Ladungen aufnimmt, wie hier das Platin, die Kathode.

Der arbeitliefernde Vorgang ist die Auflösung des Zinks, Arbeit verbraucht wird durch die Abscheidung des Wasserstoffs; die — durch die elektromotorische Kraft zu messende — Arbeitsfähigkeit des Elements (beim Umsatz äquivalenter Mengen) stellt sich demnach dar als die Differenz dieser beiden Arbeitsbeträge. Man sieht so unmittelbar, daß die elektromotorische Kraft des Elements steigen muß, wenn das Herausgehen des Wasserstoffs erleichtert wird, z. B. durch die Anwesenheit von Sauerstoff an der Kathode, wobei die für die Wasserstoffabscheidung aufzuwendende Arbeit sich um den Arbeitsbetrag verringert, welcher durch die Wasserbildung aus Wasserstoff und Sauerstoff gewonnen wird. Ist also zu Beginn des Stromdurchganges Sauerstoff (Luft) in der Flüssigkeit gelöst, so ist die elektromotorische Kraft höher als einige Zeit nach dem Stromschluß, falls der gelöste Sauerstoff nicht rasch genug zur Kathode nachdiffundieren kann. Das Smee-Element ist der Typus eines inkonstanten Elements. Man erhält daraus ein konstantes Element, wenn man für ein Reservoir von Sauerstoff in der Umgebung der Kathode sorgt. Dies geschieht bein Grove-Element dadurch, daß das Platin in konzentrierte Salpetersäure gestellt wird, die man von dem Zink und der Schwefelsäure durch einen Tonzylinder getrennt hält. Bunsen ersetzte das Platin durch ein Stück Retortenkohle. Die elektromotorische Kraft des Grove- und des Bunsen-Elements beträgt ca. 1,9 Volt. Der innere Widerstand der gebräuchlichen Größen ist 0,1 bis 0,2 Ohm. Zur Entnahme stärkerer Ströme für kurze Zeit dient das ebenfalls von Bunsen angegebene Chromsäureelement, dessen Widerstand durch den Fortfall der Tonzelle sehr klein ist. Zink und Kohle tauchen in Schwefelsäure, welche als Oxydationsmittel für den Wasserstoff Kaliumbichromat enthält. Um die hier auch bei offener Kette nicht völlig aufhörende Zinkauflösung zu vermeiden, wird das Zink allein oder zugleich mit der Kohle bei Nichtbenutzung des Elements aus der Lösung emporgehoben und durch eine geeignete Vorrichtung festgehalten. Die elektromotorische Kraft ist ca. 2 Volt. Statt des flüssigen Oxydationsmittels für den Wasserstoff bedient sich das Leclanché-Element eines festen, des Braunsteins, welcher in kleinen Stücken die in einem Tonzylinder stehende Kohleelektrode umgibt, als Elektrolyt dient hier eine Salmiaklösung, in welcher auch die Zinkelektrode steht. Die elektromotorische Kraft des nur für geringe Stromentnahme konstanten, für die Zwecke der Telephonie und bei Klingeleinrichtungen viel benutzten Elements ist etwa 1,5 Volt. Nach dem Prinzip des Leclanché-Elements sind auch die Trockenelemente gebaut, nur daß an die Stelle der Salmiaklösung eine damit getränkte Füllmasse tritt. Eines

anderen Prinzips zur Erzielung konstanter elektromotorischer Kraft bedient sich das Daniell-Element. Als Lösungselektrode dient wieder Zink in Schwefelsäure, an der Kathode aber läßt man nicht Wasserstoff, sondern ein durch Zink reduzierbares Metall, das Kupfer, aus einer Lösung von Kupfersulfat sich abscheiden. Die elektromotorische Kraft beträgt ca. 1,1 Volt. Die gebräuchlichen Größen haben 0,3 bis 0,6 Ohm Widerstand. Eine Abart dieses Elements ist das noch vielfach bei Telegraphenstationen benutzte Meidinger-Element. Am Boden eines Glasgefäßes befindet sich in einer gesättigten Lösung von Kupfersulfat die Kupferelektrode, von der ein isolierter Zuleitungsdraht nach oben geht. Ueber das Kupfersulfat ist eine Lösung von Magnesiumsulfat geschichtet, in welche die Zinkelektrode hineingehängt ist. Die Kupfersulfatlösung wird gesättigt erhalten durch Berührung mit festem Kupfervitriol, welches aus einem unten offenen Glasreservoir zur Kupferkathode nachsinken kann. Infolge der Verschiedenheit des spezifischen Gewichtes der übereinander geschichteten Lösungen tritt nur sehr langsam eine Mischung durch Diffusion ein, so daß solche Elemente über ein Jahr ohne Nachfüllung im Gebrauch sein können. Ihre elektromotorische Kraft ist 1,2 Volt, der innere Widerstand 3 bis 3,5 Ohm.

Nicht zur Stromlieferung, sondern lediglich als Vergleichselemente bei der Messung von elektromotorischen Kräften dienen die Normalelemente. Von den dafür vorgeschlagenen Typen werden gegenwärtig nur das Clark- und das Weston-Element benutzt. Das Clark-Element enthält Zink in gesättigter Zinksulfatlösung gegenüber Quecksilber, welches mit Merkurosulfat überschichtet ist. Seine elektromotorische Kraft in Volt bei der Temperatur t beträgt:

$$E_t = 1{,}4325 - 0{,}00119\,(t-15) - 0{,}000007\,(t-15)^2.$$

Nahezu unabhängig von der Temperatur ist das Westonelement, welches statt des Zinks Cadmium in Cadmiumsulfatlösung benutzt. Seine elektromotorische Kraft ist in Volt:

$$E_t = 1{,}0183 - 0{,}000038\,(t-20) - 0{,}00000065\,(t-20)^2.$$

2. Thermodynamische Theorie galvanischer Elemente. Anwendung des ersten Hauptsatzes. Von einer Theorie galvanischer Elemente ist zu fordern, daß sie die Fähigkeit eines chemischen Systems, elektrische Arbeit zu leisten, mit anderen Eigenschaften der reagierenden Stoffe oder anderen Erscheinungen an ihnen derart verknüpft, daß aus der Kenntnis dieser sich jene Fähigkeit nach Stromrichtung und Quantität voraussagen läßt. Dabei sind zwei Möglichkeiten denkbar. Der Sitz elektromotorischer Kräfte kann an der Berührungsstelle von Metall und Elektrolyten sein oder an der Grenze zweier verschieden konzentrierter Lösungen desselben Elektrolyten bezw. an der Grenze verschiedener Elektrolyte, und so kann man es als Aufgabe der Theorie ansehen, die Einzelbeiträge der verschiedenen Berührungsstellen im galvanischen Element zu der gesamten elektromotorischen Kraft und damit diese als Summe jener darzustellen. Oder aber man kann — dieses Ziel zunächst als zu hoch gesteckt ansehend — das galvanische Element in seiner Gesamtheit als eine Maschine betrachten, in welcher irgendein geeigneter chemischer Prozeß bei seinem Ablauf Arbeit leistet, und kann Beziehungen suchen, welche den Betrag dieser Arbeit ohne ihre direkte Messung vorhersagen lassen. Die ersterwähnte Aufgabe versucht die osmotische Theorie auf Grund der Dissoziationshypothese zu lösen. Die zweite Aufgabe stellt sich die thermodynamische Theorie, dem Wesen der Thermodynamik entsprechend, ohne jede Hypothese nur Anfangs- und Endzustand des betrachteten Systems vergleichend. Wir beginnen mit dieser als der historisch älteren und allgemeineren.

Der erste Hauptsatz der Thermodynamik ist der Satz von der Aequivalenz der Energieformen. Er besagt, daß eine bestimmte Energiemenge der einen Form, gemessen in deren Eigenmaß, äquivalent ist einer bestimmten Menge Energie der anderen Form, gemessen in deren Eigenmaß. Er gibt den Proportionalitätsfaktor, mit welchem das willkürlich gewählte Eigenmaß einer Energieform zu multiplizieren ist, um die äquivalente Menge Energie im Eigenmaß der anderen Form auszudrücken.

Die elektrische Arbeit des galvanischen Elements wird geliefert durch den Ablauf eines chemischen Vorganges, also auf Kosten chemischer Energie. Die chemische Energie ist nun aber nicht von solcher Beschaffenheit, daß wir ein Eigenmaß dafür aufstellen könnten, durch welches ein Energiebetrag als ein Vielfaches einer gleichartigen Energiegröße sich darstellen ließe. Da aber eine umfassende Erfahrung ergeben hatte, daß die chemische Energie oder die chemische Affinität, d. h. diejenige Kraft, welche ein chemisches System in den neuen Zustand hineintreibt, sich um so stärker erweist, je größer die bei der Reaktion auftretende Wärmemenge ist, so machte man den zu raschen Induktionsschluß, daß allgemein die Wärmetönung ein Maß für die chemische Energie sei.

Die Beziehung zwischen thermischer und elektrischer Energie ist gegeben durch die Gleichung 1 cal = 4,189 Volt-Coulomb. Man er-

hält sie, indem man z. B. in ein Kalorimeter einen Konstantandraht von bekanntem Widerstand bringt, an dessen Ende starke Kupferdrähte, deren Widerstand gegenüber jenem nicht in Betracht kommt, angelötet sind. Der Draht taucht in eine gewogene Wassermenge, deren Erwärmung gemessen wird, wenn durch den Draht ein gemessener Strom während einer bestimmten Zeit hindurchfließt. Es ist dann EJt oder $J^2wt = a$ cal, und man findet für eine Kalorie den angegebenen Wert. Die durch einen chemischen Vorgang entwickelte Wärmemenge wird nun auf ein Grammäquivalent der reagierenden Stoffe bezogen: die Wärmetönung für die Auflösung des Silbers bezieht sich auf 107,93 g Silber, die des Zinks auf $\frac{65,4}{2} = 32,7$ g Zink. Von diesen äquivalenten Mengen aber lehrt das Faradaysche Gesetz, daß sie bei elektrochemischen Vorgängen die Träger gleicher Elektrizitätsmengen sind, nämlich pro Grammäquivalent 96540 Amp.-Sek. oder Coulomb. Dies ist in der auf äquivalente Mengen bezogenen Gleichung für Eit der Wert für it. Mit der Wärmetönung ändert sich also nur noch E, und die früher aufgeworfene Frage nach dem Zusammenhange chemischer und elektrischer Energie lautet daher vereinfacht: Läßt sich aus der Wärmetönung eines in einem galvanischen Element sich abspielenden chemischen Prozesses die elektromotorische Kraft des Elements berechnen?

Helmholtz hat diese Frage anfänglich, in seiner Abhandlung „Ueber die Erhaltung der Kraft", ohne nähere Prüfung bejahend beantwortet. Die vom Element gelieferte elektrische Arbeit für den Umsatz eines Grammäquivalents ist 96540 E, wobei E die elektromotorische Kraft ist; um dies in Wärmemaß anzugeben, müssen wir den Ausdruck mit dem oben gewonnenen Proportionalitätsfaktor 1 Volt-Coulomb $= \frac{1}{4,189}$ cal $= 0,2387$ cal multiplizieren. Diese in Wärmemaß ausgedrückte elektrische Energie des galvanischen Elements soll dann gleich sein der Wärmetönung U des sich im Element abspielenden chemischen Vorganges:

$$0,2387 . 96540\, E = U \quad \text{also} \quad E = \frac{U}{23046}.$$

Diese Gleichung ist als die Thomsonsche Regel zur Berechnung der elektromotorischen Kraft galvanischer Elemente viel benutzt worden. Die Berechtigung dazu schien gegeben, als gleich der erste Fall, an dem sie geprüft wurde, eine überzeugende Bestätigung ergab. Zur Anwendung dieser Gleichung bedürfen wir der Kenntnis des chemischen Vorganges im galvanischen Element. Sie ist also nicht ohne weiteres für ein Element wie Zink gegenüber sauerstoffbeladenem Platin zu verwenden. Denn hier ändert sich mit zunehmendem Sauerstoffverbrauch die elektromotorische Kraft, und während am Platin zuerst Oxydation der entladenen Wasserstoffionen zu Wasser erfolgt, tritt im weiteren Verlauf Entwickelung gasförmigen Wasserstoffs am Platin auf. Für diesen letzteren konstant bleibenden Zustand wäre die Gleichung anwendbar; denn hier ist der chemische Prozeß die Auflösung des Zinks in Schwefelsäure unter Wasserstoffentwickelung; die Wärmetönung dieses Prozesses ist leicht meßbar. Ebenso wäre die Gleichung im Prinzip anwendbar, wenn man durch ständige Sauerstoffzufuhr die Wasserbildung am Platin konstant erhalten würde; dann wäre als die gesamte Wärmetönung anzusetzen die vorige vermehrt um diejenige der Wasserbildung aus Wasserstoff und Sauerstoff. Es sind also nur konstante Elemente geeignet.

W. Thomson prüfte die Gleichung an dem ersten typisch konstanten Element, dem Daniell-Element (s. oben), bei dem an einer Elektrode Zink zu Zinksulfat gelöst und an der anderen Kupfer aus Kupfersulfat abgeschieden wird. Der Gesamtvorgang ist also derselbe, als wenn wir Zink in Kupfersulfat eintauchen: Es tritt ein Austausch beider Metalle ein, es bildet sich metallisches Kupfer und Zinksulfat. Die Wärmetönung der Umsetzung $Zn + CuSO_4 = ZnSO_4 + Cu$ muß die Differenz sein der Bildungswärmen von Zinksulfat und Kupfersulfat für äquivalente Mengen. Die Bildungswärme von einem Grammäquivalent Zinksulfat in verdünnter Lösung aus Zink, Sauerstoff, Schwefeltrioxyd und Wasser beträgt 53045 cal, diejenige für Kupfersulfat aus Kupfer und denselben anderen Bestandteilen beträgt 27980 cal. Die Differenz 53045 — 27980 = 25065 cal ist die Wärmetönung, welche dem Uebergang des Zinks aus dem metallischen und demjenigen des Kupfers in den metallischen Zustand, also dem Vorgange im Daniell-Element entspricht. Nach der Thomsonschen Regel ergibt sich daraus die elektromotorische Kraft:

$$E = \frac{25065}{23046} = 1,085 \text{ Volt}.$$

Da die direkte Messung am Daniell-Element in der Tat etwa 1,10 Volt ergibt, schien die Thomsonsche Regel genügend sicher gestellt. Abweichungen bei anderen Elementen sollten auf Versuchsfehler oder sekundäre Vorgänge zurückführbar sein, von denen man annahm, daß sie auf die Wärmeentwickelung, aber nicht auf die elektromotorische Kraft von Einfluß wären.

Die theoretische Unhaltbarkeit der Regel wurde wohl zuerst von W. Gibbs dargetan.

Ein besonders treffendes Argument aus seinen Darlegungen sei hier hervorgehoben: Gibbs führte aus, daß, wenn man in einem Element vom Typus des Daniell-Elements das Zink durch ein leicht schmelzbares Metall in der Lösung oder in der Schmelze seines Salzes ersetzt, die Thomsonsche Regel fordert, daß beim Schmelzpunkte des Metalles die elektromotorische Kraft geringer sein muß, wenn das Metall noch fest, als wenn es flüssig ist, da ja im letzten Falle bei konstanter Temperatur noch die gesamte Schmelzwärme zugeführt werden muß. Nun hatten aber Messungen von Raoult an Elektroden aus Wismut, Zinn und Blei bereits gezeigt, daß dies nicht zutrifft, daß die elektromotorische Kraft am Schmelzpunkt keinen Sprung aufweist. Jene Regel muß daher prinzipiell falsch sein: Der erste Hauptsatz der Thermodynamik gibt nicht das Mittel, um die elektromotorische Kraft eines galvanischen Elements zu berechnen; die Uebereinstimmung zwischen Wärmetönung und elektromotorischer Kraft beim Daniell-Element muß eine zufällige gewesen sein. Es entsteht also die Frage: Lassen sich die Bedingungen für diese Uebereinstimmung und für Sinn und Größe der Abweichungen angeben; d. h. es wird ein Ausdruck für den Zusammenhang beider Größen gesucht.

3. Anwendung des zweiten Hauptsatzes. Der zweite Hauptsatz der Thermodynamik (vgl. die Artikel „Energielehre“, „Thermochemie“) gibt für den Fall der Umwandlung von Wärme in Arbeit denjenigen Bruchteil einer von höherer auf niedere Temperatur sinkenden Wärmemenge an, welcher in Arbeit verwandelbar ist. Sinkt die Wärmemenge Q von der absoluten Temperatur $T + dT$ auf T, so ist die in maximo zu gewinnende Arbeit

$$dA = Q \frac{dT}{T}.$$

Voraussetzung für die Erreichung dieser Maximalarbeit ist, daß die benutzte Vorrichtung reversibel arbeitet, d. h. so, daß keine Arbeit durch Reibung usw. verloren geht, so daß der Vorgang, welcher in der einen Richtung einen bestimmten Arbeitsbetrag liefert, in der anderen Richtung unter Aufwand desselben Arbeitsbetrages rückgängig gemacht werden kann. Wollen wir den zweiten Hauptsatz auf galvanische Elemente anwenden, so müssen diese die Bedingung der Reversibilität erfüllen. Das ist z. B. beim Daniell-Element der Fall. Bei der Arbeitsleistung löst sich Zink und es wird Kupfer abgeschieden; schicken wir in umgekehrter Richtung Strom hindurch, so wird Kupfer gelöst und Zink abgeschieden und alle Teile des Elements sind quantitativ wieder in den Anfangszustand zurückgeführt. Ein solches Element denken wir uns nun als eine Wärmemaschine arbeitend. Es kann eine Wärmemenge Q, die es seiner Umgebung entnimmt, gerade wie eine geheizte Maschine, in Arbeit verwandeln, und zwar wissen wir nach den oben gemachten Ausführungen, daß beim Sinken der Wärmemenge Q von der absoluten Temperatur $T + dT$ auf T im höchsten Falle die Arbeit $dA = Q \frac{dT}{T}$ geleistet wird. Nun aber hat das galvanische Element als Quelle seiner insgesamt (beim Durchgang von 96540 Coulomb, d. h. beim chemischen Umsatz von 1 Grammäquivalent) geleisteten Arbeit nicht nur wie die Wärmemaschine die von außen aufgenommene Wärme Q, sondern auch die der chemischen Reaktion entsprechende Wärme, die Wärmetönung beim Umsatz von 1 Grammäquivalent. Wir bezeichnen sie im Gegensatz zu der von außen stammenden Wärme Q als die Aenderung der inneren Energie U. Die Arbeit A des Elements wird auf Kosten beider geleistet und der erste Hauptsatz fordert die Aequivalenz, oder, wenn wir alles in Wärmemaß ausdrücken, die Gleichheit:

$$A = U + Q.$$

Die von Q in maximo zu erhaltende Arbeit haben wir oben nach dem zweiten Hauptsatze zu $dA = Q \frac{dT}{T}$ bestimmt. Danach ist

$$Q = T \frac{dA}{dT} \quad \text{und} \quad A = U + T \frac{dA}{dT}.$$

Helmholtz hat diese Gleichung mit Hilfe des folgenden Kreisprozesses abgeleitet. Das Element, welches bei der absoluten Temperatur T die elektromotorische Kraft E besitzt, werde auf $T + dT$ erwärmt, was bei der geringen Temperaturdifferenz dT nur eine verschwindende Arbeit erfordert. Dabei steigt die elektromotorische Kraft auf $E + dE$. Bei dieser lassen wir 1 Grammäquivalent sich umsetzen, d. h. 96540 Coulomb durch das Element gehen. Wir lassen diesen immer gleich bleibenden Faktor neben E fort und sehen in E den Ausdruck der elektrischen Arbeit. Für diese geleistete Arbeit muß Wärme verschwunden sein und zwar geliefert von der Aenderung der inneren Energie (U) des Elements. Der Forderung, daß der Prozeß isotherm verläuft, d. h. daß das Element während der Arbeitsleistung bei der Temperatur $T + dT$ sich erhält, kann hiernach nur genügt werden, wenn gerade die Wärmetönung gleich ist der geleisteten Arbeit. Ist das nicht der Fall, so wird die Temperatur $T + dT$ dadurch aufrecht erhalten, daß eine Wärmemenge Q nach außen abgegeben oder von außen aufgenommen wird; ihr Betrag wäre in diesem Falle $E + dE - U$. Sodann

wird das Element auf die Temperatur T abgekühlt, wobei die elektromotorische Kraft auf E sinkt, und es werde die vorige Elektrizitätsmenge von 96540 Coulomb mit Hilfe einer anderen Elektrizitätsquelle in umgekehrter Richtung hindurchgeschickt, so daß dann das Element wieder in seinem Anfangszustand ist. Die andere Elektrizitätsquelle hätte dabei zu leisten die Arbeit E und müßte dem System zuführen die Wärmemenge E—U. Es ist also bei dem gesamten Kreisprozeß die Arbeit

$$E + dE - E = dE$$

geleistet worden und dabei die Wärmemenge E — U von der Temperatur T + dT auf T gesunken. Darüber aber sagt, wie oben ausgeführt wurde, der zweite Hauptsatz aus, daß die geleistete Arbeit sich zur übergegangenen Wärmemenge verhält wie die Temperaturdifferenz zur absoluten Temperatur, also hier

$$\frac{dE}{E-U} = \frac{dT}{T}$$

oder

$$E = U + T\frac{dE}{dT}$$

Die elektromotorische Kraft eines reversibel arbeitenden galvanischen Elements ist gegeben durch die Summe der Wärmetönung des chemischen Vorganges und der Aenderung der elektromotorischen Kraft mit der Temperatur, multipliziert mit der absoluten Temperatur.

Diese Gleichung löst nicht das Problem, die elektromotorische Kraft eines Elements aus der Wärmetönung zu berechnen. Aber indem sie diese beiden Größen mit einer neuen, dem Temperaturkoeffizienten der elektromotorischen Kraft verknüpft, gibt sie bei Kenntnis zweier dieser Größen die dritte. Man übersieht also aus der Gleichung sofort, in welchem speziellen Falle die Thomsonsche Regel U = E zutrifft und wie im Falle der Abweichung nach den zwei möglichen Richtungen der Sinn des Temperaturkoeffizienten sein muß. Im Falle

$$U = E \text{ ist } \frac{dE}{dT} = 0 \quad U > E \text{ ist } \frac{dE}{dT} \text{ negativ}$$

$$U < E \text{ ist } \frac{dE}{dT} \text{ positiv.}$$

Der Richtungssinn des Temperaturkoeffizienten ergibt sich auch aus dem Prinzip von Le Chatelier. Arbeitet ein Element unter Wärmeabgabe nach außen (U > E), so muß Erwärmung des Elements diese Wärmeabgabe hindern, also die Arbeitsfähigkeit des Elements herabsetzen $\left(\frac{dE}{dT} \text{ negativ}\right)$. Arbeitet das Element unter Wärmeaufnahme von außen (U < E), so muß Erwärmung die Arbeitsfähigkeit fördern $\left(\frac{dE}{dT} \text{ positiv}\right)$.

Bei Gelegenheit dieser Untersuchung der galvanischen Elemente entwickelt Helmholtz den Begriff der freien und gebundenen Energie. Es entspricht die Aenderung der inneren Energie (denn uns interessieren und unseren Messungen zugänglich sind nicht die Absolutwerte, sondern nur die Aenderungen dieser Größen) der Wärmetönung eines chemischen Prozesses; davon ist die Aenderung seiner freien Energie zu unterscheiden, welche zur Arbeitsleistung, d. h. zur quantitativen Umwandlung in andere Energieformen fähig ist. Als Aenderung der gebundenen Energie bezeichnet Helmholtz diejenige Wärmemenge, welche während des Ueberganges der freien Energie in andere Formen selbst Wärme bleiben muß, nicht in andere Energieformen umwandelbar ist. In der Gleichung von Helmholtz war U die Aenderung der inneren Energie, E die Aenderung der freien Energie und E — U die Aenderung der gebundenen Energie. Denn es war E—U die Wärmemenge, welche bei der Arbeitsleistung in dem oben betrachteten Kreisprozeß, ohne Arbeit zu leisten, lediglich von höherer auf tiefere Temperatur gesunken war.

Die elektromotorische Kraft eines reversibel arbeitenden galvanischen Elements ist also ein Maß für die freie Energie des ablaufenden chemischen Vorganges. Wie es die Aufgabe der Thermochemie ist, die Aenderung der inneren Energie eines chemischen Prozesses zu bestimmen, so ist es eine Aufgabe der Elektrochemie, die Aenderung der freien Energie, d. i. die Arbeitsfähigkeit chemischer Prozesse zu erforschen.

Die quantitative Bestätigung der Formel $E - U = T\frac{dE}{dT}$ erbrachte H. Jahn, indem er alle Rechnungselemente in der Helmholtzschen Gleichung an demselben Element gesondert maß. Er bestimmte experimentell E und U, woraus die Gleichung den Temperaturkoeffizienten der elektromotorischen Kraft ergibt. Außerdem wurde dieser Wert unmittelbar experimentell bestimmt. Die Bestätigung der Helmholtzschen Gleichung ergab sich in der Uebereinstimmung der beiden Resultate, wie aus der folgenden Tabelle hervorgeht.

(Siehe Tabelle nächste Seite.)

Bei der Mehrzahl der Elemente ist die Wärmetönung größer als die maximale elektrische Arbeit; sie geben daher bei isothermer Arbeitsleistung Wärme an die Umgebung ab. Die beiden zuerst angeführten Elemente verhalten sich umgekehrt: die

Element	I. 1. Bestimmung E Volt	II. 1. Bestimmung E.96 540.0,24 cal	III. 2. Bestimmung U cal	IV. Berechnet II—III cal	V. 3. Bestimmung $\frac{dE}{dT}$ Volt	VI. Aus V $273\frac{dE}{dT}\,96\,540.0{,}24$ cal
Cu, $CuSO_4 + 100\ H_2O$ / Zn, $ZnSO_4 + 100\ H_2O$ . . .	1,0962	25 263	25 055	+ 208	+ 0,000 034	+ 214
Cu, $Cu(C_2H_3O_2)_2$ aq / Pb, $Pb(C_2H_3O_2) + 100\ H_2O$	0,4764	10 842	8 766	+ 2076	+ 0,000 385	+ 2392
Ag, AgCl / Zn, $ZnCl_2 + 100\ H_2O$ . . .	1,0306	23 453	26 023	— 2570	— 0,000 409	— 2541
Ag, AgCl / Zn, $ZnCl_2 + 50\ H_2O$	1,0171	23 146	24 456	— 1310	— 0,000 21	— 1305
Ag, AgCl / Zn, $ZnCl_2 + 25\ H_2O$	0,9740	22 766	23 493	— 1327	— 0,000 202	— 1255
Ag, AgBr / Zn, $ZnBr_2 + 25\ H_2O$	0,8409	19 138	19 882	— 644	— 0,000 106	— 663

elektrische Arbeit ist größer als die Wärmetönung; sie verwandeln bei isothermer Arbeitsleistung Wärme aus der Umgebung in Arbeit.

4. **Berechnung elektromotorischer Kräfte auf thermodynamischem Wege.** Die Helmholtzsche Gleichung gibt den Zusammenhang der elektromotorischen Kraft galvanischer Elemente mit der Wärmetönung und dem Temperaturkoeffizienten der elektromotorischen Kraft. Sie löst aber nicht das Problem, die elektromotorische Kraft aus der Kenntnis andersartiger, d. h. dem Gebiete anderer Energieformen entnommener Daten vorherzusagen, wie es die Thomsonsche Regel beansprucht hatte.

Daß aber auch dieses Problem lösbar ist, hat Helmholtz für einen speziellen Fall gezeigt. Die elektromotorische Kraft ist ein Maß für die maximale Arbeit, welche der im Element sich abspielende chemische Prozeß zu leisten vermag. Gelingt es nun, einen zweiten Weg zu finden, auf welchem das Element reversibel, d. h. unter Leistung seiner maximalen Arbeit, z. B. in Form mechanischer Arbeit, von dem Anfangs- in den Endzustand gelangt, so müssen beide Arbeiten einander gleich sein. Wären sie es nicht, so würde man die Differenz durch Hinführung des Systems vom Anfangs- zum Endzustand auf dem einen und Rückführung auf dem anderen Wege als Arbeitsgewinn erhalten können, was der in den beiden Hauptsätzen der Thermodynamik zusammengefaßten Erfahrung von der Unmöglichkeit des Perpetuum mobile erster und zweiter Art widerspricht.

Helmholtz zeigte, daß bei Konzentrationselementen ein solcher zweiter Weg angebbar ist, die maximale Arbeit des bei elektrischer Arbeitsleistung stromliefernden Prozesses zu ermitteln. Läßt man z. B. durch eine homogene Lösung von Silbernitrat zwischen Silberelektroden einen Strom fließen, so lange, bis 96540 Coulomb hindurchgegangen sind und damit ein Grammäquivalent (= 107,93 g) Silber aufgelöst bezw. abgeschieden ist, so ist an der Kathode Verdünnung der Lösung eingetreten, da von dem ausgeschiedenen Grammäquivalent Silber nur der Bruchteil 1—n Grammäquivalent durch Wanderung ersetzt worden ist, der Bruchteil n von 1 Grammäquivalent Silber fehlt und mit ihm derselbe Bruchteil n des Anions NO_3, so daß im ganzen der Bruchteil n eines Grammäquivalents fehlt. An der Anode, wo statt der Abscheidung Auflösung von Silber erfolgt, hat gleichzeitig die Konzentration entsprechend zugenommen. Diese so entstandenen Konzentrationsunterschiede können sich unter Leistung äußerer Arbeit wieder ausgleichen, indem eine die Elektroden verbindende metallische Leitung von einem, dem ersten entgegengesetzt gerichteten Strom durchflossen wird, durch welchen also Silber in der verdünnteren Lösung sich auflöst, aus der konzentrierteren sich abscheidet, wobei die Rückwanderung von Anion und Kation — wie vorher die Hinwanderung — im Verhältnis ihrer Ueberführungszahlen erfolgt. Die Arbeit in der einen und anderen Richtung ist:

E.96540 Volt-Coulomb

Es kann nun dieser Ausgleich, die Verdünnung der konzentrierteren und Konzentrierung der verdünnteren Lösung auch dadurch geschehen, daß man Wasser aus der verdünnteren Lösung isotherm zu der kon-

zentrierteren hinüberdestilliert. Da der Dampfdruck des Wassers durch gelöste Stoffe erniedrigt wird, so ist er über der konzentrierteren Lösung kleiner als über der verdünnteren. Er sei dort p_1, hier p_2. Befindet sich Wasserdampf von diesen beiden Spannungen zu beiden Seiten eines Stempels in einem Zylinder, so wird der Stempel bis zum Ausgleich der Drucke vorwärts getrieben und die in Rede stehende Arbeit würde man in mechanischem Maße erhalten.

Es muß also aus der verdünnten Lösung so viel Wasser als Wasserdampf von der Spannung p_2 entfernt und der konzentrierteren bei dem Dampfdruck p_1 zugefügt werden, als der bei dem Durchgang von 96540 Coulomb eintretenden Konzentrationsänderung entspricht. Das aber ist die Wassermenge, in welcher 1 — n Grammäquivalent $AgNO_3$ gelöst waren und welche sich aus der Konzentration der Ausgangslösung berechnet.

Die Uebereinstimmung zwischen Versuch und Rechnung hat Helmholtz an Elementen aus Kupfer in verschieden konzentrierten Lösungen von Kupfersulfat und an Zink in Zinksulfatlösungen erwiesen. Wir verschieben die Durchführung eines Beispiels bis zur Besprechung der Theorie, in welcher Nernst den Gedanken von Helmholtz durch eine anschauliche Betrachtung vereinfacht und zugleich durch Erkenntnis des Mechanismus der Einzelvorgänge erweitert hat.

Es ist a priori anzunehmen, daß es für genaue Messungen der elektromotorischen Kraft von Konzentrationsketten von der Art der oben besprochenen aus Silber in Silbernitrat nicht belanglos sein kann, ob die Elektroden neben oder übereinander angeordnet sind. Ist letzteres der Fall, so muß der bei Stromdurchgang erfolgende Transport von Metall von oben nach unten durch die Wirkung der Gravitation unterstützt werden. Dieser, von Maxwell gezogene Schluß wurde von Colley experimentell bestätigt. Auf diesem Prinzip beruhende Gravitationselemente hat Des Coudres untersucht und gezeigt, daß auch bei diesen die elektromotorische Kraft sich vorherberechnen läßt. In einem 110 cm langen Glasrohre befand sich eine Lösung von Jodcadmium; in Ansätzen an den Enden des Rohres die beiden gleichen Elektroden aus Cadmiumamalgam. Bei Neigung des Rohres entstand eine elektromotorische Kraft, welche für den Höhenunterschied von 1 m bei einer Lösung von 23,81% bei 20° 12,61 Mikrovolt betrug.

Dieses Resultat läßt sich bei Kenntnis der Hittorfschen Ueberführungszahlen für das verwendete Salz vorherberechnen aus der Arbeit, welche von der Schwere geleistet wird, wenn 1—n elektrochemische Grammäquivalente Kation in absteigender, n Aequivalente Anion in aufsteigender Richtung von einer zur anderen Elektrode gelangen.

5. Berechnung der elektromotorischen Kraft aus dem chemischen Gleichgewicht. Einen für die Theorie chemischer und elektrischer Vorgänge bedeutungsvollen Weg zur Lösung des von uns diskutierten Problems, die elektromotorische Kraft galvanischer Elemente aus der Kenntnis andersartiger Größen vorherzusagen, hat van't Hoff angegeben.

Wir wollen diesen Weg an der Hand eines Beispiels kennen lernen, welches von Bredig und Knüpffer angegeben worden ist. Bringt man festes Thalliumchlorid mit einer Lösung von Rhodankalium zusammen, so bildet sich festes Rhodanthallium und eine Lösung von Chlorkalium:

$$TlCl_{fest} + KSCN_{Lösung} \rightleftarrows TlSCN_{fest} + KCl_{Lösung}.$$

Der Umsatz verläuft nicht vollständig, sondern nur bis zu einem bestimmten Konzentrationsverhältnis. Und eben dieses stellt sich her, wenn man bei derselben Temperatur von den Stoffen auf der rechten Seite der Gleichung ausgehend, die auf der linken Seite sich bilden läßt.

Wir haben also, wie die Pfeile andeuten, eine umkehrbare Reaktion, die zu einem Gleichgewicht in der Lösung führt. Ein solches ist charakterisiert durch die Konstanz des Verhältnisses aus dem Produkt der Konzentrationen der Ausgangsstoffe zu demjenigen der entstandenen Stoffe. Bezeichnen wir mit den eingeklammerten Symbolen die betreffenden Konzentrationen in Grammäquivalenten pro Liter in der Lösung und mit K eine Konstante, so ist: $K = \frac{[TlSCN].[KCl]}{[TlCl].[KSCN]}$.

Da aber jeder feste Stoff eine bestimmte Löslichkeit hat, somit bei Anwesenheit der beiden festen Stoffe ihre in Lösung befindliche Menge konstant bleibt, so reduziert sich die Gleichung auf: $K = \frac{[KCl]}{[KSCN]}$ und, da die positiven Ionen identisch sind und in äquivalenten Mengen vorkommen, auf: $K = \frac{[\bar{Cl}]}{[\bar{SCN}]}$.

Bringen wir also in Anwesenheit der beiden festen Thalliumsalze Chlorkalium und Rhodankalium in dem durch den Wert von K bestimmten Gleichgewichtsverhältnis

zusammen, so bleibt alles unverändert. Weichen die Konzentrationen nach der einen oder anderen Seite von der Gleichgewichtskonzentration ab, so ändert sich das System in der Richtung, die seiner Tendenz zur Einstellung des Gleichgewichtes entspricht. Und wie bei jedem freiwillig verlaufenden Vorgang, so ist auch bei diesem, wenn man ihn in geeigneter Anordnung ablaufen läßt, Arbeit zu gewinnen. Es ist unmittelbar einleuchtend, daß diese Arbeit um so größer sein muß, je weiter das System vom Gleichgewicht entfernt war oder, um es noch anschaulicher auszudrücken, aus je größerer Höhe das System dem Nullwert der Arbeitsfähigkeit, d. h. dem Gleichgewicht, zufällt. Van 't Hoff hat für die maximale Arbeit, die ein chemischer Prozeß leisten kann, den Ausdruck abgeleitet: $A = RT \ln \frac{K}{\mathfrak{K}}$. Darin bedeutet R die Gaskonstante, T die absolute Temperatur, K die Gleichgewichtskonstante, während $\mathfrak{K}$ den nach demselben Schema wie K gebildeten Ausdruck für beliebig gewählte Konzentrationen bedeutet. Geht man nicht von beliebigen Anfangskonzentrationen aus, sondern nimmt von jeder verschwindenden Molekülart die Ausgangskonzentration 1 und läßt den Umsatz erfolgen, bis die dabei entstehenden Molekülarten sich in den Konzentrationen 1 gebildet haben, so wird $\mathfrak{K} = 1$ und der Ausdruck lautet $A = RT \ln K$, d. h. die Kenntnis der Gleichgewichtskonstanten läßt uns unmittelbar die maximale Arbeit angeben, die ein chemischer Prozeß leisten kann, wenn die Ausgangsstoffe von den Konzentrationen 1 sich in die Endprodukte von der Konzentration 1 umsetzen.

Im behandelten Beispiel wurde das Gleichgewicht für verschiedene Temperaturen rein analytisch festgestellt, indem Lösungen von Rhodankalium mit festem Thalliumchlorid bis zum Gleichgewicht geschüttelt wurden und ebenso Lösungen von Chlorkalium mit festem Thalliumrhodanid. Daraus war K bekannt und damit nach der obigen Gleichung auch die maximale Arbeit, welche der chemische Prozeß leisten kann.

Diese maximale Arbeit konnte nun direkt gemessen werden, indem man den Vorgang in einem reversibel arbeitenden galvanischen Element sich abspielen ließ, dessen beide Elektroden aus Thalliumamalgam derselben Zusammensetzung bestanden, von denen die eine mit festem Thalliumchlorid und sodann mit einer Chlorkaliumlösung überschichtet war, die andere mit festem Thalliumrhodanid und einer Rhodankaliumlösung. Das Element von dem Schema:

$$Tl_{Amalgam} \quad TlCl_{fest} \quad KCl_{Lösung} \quad KSCN_{Lösung} \quad TlSCN_{fest} \quad Tl_{Amalgam}$$

kann im Sinne des positiven Stromes von links nach rechts arbeiten, indem links Tl-Ionen in Lösung gehen und, weil dort die Lösung durch Anwesenheit von festem TlCl damit bereits gesättigt ist, als TlCl ausfallen, während rechts Tl aus dem festen TlSCN sich abscheidet und die Rhodanionen in Lösung gelangen. In der Lösung sind also links Cl-Ionen verschwunden, rechts SCN-Ionen hinzugekommen, während sonst im Gesamtgehalt nichts geändert ist. Würde das Element bei seiner Arbeitsleistung vom positiven Strome im umgekehrten Sinne durchflossen werden, so würden SCN-Ionen aus der Lösung verschwinden und Cl-Ionen hinzukommen.

Benutzt man Chlorkalium- und Rhodankaliumlösungen im Verhältnis ihrer Gleichgewichtskonzentrationen, so muß die elektromotorische Kraft des Elements Null sein. Denn was auf eine Weise im Gleichgewicht ist, muß es auf jede Weise sein, was chemisch im Gleichgewicht ist, muß es auch elektrisch sein.

Mit Hilfe der Gleichung:

$$A = 96540\, E = RT \ln K$$

ließ sich durch Messung von E bei verschiedenen Temperaturen K berechnen und mit dem auf chemischem Wege für diese Temperaturen gefundenen vergleichen:

Temperatur °C	K analytisch-chemisch gefunden	K aus E berechnet
39,9	0,85	0,88
20,0	1,24	1,26
0,8	1,74	1,79

Für irgendein Konzentrationsverhältnis wird das Element bei derjenigen Temperatur den Wert $E = 0$, also Polwechsel haben, bei welcher die Gleichgewichtskonstante den Wert dieses Konzentrationsverhältnisses Cl:SCN passiert, wenn also die in der Zelle angewendeten Konzentrationen von Cl und SCN bei dieser Temperatur auch im chemischen Gleichgewicht sind. Oberhalb der Polwechseltemperatur arbeitet das Element in der endothermen Richtung der Reaktionsgleichung, unterhalb der Polwechseltemperatur mit der umgekehrten exothermen Reaktion.

6. Berechnung elektromotorischer Kräfte mit Hilfe des Nernstschen Wärme-

theorems. Die Gleichung A = RTlnK gibt die maximale Arbeit eines chemischen Prozesses und damit die elektromotorische Kraft eines reversiblen galvanischen Elements, in welchem er abläuft, aus der Kenntnis der Gleichgewichtskonstante, die durch eine besondere chemische Untersuchung, wie in dem behandelten Beispiel gezeigt wurde, zu ermitteln ist. Das fundamentale Problem, welches die Thomsonsche Regel und der Berthelotsche Satz mit dem — im vorigen Abschnitt als falsch nachgewiesenen — Resultat A = U zu lösen versucht hatte, nämlich die Angabe der maximalen Arbeit eines Prozesses lediglich aus thermischen Messungen, war ungelöst geblieben. Nunmehr ist es Nernst auf Grund seines neuen Wärmetheorems gelungen, die elektromotorische Kraft eines galvanischen Elements anzugeben lediglich aus der Kenntnis der Wärmetönung des im Element ablaufenden Prozesses und der spezifischen Wärmen der reagierenden Stoffe. Die Ableitung des Wärmetheorems und seine Anwendung auf den vorliegenden Fall findet sich in dem Artikel „Thermochemie".

7. Osmotische Theorie der galvanischen Elemente. Flüssigkeitsketten. Es liegt im Wesen aller thermodynamischen Betrachtungen, daß sie einen Einblick in den Mechanismus der Vorgänge nicht geben können. Gerade auf der Unabhängigkeit der maximalen Arbeit eines Systems vom Wege, auf welchem sie geleistet wird, bauen sich die auf galvanische Elemente bezüglichen Schlüsse auf.

Die thermodynamische Betrachtung beschäftigt sich nur mit dem Anfangs- und Endzustand des Elements vor und nach dem Stromdurchgang und der Energiedifferenz dieser beiden Zustände. Eine Vorstellung vom Zustandekommen des elektrischen Stromes gewinnen wir dabei nicht. Eine solche ist von Nernst in der osmotischen Theorie der galvanischen Elemente entwickelt worden.

Wenn man ein Gemisch zweier Gase an einen von ihnen freien — mit einem dritten Gase erfüllten — Raum angrenzen läßt, so erfolgt eine Diffusion in diesen Raum hinein. Ist die Diffusionsgeschwindigkeit der beiden Gase verschieden groß, so muß das schneller diffundierende voraneilen.

Ein Analogon dazu bildet ein Gemisch von Lösungen, welches mit dem reinen Lösungsmittel überschichtet ist. Grenzt z. B. ein Gemisch verschieden schnell diffundierender Farbstoffe an reines Wasser, so wird das Voranwandern des rascher diffundierenden leicht kenntlich.

In der Lösung eines Elektrolyten haben wir nun nach den Anschauungen der Dissoziationstheorie ebenfalls ein Nebeneinander von weitgehend unabhängigen Individuen, den Ionen, die sich verschieden schnell bewegen. So bewegt sich beim Stromdurchgang durch eine Salzsäurelösung das Wasserstoffion etwa fünfmal schneller als das Chlorion. Da auf beide Ionen, welche die gleichen elektrischen Ladungen tragen, im Potentialgefälle die gleichen Kräfte einwirken, so ist ihre verschiedene Wanderungsgeschwindigkeit auf die verschiedene Reibung, die sie am Lösungsmittel erfahren, zurückzuführen. Diese muß also auch sich bemerkbar machen, wenn die Ionen nicht wie im Potentialgefälle nach verschiedenen Richtungen transportiert werden, sondern wenn sie durch den gleichen osmotischen Druck in gleicher Richtung geführt werden. Grenzt eine Lösung von verdünnter Salzsäure an reines Wasser, so ist die treibende osmotische Kraft, d. i. das Diffusionsgefälle für beide Ionen gleich. Daher sollte das Wasserstoffion mit fünfmal größerer Geschwindigkeit dem Chlorion voraneilen.

Es gelingt jedoch nicht, hier wie bei dem Farbstoffgemisch zu einer etwa chemisch nachweisbaren Trennung zu gelangen. Denn auf die Ionen wirken, außer den osmotischen Kräften im Diffusionsgefälle noch die elektrischen Kräfte zwischen den entgegengesetzten Ladungen. Die Lösung, in welche das voraneilende Wasserstoffion gelangt, würde sich zunehmend positiv laden, die Ausgangslösung mit Anhäufung der Chlorionen zunehmend negativ. Die Anziehung der beiden Ladungen bewirkt, daß das schneller wandernde Wasserstoffion zurückgehalten, das langsamere Chlorion beschleunigt wird, so daß als der chemisch nachweisbare Gesamteffekt nur die Diffusion der Salzsäure erscheint.

Nun ist aber die elektrische Ladung der Ionen so groß — 96540 Coulomb pro Grammäquivalent — daß, wenn die Anhäufung von Wasserstoffionen durch ihr Voraneilen auch noch sehr weit unterhalb der Grenze der chemischen Nachweisbarkeit bleibt, doch die positive Aufladung der Lösung, in welche die Diffusion erfolgt, konstatierbar wird.

Verwendet man an Stelle der Salzsäure einen Elektrolyten, wie Kaliumhydroxyd KOH, bei welchem das negative Hydroxylion $\overline{\mathrm{OH}}$ das schneller wandernde ist, so muß die Lösung, in welche die Diffusion erfolgt, negative Ladung aufweisen.

Nernst hat gezeigt, daß sich nicht nur qualitativ der Sinn, sondern auch die Größe der elektromotorischen Kraft solcher Flüssigkeitsketten angeben läßt, wenn das Verhältnis der Konzentrationen und die Beweglichkeiten der beiden Ionen bekannt sind. Er gibt dazu zwei Wege an.

Auf dem ersten wird aus dem Konzentrationsgefälle und den Beweglichkeiten die-

jenige Menge eines jeden der beiden Ionen berechnet, welche in einer bestimmten Zeit durch einen Querschnitt der Flüssigkeit wandern würde, wenn — wie bei Nichtelektrolyten — allein die osmotischen Kräfte die ihre Bewegung bestimmenden wären. Sodann wird gesondert berechnet, welche Menge von jedem der beiden Ionen unter dem Einfluß der von ihnen ausgehenden elektrostatischen Kräfte bei einem bestimmten Potential derselben durch den Querschnitt (und zwar, da das eine Ion hierdurch gehemmt, das andere beschleunigt wird, in verschiedenen Richtungen) gehen würde.

Die in Wirklichkeit durch den Querschnitt diffundierende Menge jedes der beiden Ionen ergibt sich durch Addition bezw. Subtraktion der den Einzelkräften entsprechenden Mengen. Diese in Wirklichkeit diffundierenden Mengen müssen endlich für beide Ionen gleich sein, da ja eine Anhäufung der einen Ionenart eben wegen ihrer Ladung nicht stattfinden kann. Aus der so erhaltenen Gleichung zwischen der Summe der beiden Kräfte für das eine Ion und der Differenz der Kräfte für das andere ist die wirksame elektrische Kraft, welche sich als die elektromotorische Kraft der Flüssigkeitskette bemerkbar macht, zu berechnen.

Die einfache, elementar allerdings nicht wiederzugebende Ableitung (vgl. z. B. die ausführliche Darstellung von Coehn in Müller-Pouillets Lehrbuch der Physik Bd. IV) führt zu dem folgenden Ausdruck für die elektromotorische Kraft E zwischen zwei Lösungen des gleichen, aus zwei einwertigen Ionen bestehenden, als völlig dissoziiert angenommenen Elektrolyten von der Konzentration η_1 und η_2

$$E = \frac{l_K - l_A}{l_K + l_A} \, RT \ln \frac{\eta_2}{\eta_1}$$

worin l_K und l_A die Wanderungsgeschwindigkeit des Kations und des Anions bedeuten, R die Gaskonstante und T die absolute Temperatur.

Auf dem zweiten, von Nernst zur Berechnung dieser Größe eingeschlagenen Wege wird die Arbeit betrachtet, welche beim Durchgang von 1 F = 96540 Coulomb durch die Grenzfläche der beiden verschieden konzentrierten Lösungen als Ausdehnungs- bezw. Kompressionsarbeit auftritt, indem die Ionen vom osmotischen Druck in der einen auf den in der anderen Lösung gebracht werden. Gelangt ein Grammolekül eines Gases von dem Druck p_1 auf den kleineren Druck p_2, so leistet es dabei die Arbeit: $A = RT \ln \frac{p_1}{p_2}$.

Geht ein Strom durch die Berührungsfläche zweier Lösungen eines aus zwei einwertigen Ionen bestehenden Elektrolyten, z. B. HCl, dessen Ionen in der einen Lösung den osmotischen Druck p_1, in der anderen den osmotischen Druck p_2 haben, so werden dabei die Kationen in der Stromrichtung, die Anionen entgegengesetzt geführt, und zwar im Verhältnis ihrer Wanderungsgeschwindigkeiten. Geht im ganzen ein Grammäquivalent hindurch, so gelangen $\frac{l_K}{l_K + l_A}$ Aequivalente Kationen vom osmotischen Druck p_1 auf den Druck p_2. Das entspricht der Arbeitsleistung:

$$A_K = \frac{l_K}{l_K + l_A} \, RT \ln \frac{p_1}{p_2}.$$

Die den entgegengesetzt wandernden Anionen entsprechende Arbeit ist:

$$A_A = \frac{l_A}{l_K + l_A} \, RT \ln \frac{p_2}{p_1}.$$

Die Gesamtarbeit also:

$$A = A_K + A_A = \frac{l_K - l_A}{l_K + l_A} \, RT \ln \frac{p_1}{p_2},$$

womit wir, da bei vollständiger Dissoziation $\frac{p_1}{p_2} = \frac{\eta_1}{\eta_2}$ ist, den vorher auf anderem Wege abgeleiteten Ausdruck wiedergefunden haben.

Wird nicht ein äußerer Strom durch die Grenzfläche hindurchgeschickt, sondern die Kette geschlossen, so fließt natürlich der Strom in der Richtung, in welcher Arbeit geleistet wird, d. h. wenn $l_K > l_A$ im Sinne von der konzentrierten zur verdünnten, ist $l_K < l_A$ von der verdünnten durch die Berührungsfläche zur konzentrierten Lösung.

Wird der Wert für die Gaskonstante R in elektrischem Maß eingesetzt und rechnet man zugleich durch Division mit 0,4343 den natürlichen in den Briggschen Logarithmus um, so ist

$$RT \ln \frac{p_1}{p_2} = 0{,}0001983 \; T \, {}^{10}\log \frac{p_1}{p_2}.$$

Für Zimmertemperatur $T = 273 + 18$ ist dann $RT \ln \frac{p_1}{p_2} = 0{,}058 \, {}^{10}\log \frac{p_1}{p_2}$; der gesuchte Wert für die elektromotorische Kraft der Flüssigkeitskette ist also:

$$E = \frac{l_K - l_A}{l_K + l_A} \, 0{,}058 \, {}^{10}\log \frac{p_1}{p_2} \text{ Volt.}$$

für einwertige Ionen und für n-wertige

$$E = \frac{l_K - l_A}{l_K + l_A} \cdot \frac{0{,}058}{n} \, {}^{10}\log \frac{p_1}{p_2} \text{ Volt.}$$

Nernst hat seine Theorie an zahlreichen Versuchen bestätigt. Die Ketten waren von der Art der folgenden:

Hg HgCl:0,1 KCl | 0,1 HCl | 0,01 HCl | 0,01 KCl | 0,01 KCl:HgCl Hg

−0,0282 +0,0387 +0,0282 +0,0011

$E_{berechnet}$	$E_{gefunden}$
0,0398	0,0362

Von den völlig gleichen, mit Kalomel als Depolarisator überschichteten und in 0,1-normaler Chlorkaliumlösung befindlichen Elektroden kann keine elektromotorische Kraft ausgehen. Da $\overset{+}{K}$ und $\overset{-}{Cl}$ fast gleiche Beweglichkeit haben, so berechnet sich die elektromotorische Kraft zwischen 0,1 KCl und 0,01 KCl zu dem angegebenen sehr kleinen Wert. Die elektromotorische Kraft zwischen 0,1 KCl und 0,1 HCl muß gleich sein derjenigen zwischen 0,01 KCl und 0,01 HCl, da es nur auf das Verhältnis der Konzentrationen ankommt. Da sie entgegengesetzt gerichtet sind, heben sie sich auf. Die ausschlaggebende elektromotorische Kraft befindet sich zwischen 0,1 HCl und 0,01 HCl. Die spätere elektrochemische Literatur hat zahlreiche weitere Beispiele erbracht.

8. Metallelektroden. Die Lösungstension der Metalle. Um die osmotische Theorie auch auf den Fall anzuwenden, daß feste Metalle sich auflösen oder abscheiden, hat Nernst den Begriff der elektrolytischen Lösungstension eingeführt; vgl. den Artikel „Potential" (Elektrochemisches Potential). Bringt man festen Zucker mit Wasser in Berührung, so löst er sich bis zur Konzentration der gesättigten Lösung auf. Dann hemmt der osmotische Druck des gelösten Zuckers als Gegenkraft die weitere Auflösung. Entsprechend der Natur dieser Gegenkraft, welche als Druck aufgefaßt wird, nehmen wir die den Zucker in Lösung treibende Kraft ebenfalls als einen Druck an und schreiben dem festen Stoff einen Lösungsdruck oder, nach der Bezeichnung von Nernst, eine Lösungstension zu.

Ist der feste Stoff nicht von der Beschaffenheit des Zuckers, welcher in Lösung undissoziierte Moleküle bildet, und auch nicht von der eines Salzes, welches in Lösung in beide Arten von Ionen zerfällt, so daß die gesamte Lösung neutral bleibt; sondern hat der feste Stoff die Eigenschaft der Metalle, welche nur in einem Sinne — als Metallionen positiv — geladen in Lösung gehen, so muß, da das gesamte System nach außen elektrisch neutral bleibt, sich die negative Ladung, welche der vom Metall an die Lösung übergegangenen positiven Ladung entspricht, auf dem Metall anhäufen. Damit aber tritt ein neues, auf den Lösungsvorgang zurückwirkendes Element in Aktion: die elektrostatische Anziehung zwischen den positiven Ionen und dem negativ aufgeladenen Metall. Diese Anziehung wirkt, wie der osmotische Druck, der Auflösung entgegen und Gleichgewicht durch Kompensation der Lösungstension P tritt jetzt ein, wenn die Summe dieser beiden Kräfte, des osmotischen Druckes p und der elektrostatischen Anziehung e gleich der Lösungstension P geworden sind.

Bringt man umgekehrt das Metall in eine Lösung, welche bereits so viel von dem Metallsalz enthält, daß der osmotische Druck p der Metallionen bereits jene Gleichgewichtskonzentration $p \doteq P$ übersteigt, also $P < p$ ist, so scheiden sich positive Ionen auf dem Metall ab und das Metall wird positiv geladen, während die Lösung negativ geladen zurückbleibt. Auch hier wirkt die elektrostatische Anziehung der räumlichen Trennung der beiden Elektrizitäten und damit dem Fortgang des Vorganges entgegen und es tritt Gleichgewicht ein, wenn die elektrostatische Anziehung e gleich der Differenz $p - P$ geworden ist.

Ist endlich von vornherein $P = p$, so ist das System im Gleichgewicht und es zeigt weder Metall noch Lösung elektrische Ladung.

Auf jeden Fall aber kann die beim Eintauchen in eine Lösung erfolgende Auflösung oder Abscheidung von Metallionen nur minimal sein. Denn die Ladung der Ionen ist eine so große, daß schon die Ansammlung sehr geringer Mengen die elektrostatische Anziehung zu solcher Höhe ansteigen läßt, daß der Fortgang des Vorganges gehemmt ist.

Wenn ein Gas sich von dem Drucke p_1 auf den Druck p_2 ausdehnt, so ist die dabei zu gewinnende maximale Arbeit

$$A = RT \ln \frac{p_1}{p_2}.$$

Bei der Besprechung der Flüssigkeitsketten wurde diese Formel auf den Fall übertragen, daß Ionen von einem osmotischen Druck auf einen anderen gelangen. Betrachtet man den Vorgang der Metallauflösung als den Transport von Metallionen von dem Druck, welchen sie im festen Metall haben und welcher als der Lösungsdruck oder die Lösungstension P bezeichnet wurde, auf den Druck p, welchen sie in der Lösung besitzen, so ist die zu gewinnende maximale Arbeit $A = RT \ln \frac{P}{p}$. In elektrischem Maß ist diese Arbeit für ein Grammion $A = 96540\,E$ Volt-Coulomb. Wird jetzt genau, wie es auf S. 472 ausgeführt wurde, für R der Wert der „elektrochemischen Gaskonstante" eingesetzt, so ergibt sich als die elektromotorische Kraft bei der Auflösung eines Metalls, welches einwertige Ionen bildet (z. B. Silber), bei Zimmertemperatur (18°):

$$E = 0{,}058 \,{}^{10}\!\log \frac{P}{p}.$$

Und wenn das Metall nicht einwertige, sondern n-wertige Ionen bildet:

$$E = \frac{0{,}058}{n} \,{}^{10}\!\log \frac{P}{p}$$

Statt des osmotischen Druckes p führt man in die Rechnung gewöhnlich die diesem proportionale Ionenkonzentration c ein und bezeichnet entsprechend dann auch die Lösungstension des Metalls mit C, so daß die allgemein verwendete Nernstsche Formel für die elektromotorische Kraft metallischer Elektroden lautet:

$$E = \frac{0{,}058}{n} {}^{10}\log \frac{C}{c}.$$

E wird 0, wenn $C = c$ ist.

9. Konzentrationsketten. Aenderung der Ionenkonzentration c. Die Lösungstension ist eine zunächst unbekannte, aber für jedes Metall charakteristische Konstante. Kombinieren wir also zwei Elektroden, die aus demselben Metall bestehen, aber in verschieden konzentrierte Lösungen desselben Metallsalzes eintauchen, so kann die elektromotorische Kraft der entstehenden Kette nicht von der an beiden Seiten gleichen konstanten Lösungstension des Metalls abhängen, also überhaupt nicht von der Natur des Metalls. Sie hängt vielmehr unter Berücksichtigung der Wertigkeit der Ionen nur ab von dem Verhältnis der Ionenkonzentrationen.

Eine Kette, bestehend aus zwei Silberelektroden in Lösungen von Silbernitrat der beiden Konzentrationen c_1 und c_2

$$\begin{array}{c|c|c|c} Ag & AgNO_3 & AgNO_3 & Ag \\ & c_1 & c_2 & \\ \mathrm{I} & & \mathrm{II} & \mathrm{III} \end{array}$$

weist drei Erregungsstellen elektromotorischer Kräfte auf, über welche die osmotische Theorie Rechenschaft gibt. Sie betragen bei 18°:

$$\text{I.}\quad 0{,}058\,{}^{10}\log\frac{C}{c_1}\qquad \text{III.}\quad 0{,}058\,{}^{10}\log\frac{C}{c_2}$$

$$\text{II.}\quad \frac{l_K - l_A}{l_K + l_A}\;0{,}058\,{}^{10}\log\frac{c_1}{c_2}.$$

Die an der Stelle II nur bei verschiedener Ionenbeweglichkeit für Kation und Anion zustande kommende Kraft wurde bei Besprechung der Flüssigkeitsketten abgeleitet. Die gesamte elektromotorische Kraft ergibt sich also zu

$$E = 0{,}058\,{}^{10}\log\frac{C}{c_1} + \frac{l_K - l_A}{l_K + l_A}.$$

$$0{,}058\,{}^{10}\log\frac{c_1}{c_2} - 0{,}058\,{}^{10}\log\frac{C}{c_2}$$

$$-\frac{2l_A}{l_K + l_A}\;0{,}058\,{}^{10}\log\frac{c_1}{c_2}.$$

Die Wanderungsgeschwindigkeiten sind für $l_{Ag} = 65{,}7$ und $l_{NO_3} = 60{,}8$. Ist nun die Konzentration $c_1 = 0{,}1$ und $c_2 = 0{,}01$ Grammmolekül pro Liter, so berechnet sich

$$E = -\frac{2 \cdot 60{,}8}{55{,}7 + 60{,}8}\,0{,}058\log\frac{0{,}1}{0{,}01}$$
$$= -2 \cdot 0{,}522 \cdot 0{,}058 \cdot 1 = 0{,}0604 \text{ Volt.}$$

Die Messung ergab 0,055 Vol. Unter Berücksichtigung der unvollständigen Dissoziation der $AgNO_3$-Lösungen berechnet Nernst aber 0,057 Volt in guter Uebereinstimmung mit dem gefundenen Wert. — Ueber Anwendungen der Formel zur Bestimmung der Ionenkonzentration s. den Artikel „Ionen."

10. Galvanische Elemente mit zwei verschiedenen Elektroden. Der Wert C der Lösungstension fiel aus den bisherigen Ueberlegungen, bei welchen es sich um Elektroden aus demselben Stoff in verschieden konzentrierten Lösungen handelte, heraus. Wenden wir uns nun zur osmotischen Theorie galvanischer Elemente mit verschiedenen Elektroden nach Art des Daniell-Elements, so kommt für die elektromotorische Kraft in erster Linie die Lösungstension in Betracht.

Das Daniell-Element stellt sich dar als Kombination zweier Systeme nach Art der am Anfang des Abschnitts 8 beschriebenen.

Die Lösung von Zinksulfat und Kupfersulfat denken wir uns, wie es Fig. 1 andeutet,

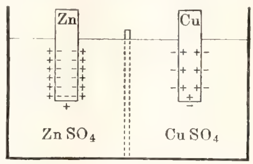


Fig. 1.

durch ein Diaphragma, etwa aus Ton getrennt. Das Zink lädt sich, da es eine große Lösungstension besitzt, also positive $\overset{++}{Zn}$-Ionen in Lösung entsendet, auch in konzentrierter Zinksulfatlösung negativ. Das Kupfer mit sehr kleiner Lösungstension ist auch in verdünnter Kupfersulfatlösung positiv. Beide Vorgänge, derjenige der Auflösung von Zink und der der Abscheidung von Kupfer werden, wie bei Einführung des Begriffes der Lösungstension (S. 473) dargelegt wurde, durch die elektrische Aufladung gehemmt. Verbindet man nun die beiden Metalle durch einen Draht, so gleicht sich der Potentialunterschied aus, die Hemmung ist aufgehoben und weiteres Zink löst sich auf, während weiteres Kupfer sich abscheidet und dieser Vorgang geschieht stetig, indem die positive Ladung von Kupfer durch den Draht zum Zink fließt.

Die elektromotorische Kraft des Elements setzt sich also zusammen (wenn wir von der kleinen Potentialdifferenz der Flüssigkeitskette an der Berührungsstelle der beiden Lösungen absehen) aus den beiden entgegengesetzt gerichteten Potentialdifferenzen, welche sich an den Berührungsstellen der

beiden Metalle mit ihren Lösungen ausbilden. Es ist also bei 18°:

$$E = \frac{0{,}058}{2}\,{}^{10}\log \frac{C_{Zn}}{c^{++}_{Zn}} - \frac{0{,}058}{2}\,{}^{10}\log \frac{C_{Cu}}{c^{++}_{Cu}}$$

$$= \frac{0{,}058}{2}\left({}^{10}\log \frac{C_{Zn}}{C_{Cu}} - {}^{10}\log \frac{c^{++}_{Zn}}{c^{++}_{Cu}}\right).$$

Wählt man die Lösungen von Zinksulfat und Kupfersulfat von gleicher Konzentration, so verschwindet das zweite Glied und die elektromotorische Kraft ist lediglich gegeben durch das Verhältnis der Lösungstensionen von Zink und Kupfer. Es ist nun nicht möglich, die diesen Größen zukommenden Zahlenwerte anzugeben, wozu nach der oben gegebenen Definition der Lösungstension erforderlich wäre, Lösungen von solcher Konzentration für $\overset{++}{Zn}$-Ionen oder $\overset{++}{Cu}$-Ionen aufzusuchen, daß $C = c$ wäre. Beim Zink z. B. ist dies durch die begrenzte Löslichkeit der Zinksalze ausgeschlossen: es gibt keine Zinksalzlösung von so hoher Konzentration, daß beim Eintauchen metallischen Zinks sich dieses nicht noch negativ lüde. Man hat deshalb die willkürliche Vereinbarung getroffen, die Potentialdifferenzen aller Metalle in Lösungen, welche für ihre eigenen Ionen normal sind, d. h. 1 Grammäquivalent im Liter enthalten, miteinander zu vergleichen. Und man bezieht alle diese Werte nach Nernst auf die Normalwasserstoffelektrode, d. h. auf eine von Wasserstoffgas bespülte platinierte Platinplatte, welche in eine für Wasserstoffionen normale Lösung eintaucht. Die Messung dieser, deren Wert gleich Null gesetzt wird, gegen Zink in einer für $\overset{++}{Zn}$-Ionen äquivalent-normalen Zinksulfatlösung, ergibt —0,770 Volt, gegen Kupfer in entsprechender Lösung +0,329 Volt. Die Vorzeichen geben den Sinn der Ladung, welche das Metall gegenüber der Wasserstoffelektrode annimmt, bringen also zum Ausdruck, daß im ersten Falle in der Kette das Metall in Lösung geht und Wasserstoff abgeschieden wird, im zweiten Falle Wasserstoff in Lösung geht und das Metall sich abscheidet. Die elektromotorische Kraft des Daniell-Elements mit normalen Salzlösungen ist daher:

$$E = 0{,}329 - (-0{,}770) = 1{,}099 \text{ Volt.}$$

Eine Tabelle der entsprechenden Werte für andere Metalle findet sich in dem Artikel „Potential (Elektrochemisches Potential)".

Natürlich ist es nicht erforderlich, zur Messung die Bezugselektrode selbst zu verwenden, sondern an ihre Stelle kann jede andere treten, deren Wert gegen die Bezugselektrode festgestellt ist. Besonders häufig bedient man sich der Normal-Kalomelelektrode: Quecksilber mit Kalomel überschichtet in Normal-Chlorkaliumlösung. Das Potential dieser Elektrode gegen die Normal-Wasserstoffelektrode beträgt +0,285 Volt. Das negative Vorzeichen bedeutet, wie vorher beim Kupfer, daß Wasserstoff in der Kombination die Lösungselektrode ist.

Einfluß der Ionenkonzentration. Der oben angegebene Wert für das Daniell-Element bezog sich auf beiderseits normale Ionenkonzentrationen. Aus der Formel S. 474 ist ersichtlich, daß bei Verringerung der $\overset{++}{Zn}$-Ionen um eine Zehnerpotenz, also auf 0,1 normale Lösung, die elektromotorische Kraft um $\frac{0{,}058}{2} = 0{,}029$ Volt zunehmen, bei Verringerung der $\overset{++}{Cu}$-Ionen ebensoviel abnehmen muß. Ein besonders wirksames Mittel zur Herabsetzung der Ionenkonzentration bildet die Zufügung eines Komplexbildners wie Cyankalium (vgl. den Artikel „Salze"). Die Aenderung kann dabei so stark sein, daß sich die elektromotorische Kraft des Elements umkehrt. Zur Demonstration dieses Einflusses bedient man sich eines U-Rohrs: in den einen Schenkel kommt Zink in Zinksulfatlösung, in den anderen Kupfer in annähernd gleich konzentrierter Kupfersulfatlösung. Zur Trennung beider bringt man in den gebogenen Teil des Rohrs Watte, die mit einem indifferenten Elektrolyten wie Kaliumnitrat getränkt ist. Ein gewöhnliches Demonstrationsgalvanometer zeigt einen bestimmten Ausschlag. Man fügt zum $ZnSO_4$ eine KCN-Lösung bis zur Auflösung des zuerst entstehenden Niederschlages: der Ausschlag steigt stark an. Man ersetzt diese Lösung durch die ursprüngliche und erhält damit den ersten Ausschlag wieder. Setzt man nun zu der $CuSO_4$-Lösung KCN, so nimmt der Ausschlag sofort ab und geht, sobald der entstandene Niederschlag gelöst ist, stark nach der anderen Seite: die $\overset{++}{Cu}$-Ionenkonzentration ist durch KCN so herabgesetzt worden, daß Kupfer jetzt leichter in Lösung geht als Zink; die Konzentration

$$Zn \mid ZnSO_4 \mid KCu(CN)_2 \mid Cu$$

bildet ein umgekehrtes Daniell-Element, in welchem Kupfer sich löst und Zink ausgefällt wird.

11. Konzentrationsketten bezüglich der Elektroden. Aenderung der Lösungstension C. Die Lösungstension C ist eine für jedes Metall charakteristische Konstante, Aenderungen der Potentialdifferenz gegen eine Lösung konnte nur durch Beeinflussung von c, der Ionenkonzentration, herbeigeführt werden.

Unter besonderen Umständen hat man es in der Hand, auch C zu ändern. Eine platinierte Platinplatte, welche mit Wasserstoff beladen ist, funktioniert als ob sie aus metallischem Wasserstoff bestände. Die Konzentration des Wasserstoffs im Platin ist nach dem Henryschen Absorptionsgesetz proportional seinem Drucke. Dementsprechend ändert sich auch das Bestreben des Wasserstoffs, in Lösung zu gehen mit dem Drucke. Man kann diesen z. B. dadurch herabsetzen, daß man dem gegen die Platinelektrode geleiteten Wasserstoff ein indifferentes Gas, etwa Stickstoff, beimengt. Kombiniert man eine solche Elektrode in derselben Lösung von der $\overset{+}{H}$-Ionenkonzentration c mit einer anderen, gegen die Wasserstoff bei Atmosphärendruck geleitet wird, so entsteht ein galvanisches Element, dessen Energiequelle der Druckunterschied des Wasserstoffs in den Elektroden ist. Es arbeitet also unter Ausgleich dieses Unterschiedes, woraus sich die Stromrichtung ergibt: Wasserstoff geht an der Elektrode mit dem höheren Druck als positives Ion in Lösung und scheidet sich an der anderen ab. Setzen wir die dem Druck proportionale Lösungstension des Wasserstoffs dort gleich C_1, hier gleich C_2, so ist die elektromotorische Kraft der Kette wieder gegeben durch die Differenz der Einzelpotentialdifferenzen der Elektroden gegen die Lösung:

$$E = \frac{RT}{2} \ln \frac{C_1}{c} - \frac{RT}{2} \ln \frac{C_2}{c}$$

oder bei 18° und mit Briggschen Logarithmen (vgl. S. 472):

$$E = \frac{0,058}{2} {}^{10}\log \frac{C_1}{c} - \frac{0,058}{2} {}^{10}\log \frac{C_2}{c}.$$

Es ist $\frac{0,058}{2}$ zu schreiben, da es sich um den Druck des zweiwertigen H_2 in den Elektroden handelt. Würden wir die Konzentrationskette statt mit Wasserstoff mit Sauerstoff herstellen, so wäre die elektromotorische Kraft, da O zweiwertig, O_2 also vierwertig ist:

$$E = \frac{0,058}{4} {}^{10}\log \frac{C_1}{c} - \frac{0,058}{4} {}^{10}\log \frac{C_2}{c}.$$

Bei den früher besprochenen Konzentrationsketten, welche, wie die S. 474 behandelte Silbernitratkette, unter Ausgleich des osmotischen Druckes der Lösungen arbeiten, fiel die Lösungstension des Metalls heraus und die elektromotorische Kraft war gegeben durch: $E = \frac{0,058}{n} {}^{10}\log \frac{c_1}{c_2}$. Hier, wo die Arbeit nur vom Ausgleich der Lösungstensionen geleistet wird, muß umgekehrt die Ionenkonzentration herausfallen und die Formel lautet entsprechend: $E = \frac{0,058}{n} {}^{10}\log \frac{C_1}{C_2}$.

Nicht nur bei Gasen, sondern auch bei Metallen lassen sich solche Konzentrationsketten bezüglich der Elektroden aufstellen. Ist in Quecksilber ein unedleres Metall, etwa Zink oder Cadmium, gelöst, so ist dieses allein Potential-bestimmend gegen die entsprechende Salzlösung. Schaltet man in derselben Cadmiumsulfatlösung zwei solche Amalgamelektroden von verschiedenem Cadmiumgehalt gegeneinander, so arbeitet die entstehende Kette unter Ausgleich des Cadmiumgehalts, d. h. aus dem konzentrierten Amalgam gehen $\overset{++}{Cd}$-Ionen in Lösung und scheiden sich an dem verdünnteren aus. Solche Ketten sind vielfach untersucht worden. Die Messungsresultate von verdünnten Lösungen entsprechen mit großer Genauigkeit der Formel: $E = \frac{RT}{2} \ln \frac{C_1}{C_2}$, wo C_1 und C_2 die Konzentration des Cadmiums in den Amalgamen bedeuten. Wie aus den obigen Ausführungen über die Gaskonzentrationsketten hervorgeht, ist in der Formel die Voraussetzung gemacht, daß Cadmium im Quecksilber zweiwertig, d. h. einatomig gelöst ist. Andererseits ist die gute Uebereinstimmung der Resultate mit dieser Formel ein Beweis für diese Einatomigkeit. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit Messungen des osmotischen Druckes von Metallen in Quecksilber mit Hilfe der Gefrierpunktserniedrigung.

12. Die Knallgaskette. Das Problem der direkten Elektrizitätsgewinnung aus Kohle. Wir haben die beiden Arten von Konzentrationsketten mit Gasen kennen gelernt, solche, bei welchen nur c verschieden war, bei welchen also identische Elektroden in Lösungen von verschiedener Ionenkonzentration einander gegenüberstanden und solche, bei welchen C verschieden war, bei welchen also z. B. in derselben Lösung die beiden Elektroden dasselbe Gas bei verschiedenen Drucken enthielten. Von dieser letzten Art wurden Wasserstoffkonzentrationsketten und Sauerstoffkonzentrationsketten besprochen. Eine Kombination dieser beiden ergibt die Knallgaskette.

Die Knallgaskette arbeitet in der Weise, daß aus den Gasen an den Elektroden die Ionen des Wassers sich bilden, an der Wasserstoffelektrode $\overset{+}{H}$-Ionen, an der Sauerstoffelektrode $\overset{-}{OH}$-Ionen, und zwar müssen beide Wirkungen, da die in Lösung gehenden Ionen entgegengesetzt geladen sind, also die gleiche Stromrichtung hervorrufen, sich addieren. Die elektromotorische Kraft muß unabhängig von der Lösung sein, in welcher beide Elektroden stehen, gleich groß also z. B. in Natronlauge und Schwefelsäure, wie das auch die Messungen ergeben.

Denn da in allen wässerigen Lösungen das Produkt der $\overset{+}{H}$-Ionen und der OH-Ionen einen konstanten Wert hat (vgl. ven Artikel „Ionen“), so muß z. B. beim Uebergang von Säure zu Alkali das Potential der Wasserstoffelektrode um ebensoviel ansteigen wie das der Sauerstoffelektrode sinkt.

Was die Größe der elektromotorischen Kraft der Knallgaskette anlangt, so stehen hier die Messungen in bisher nicht aufgeklärtem Gegensatz zur Theorie. Auf verschiedenen Wegen ist von Nernst, Haber, Lewis unabhängig der Wert 1,23 Volt berechnet worden.

Die Berechnung der richtigen Größe durch Nernst und v. Wartenberg geht von dem Gedanken aus, daß in der Knallgaskette gasförmiger Wasserstoff und Sauerstoff von Atmosphärendruck auf jenen kleinen Druck herabgesetzt werden, welchen Wasserstoff und Sauerstoff in ihrem Gleichgewichtszustande im gesättigten Wasserdampf besitzen. Diese letztere Größe konnte experimentell bestimmt werden. Die damit erlangte Kenntnis der Gleichgewichtskonstante K für die Reaktion $2H_2 + O_2 \leftrightarrows 2H_2O$ erlaubte die früher (S. 469) besprochene Gleichung:

$$E = \frac{RT}{n} \ln K$$

anzuwenden und das Ergebnis war für 17° der genannte Wert E = 1,23 Volt.

Alle Messungen der Knallgaskette haben jedoch nur bis zu dem Maximalwerte von 1,15 Volt geführt. Die Frage nach dem Grunde dieser Abweichung konnte bisher nicht beantwortet werden. Die Vermutung, daß an der Sauerstoffelektrode sich ein Platinoxyd bildet, dessen Potential anstatt des gesuchten gemessen würde, ist nicht wahrscheinlich, da die Diskrepanz an anderen Elektroden wie z. B. Nickel ebenso groß ist.

Zur technischen Arbeitsleistung haben Gaselemente bisher nicht herangezogen werden können. Die Elemente erlauben nur eine sehr geringe Stromentziehung und polarisieren sich leicht. Die in den Elektroden gelösten Gase werden nach Verbrauch offenbar nur sehr langsam aus dem Gasraum wieder ersetzt und auch das Heranleiten der Gase an die Elektroden in raschem Strome wirkt nur wenig fördernd. Diese Versuche stehen in Beziehung zu einem der wichtigsten technischen Probleme unserer Zeit. Wir erzeugen elektrische Energie zumeist auf dem Umwege über die Wärme. Dabei aber gehen ungeheuere Mengen von Energie verloren. In der Dampfmaschine wird von der Verbrennungswärme der Kohle wenig mehr als der zehnte Teil nutzbar gemacht. Man sucht also nach einem Wege, die Verbrennung der Kohle direkt elektromotorisch wirksam zu machen. Daß es theoretisch möglich ist, nahezu die gesamte Verbrennungswärme der Kohle in äußere Arbeit überzuführen, ist aus Messungen von Boudouard über die Dissoziation der Kohlensäure von Nernst abgeleitet worden. Man kann zur Lösung des Problems zwei Wege einschlagen. Auf dem einen wird versucht, die Kohle als Lösungselektrode eines Elements zu verwenden. Daß sie unter bestimmten Umständen anodisch mit dem elektrochemischen Aequivalent $\frac{12}{4} = 3$ nach Maßgabe des Faradayschen Gesetzes gelöst wird und aus solcher Lösung auch wieder abgeschieden werden kann, ist von Coehn gezeigt worden. Ebenso auch, daß diese Auflösung elektromotorisch wirksam gemacht werden kann. Die technische Ausgestaltung scheitert aber daran, daß molekularer Sauerstoff zu träge reagiert, um als Gegenelektrode verwendbar zu sein, die Regenerierung der hier geeigneten wirksameren Oxydationsmittel aber selbst Energieaufwand erfordert. Der zweite Weg ist die Verwendung von Gaselementen. Man verzichtet dabei auf die Energie, welche der Verbrennung der Kohle zu Kohlenoxyd entspricht und versucht dieses in einem Gaselement mit Sauerstoff als Gegenelektrode elektromotorisch wirksam in Kohlensäure überzuführen. Das Haupthindernis eines technischen Erfolges ist hier das gleiche wie im vorigen Fall. Einen bemerkenswerten Erfolg auf diesem Wege hat Haber dadurch erreicht, daß er die Reaktionsträgheit der benutzten Gase durch Temperatursteigerung überwand. Als Elektrolyten benutzte er auf 500° erhitztes Glas, das an beiden Seiten mit Platin als Elektroden belegt war, an welchen einerseits Luft oder Sauerstoff vorübergeleitet wurde, andererseits Kohlenoxyd. Die elektromotorische Kraft, etwa 1 Volt, entsprach der aus der Kenntnis des Gleichgewichts der Reaktion berechneten.

13. Oxydations- und Reduktionsketten. Die elektrolytische Dissoziationstheorie hat die Begriffe der Oxydation und Reduktion, welche sich ursprünglich auf die Aufnahme und die Entziehung von Sauerstoff bezogen, erweitert. Ostwald wies darauf hin, daß, soweit Ionen im Spiele sind, jede Oxydation unter Aufnahme von positiver (bezw. Abgabe negativer) Ladung verläuft, jede Reduktion umgekehrt unter Abgabe positiver (bezw. Aufnahme negativer) Ladungen. Man ist übereingekommen, auch wo es sich nicht um Aufnahme oder Abgabe von Sauerstoff handelt, die entsprechenden Ladungswechsel als Oxydations- bezw. Reduktionsvorgänge zu bezeichnen. In diesem Sinne sind alle be-

sprochenen Ketten Oxydations- und Reduktionsketten. Im Daniell-Element wird metallisches Zn unter Aufnahme positiver Ladungen zu $\overset{++}{\text{Zn}}$ oxydiert und $\overset{++}{\text{Cu}}$-Ion wird unter Abgabe positiver Ladungen zu Cu reduziert. Nun ist solche Aufnahme und Abgabe positiver Ionen auch möglich in der Weise, daß bereits vorhandene Ionen von wechselnder Valenz neue Ladungen aufnehmen oder unter Abgabe von Ladungen mit einer geringeren Zahl Ladungen fortexistieren. So kann das Ferroion $\overset{++}{\text{Fe}}$ in das Ferriion $\overset{+++}{\text{Fe}}$ übergehen oder das zweiwertige Manganion $\overset{++}{\text{Mn}}$ in das vierwertige $\overset{++++}{\text{Mn}}$. Der Valenzwechsel dieser beiden in entgegengesetzter Richtung findet statt, wenn man eine Lösung von Ferrosulfat mit einer schwefelsauren Lösung von Permanganat zusammenbringt: Die Ferroionen oxydieren sich, indem sie den vierwertigen Manganionen je zwei positive Ladungen nehmen. Dieser Vorgang kann elektromotorisch wirksam gemacht werden, wenn man Reduktions- und Oxydationsvorgang örtlich getrennt verlaufen läßt, die beiden Lösungen also etwa durch eine indifferente Lösung wie KNO_3 trennt und in jede eine Platinelektrode bringt. Werden diese durch einen Schließungsdraht verbunden, so gehen die von dem höherwertigen $\overset{++++}{\text{Mn}}$-Ion abgegebenen Ladungen auf dem Wege durch diese Verbindung zu den weiterer positiver Aufladung noch fähigen $\overset{++}{\text{Fe}}$-Ionen über. Es müssen also durch die Anwesenheit der beiden Lösungen an den unangreifbaren Platinelektroden diesen Potentiale aufgezwungen sein, deren Differenz sich durch den Verbindungsdraht auszugleichen strebt und durch Anwesenheit der Lösungen sich wieder herstellt.

Während aber bei allen bisher besprochenen Elektroden — angreifbaren Metallelektroden und Gaselektroden mit unangreifbaren Metallen als Trägern — der Vorgang ihrer Aufladung nach der osmotischen Theorie durchsichtig erschien, indem beim Eintauchen der Elektroden in die Lösungen — je nach dem Verhältnis von Lösungstension und osmotischem Druck — geladene Ionen sich bilden oder abscheiden, ist bei den jetzt betrachteten Ketten nicht unmittelbar ersichtlich, wie diese Aufladung zustande kommt. Allen Ladungstransport beim Uebergange von Elektrode zum Elektrolyten und damit die Aufladungserscheinungen bei ihrer Berührung erkannten wir bisher als an Materie gebunden. Nernst zeigte, daß diese Anschauung auch auf die Aufladung unangreifbarer Elektroden beim Eintauchen in Oxydationsmittel wie Kaliumpermanganat und Reduktionsmittel wie Ferrosulfat übertragbar ist. Er nimmt an, daß diese beiden die Elektroden mit Sauerstoff oder Wasserstoff beladen. In der Tat gibt es Reduktionsmittel, welche eine eingetauchte platinierte Platinplatte mit Wasserstoff bis zu seiner gasförmigen Entwickelung beladen, z. B. Chromchlorür in saurer Lösung; und ebenso gibt es Oxydationsmittel, welche Sauerstoff gasförmig entwickeln, wie Cobaltisalzlösungen. Andererseits konnte z. B. bei schwächeren Reduktionsmitteln die nicht bis zur sichtbaren Gasentwickelung gelangende Beladung mit Wasserstoff dadurch nachgewiesen werden, daß man an die eine Seite eines Palladiumblechs ein Reduktionsmittel brachte und den durch Palladium leicht hindurchdiffundierenden Wasserstoff auf der anderen Seite durch Potentialmessung nachwies.

Die Beladung mit Sauerstoff oder Wasserstoff geschieht bis zu einem für jedes Oxydations- oder Reduktionsmittel charakteristischen Potential. Dieses und damit die Oxydations- und Reduktionskraft der betreffenden Substanzen ist direkt meßbar als die elektromotorische Kraft eines Elements, zusammengestellt aus einer in die Lösung eintauchenden Platinelektrode und einer Normal-Wasserstoffelektrode. Man hat so eine große Zahl von Reduktions- und Oxydationsmitteln in eine Reihe gebracht, an deren Spitze als stärkstes Reduktionsmittel eine alkalische Lösung von Zinnchlorür und an deren Ende als stärkstes Oxydationsmittel Kaliumpermanganat steht.

Der Wert von C in der Nernstschen Formel, im vorliegenden Falle der Druck, bis zu welchem die Gasbeladung der Elektrode erfolgt, muß bei derselben Substanz mit deren Konzentration ansteigen und muß herabgesetzt werden durch dasjenige Produkt, welches in der Lösung bei dem Vorgange der Beladung sich bildet. Belädt z. B. Ferrosulfat eine Platinelektrode mit Wasserstoff, wobei Ferrisulfat entsteht,

$$2\,\overset{++}{\text{Fe}} + 2\,\overset{+}{\text{H}} = 2\,\overset{+++}{\text{Fe}} + H_2,$$

so muß dieser Vorgang nach dem Massenwirkungsgesetz im Sinne der Gleichung von links nach rechts verschoben werden durch Vermehrung der $\overset{++}{\text{Fe}}$-Ionen, er muß aber gehemmt werden, wenn man der Lösung bereits $\overset{+++}{\text{Fe}}$-Ionen zufügt. Es kehren in dem Verhalten der $\overset{++}{\text{Fe}}$ zu den $\overset{+++}{\text{Fe}}$-Ionen genau die gleichen Beziehungen wieder, die wir etwa bei einem Zinkamalgam in der Lösung eines Zinksalzes antrafen. Dem dort sich einstellenden Potential der Elektrode

$$E = \frac{0{,}058}{n} \, {}^{10}\log \frac{C}{c}$$

entspricht hier, da n bei dem Uebergange von $\overset{++}{Fe}$ in $\overset{+++}{Fe}$ gleich 1 ist:

$$E = 0{,}058 \, {}^{10}\log \frac{c_{\overset{++}{Fe}}}{c_{\overset{+++}{Fe}}} \, .$$

Diese von Peters abgeleitete Formel hat sich als geeignet erwiesen, das Potential einer Platinelektrode anzugeben, welche in eine Lösung von Ferro- und Ferriionen eintaucht, deren Konzentrationsverhältnis bekannt ist. Andere Oxydations- und Reduktionsketten sind von Schaum untersucht und in Uebereinstimmung mit der oben gegebenen Formel gefunden worden.

14. Akkumulatoren. Für die Erzeugung elektrischer Energie zu technischen Zwecken, welche größere Elektrizitätsmengen fordern, sind die bisher bekannten galvanischen Elemente bei dem hohen Preis der Arbeit liefernden Stoffe und der Notwendigkeit häufiger Erneuerung des Aufbaues nicht geeignet. Dagegen finden galvanische Elemente ausgedehnteste Anwendung für die Aufspeicherung elektrischer Energie als Sekundärelemente oder Akkumulatoren.

Der einfachste Vorgang der galvanischen Polarisation ergibt im Prinzip einen solchen Akkumulator: Platinplatten in verdünnter Schwefelsäure beladen sich bei Stromdurchgang mit Wasserstoff bezw. Sauerstoff und das so entstandene Knallgaselement liefert Strom, indem die Differenz der Elektroden sich unter Wasserbildung wieder ausgleicht. Die Aufnahmefähigkeit der Platinelektroden für die Gase und somit die Kapazität dieses Akkumulators ist aber nur sehr klein.

Der heute am meisten in Gebrauch befindliche Akkumulator geht zurück auf eine Beobachtung, welche Ritter im Jahre 1803 machte und in ihrer Tragweite klar erkannte. Bleiplatten werden in verdünnter Schwefelsäure bei Stromdurchgang so verändert, daß sie einen Polarisationsstrom zu geben vermögen, in welchem die Veränderung sich wieder ausgleicht. Da dabei Wasserstoff und Sauerstoff nicht gasförmig absorbiert, sondern — wie wir sehen werden — chemisch gebunden werden, ist die Kapazität eines solchen Akkumulators von vornherein größer, als die der Platinplatten. Gaston Planté erkannte, daß die Kapazität eines solchen Bleiakkumulators um so größer sein müsse, je tiefer in das Innere der Bleiplatten der wirksame chemische Prozeß eindringt. Es gelang ihm, eine Auflockerung der Platten zu erreichen, indem er den Prozeß der Ladung und Entladung in häufigem Polwechsel ausführte. Man nennt diese Behandlung das Formieren der Bleiplatten.

Die Beobachtung der Platten während der Ladung gibt einen Anhalt für den chemischen Prozeß, in welchem sich die Aufspeicherung der elektrischen Energie in Form chemischer Energie vollzieht: Die mit dem positiven Pol verbundene Bleiplatte färbt sich dunkelbraun, es entsteht Bleisuperoxyd, PbO_2; an der negativen Elektrode wird zunächst Wasserstoff entwickelt. Nach dem Umschalten des Stromes wird das in lockerer Form vorhandene Bleisuperoxyd zu feinkörnigem, schwammigem Blei reduziert, während an der anderen Seite die Auflockerung durch Bildung von Bleisuperoxyd einsetzt. So dringen Oxydation und Reduktion immer tiefer in die Bleiplatten ein. In weit kürzerer Zeit konnte der durch das Formieren angestrebte Effekt erreicht werden, als man nach dem Vorschlage von Faure eine Paste, die aus Bleioxyd oder Mennige mit Schwefelsäure bestand, auf die Platten brachte oder ein Gemisch von Bleistaub mit Schwefelsäure. Um diesen Pasten Halt zu geben, hat man die Platten mit Rinnen versehen oder sie zu Bleigittern ausgestaltet.

Die Energiemenge, welche so formierte Platten pro Kilogrammgewicht des Akkumulators aufzunehmen vermögen, beträgt etwa 2,7 bis 5 Volt-Ampere-Stunden (Watt-Stunden) für stationäre Akkumulatoren, bei welchen hohes Gewicht nicht stört. Für transportable Akkumulatoren zieht man es vor, die Energieaufspeicherung pro Kilogramm auch auf Kosten der Lebensdauer des Akkumulators höher zu treiben.

Der Nutzeffekt bezüglich der hineingeladenen Strommenge (Ampere-Stunden) ist etwa 96 Proz. Der Nutzeffekt bezüglich der Energie (Volt-Ampere-Stunden) ist aber geringer (ca. 82 Proz.), da die Spannung bei der Ladung eine höhere ist, als bei der Entladung.

Die Deutung des Spannungsunterschiedes bei der Ladung und Entladung kann nicht in einer Aenderung des Widerstandes gefunden werden und muß daher aus den Vorgängen an den Elektroden hergeleitet werden. Im entladenen Akkumulator ist an beiden Elektroden Bleisulfat, $PbSO_4$, vorhanden. Beim Stromdurchgang wird H_2SO_4 zersetzt und es gehen die folgenden Umsetzungen vor sich: bei der Ladung: an der Kathode: $PbSO_4 + H_2 = Pb + H_2SO_4$, an der Anode: $PbSO_4 + SO_4 + 2H_2O = PbO_2 + 2H_2SO_4$; bei der Entladung: an der Kathode: $Pb + SO_4 = PbSO_4$, an der Anode: $PbO_2 + H_2 + H_2SO_4 = PbSO_4 + 2H_2O$.

Die Zusammenfassung dieser vier Glei-

chungen stellt die Gesamtheit der Vorgänge dar in der Form: $PbO_2 + Pb + 2H_2SO_4 \rightleftarrows 2PbSO_4 + 2H_2O$.

Diese Gleichung, von links nach rechts gelesen, gibt den Entladungsvorgang, von rechts nach links den Ladungsvorgang. Man erkennt, daß bei der Entladung Schwefelsäure gebunden und Wasser gebildet wird, der Elektrolyt also sich verdünnt, umgekehrt bei der Ladung. So ist es möglich, aus der Aenderung der Säuredichte mit Hilfe des Aräometers den Fortgang des Prozesses in beiden Richtungen zu beurteilen. Die übliche Säure hat im entladenen Zustande die Dichte 1,15, im geladenen die Dichte 1,18 bis 1,20. Die obige Gleichung vom Standpunkte des Massenwirkungsgesetzes betrachtet — nach welchem die Vermehrung der Konzentrationen auf der einen Seite das Gleichgewicht in Richtung nach der anderen Seite verschiebt — ergibt, daß der Entladungsvorgang gefördert wird durch höhere Säurekonzentration. In der Tat steigt mit dieser die elektromotorische Kraft des Akkumulators.

Die thermodynamische Theorie des Akkumulators erlaubt, die Abhängigkeit der elektromotorischen Kraft des Akkumulators von der Säuredichte auf demselben Wege zu berechnen, den Helmholtz für die Berechnung von Konzentrationsketten (vgl. Abschnitt 4) angewendet hat. Ferner läßt sich zeigen, daß die elektromotorische Kraft aus der Wärmetönung des im Akkumulator ablaufenden chemischen Prozesses und dem Temperaturkoeffizienten berechenbar ist.

Aus der Uebereinstimmung dieser berechneten mit den gemessenen Werten für die elektromotorische Kraft ist zu schließen, daß die chemischen Prozesse im Akkumulator mit maximaler Arbeitsleistung verlaufen, daß also der Akkumulator im Prinzip reversibel arbeitet. In der Tat ist das auch der Fall, wenn Ladung und Entladung mit sehr geringer Stromdichte erfolgen. Die Deutung für die praktische Irreversibilität, die in dem erheblichen Spannungsunterschied bei der Ladung und Entladung hervortritt, ist in einer eigenartigen Konzentrationspolarisation zu suchen. Wie die Gesamtgleichung für den chemischen Vorgang im Akkumulator lehrt, steigt die Konzentration der Schwefelsäure bei der Ladung und fällt bei der Entladung. Diese Konzentrationsänderungen vollziehen sich der Hauptsache nach innerhalb der porösen Elektroden und können sich nur langsam durch Diffusion nach außen ausgleichen. Da nun aber, wie wir oben gesehen haben, die elektromotorische Kraft in konzentrierterer Schwefelsäure höher ist, so ist erklärt, weshalb nur bei Ladung und Entladung mit so geringen Stromdichten, daß die Konzentrationsänderungen sich durch Diffusion ausgleichen können, die theoretisch wohlbegründete Reversibilität des Akkumulators praktisch annähernd erfüllt sein kann, während bei größeren Stromdichten die Ladungsspannung höher sein muß, als die Entladungsspannung.

Mit Hilfe der osmotischen Theorie hat zuerst Le Blanc Rechenschaft von den Einzelvorgängen an beiden Elektroden des Akkumulators gegeben, sodann in etwas abweichender Form Liebenow. Die elektromotorische Kraft an der negativen Elektrode ist bestimmt durch die Lösungstension des Bleis, C_{Pb}, und die in Schwefelsäure minimale Konzentration der $\overset{++}{Pb}$-Ionen $c_{\overset{++}{Pb}}$. An der Anode wird ganz entsprechend angenommen, daß das PbO_2 eine Lösungstension C_{PbO_2} hat und diese erfolgt nach Maßgabe der in der Lösung bereits vorhandenen $\overset{-}{PbO_2}$-Ionen, deren Konzentration durch $c_{\overset{--}{PbO_2}}$ dargestellt sei. Die Existenz dieser $\overset{--}{PbO_2}$-Ionen in alkalischer Lösung ist nachweisbar, indem daselbst eine Verbindung Na_2PbO_2 so dissoziiert ist $(2\overset{+}{Na} + \overset{--}{PbO_2})$, daß bei Stromdurchgang $\overset{--}{PbO_2}$-Ionen zur Anode wandern. Folgerichtig muß diese Ionenart auch in saurer Lösung angenommen werden, wenn auch in außerordentlich kleiner Konzentration, die aber bei Anwesenheit von festem PbO_2 auf konstanter Höhe erhalten wird. Die Nernstsche Formel ergibt somit für den Akkumulator ganz entsprechend wie für das Daniellelement (S. 475):

$$E = \frac{RT}{2}\left(\ln\frac{C_{Pb}}{c_{\overset{++}{Pb}}} + \ln\frac{C_{PbO_2}}{c_{\overset{--}{PbO_2}}}\right).$$

Bei Zimmertemperatur $(T = 273 + 18)$ und mit Einsetzung Briggscher Logarithmen:

$$E = \frac{0{,}058}{2}\left({}^{10}\log\frac{C_{Pb}}{c_{\overset{++}{Pb}}} + {}^{10}\log\frac{C_{PbO_2}}{c_{\overset{--}{PbO_2}}}\right).$$

Die elektromotorische Kraft nimmt also sowohl bei steigender Konzentration von $\overset{++}{Pb}$ wie von $\overset{--}{PbO_2}$ ab. Dementsprechend ist sie geringer sowohl in alkalischer Lösung, wo nach obigem die $\overset{-}{PbO_2}$-Konzentration vergrößert, wie auch in saurer Bleinitratlösung, wo die $\overset{++}{Pb}$-Ionen vermehrt sind.

Versuche mit anderen als Bleiakkumulatoren haben bisher nicht zu dauerndem Erfolge geführt. Einige Zeit hat man auf den Kupfer-Zink-Sammler (Waddell-Entz-Akkumulator) große Hoffnungen gesetzt. Zink und Kupferoxydul standen einander in alkalischer Zinklösung gegenüber. Bei der Ladung geht Zink in Lösung und das Kupferoxydul wird zu Kupfer reduziert. Bei der Ladung wird Zink aus dem Elektrolyten abgeschieden und das Kupfer oxydiert.

Erfolgt diese Oxydation aber über das Oxydul hinaus bis zur Oxydstufe, so geht Kupfer in Lösung, diffundiert zum Zink und bringt dieses unter Wasserstoffentwickelung zur Auflösung. Diesem Mangel konnte bisher nicht abgeholfen werden.

Von Jungner und von Edison wurde der Eisen-Nickelsuperoxyd-Akkumulator in Vorschlag gebracht. Die negative Platte besteht aus schwammigem Eisen, die positive aus Nickeloxyden; beide Substanzen sind in sogenannte „Taschen" aus perforiertem Nickel- bezw. Eisenblech eingebettet. Als Elektrolyt dient eine Lösung von Kaliumhydroxyd.

Bei dem Entladungsvorgang oxydiert sich Eisen zu Eisenoxyd, Fe_2O_3, bezw. einem Hydrat desselben und das Nickeloxyd wird zu Nickeloxydul, $Ni(OH)_2$ reduziert. Förster gibt für die Vorgänge folgende summarische Reaktionsgleichung:

$$Fe + 2Ni(OH)_3 \underset{\text{Ladung}}{\overset{\text{Entladung}}{\rightleftarrows}} Fe(OH)_2 + 2Ni(OH)_2.$$

Er zeigt aber, daß zu diesen Vorgängen noch andere hinzukommen, insbesondere, daß der Elektrolyt sich bei der Entladung konzentriert, indem die aktive Masse der positiven Elektrode dabei Wasser bindet. Bei der Ladung findet demgemäß, umgekehrt wie im Bleiakkumulator, Verdünnung des Elektrolyten statt.

Die Spannung des geladenen Akkumulators beträgt 1,3 bis 1,35 Volt. Man entlädt bis etwa 0,8 Volt. Die Kapazität pro Gewichtseinheit ist nicht viel günstiger als beim Bleiakkumulator: 1 kg nimmt etwa 20 Wattstunden auf.

Als ein Nachteil ist der starke Spannungsabfall vom geladenen bis zum entladenen Zustand anzusehen. Während der Bleiakkumulator in der Haupt-Entladungsperiode konstante Spannung aufweist, findet hier unausgesetztes Sinken statt.

Ein großer Vorteil aber, der die auf die Ausgestaltung dieses Akkumulators verwendete Mühe rechtfertigt, ist seine im Vergleich zum Bleiakkumulator starke Widerstandskraft gegen plötzliche starke Beanspruchung, gegen zu weit gehende Entladung und gegen Erschütterungen.

Literatur. ***H. v. Helmholtz,*** *Thermodynamik chemischer Vorgänge. Gesammelte Abhandlungen, Bd. 2, 1882.* — ***W. Nernst,*** *Theoretische Chemie, 7. Aufl. Stuttgart 1912.* — ***W. Ostwald,*** *Lehrbuch der allgemeinen Chemie, Bd. 2, 2. Aufl. Leipzig 1893.* — ***M. Le Blanc,*** *Lehrbuch der Elektrochemie, 4. Aufl. Leipzig 1906.* — ***A. Coehn,*** *Elektrochemie. In Müller-Pouillets Lehrbuch der Physik, Bd. 4, 10. Aufl. Braunschweig 1909.*

A. Coehn.

Gang.

Mit Mineralien oder Gesteinen erfüllte Spalten. Gemischte Gänge sind mit mehreren Eruptivgesteinen oft in symmetrischer Anordnung erfüllte Spalten (vgl. den Artikel „Lagerungsform der Gesteine").

Ganggefolgschaft.

Tiefengesteine sind nicht selten von eigentümlichen Ganggesteinen begleitet, deren eine Reihe sich durch größeren Gehalt an Alkalien (salischen Bestandteilen), deren andere sich durch größeren Gehalt an alkalischen Erden und Eisen (femischen Bestandteilen) auszeichnet. Diese Ganggesteine bezeichnet man als die Ganggefolgschaft des betreffenden Tiefgesteins (vgl. den Artikel „Petrochemie der Eruptivgesteine").

v. Gärtner
Karl Friedrich

Geboren am 1. Mai 1772 zu Calw in Württemberg als Sohn von Joseph Gärtner. Er widmete sich nach zweijähriger pharmazeutischer Tätigkeit dem medizinischen Studium, und zwar zunächst auf der Karlsschule in Stuttgart, darauf (1794) in Jena und Göttingen. 1796 ließ er sich in seiner Vaterstadt als Arzt nieder, wo er am 1. September 1850 starb. 1805 bis 1807 erschien in Leipzig von ihm ein Supplement zur Karpologie seines Vaters, das von diesem hinterlassene und zahlreiche eigene Untersuchungen des Verfassers nebst 75 neuen Tafeln Abbildungen enthielt. Von hervorragender Bedeutung wurden seine experimentellen Untersuchungen über die Sexualität der Pflanzen, so die gekrönte Preisschrift „Over de voorstelling van bastardplanten etc." (1838) und ein zweibändiges Werk (Band I unter dem Titel „Beiträge zur Kenntnis der Befruchtung usw." [Stuttgart 1844], Band II als „Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich usw." [ebenda 1849], in welchem nicht so sehr überraschende neue Entdeckungen als eine große Fülle von zuverlässigstem Tatsachenmaterial mitgeteilt wurde.

W. Ruhland.

Gärtner
Joseph.

Geboren am 12. März 1732 zu Calw in Württemberg. Nachdem er von 1750 ab in Tübingen und bald darauf in Göttingen studiert hatte, promovierte er in Tübingen und bereiste Westeuropa. 1761 wurde er Professor der Anatomie in Tübingen und 1768 Akademiker und Professor

der Naturgeschichte in St. Petersburg. Diese Stellungen gab er indessen nach einer Reise in die Ukraine schon 1770 wieder auf, um in seiner Vaterstadt ganz wissenschaftlicher Tätigkeit zu leben. Dort starb er am 14. Juni 1791. Von dauernder grundlegender Bedeutung sind seine morphologischen Arbeiten über Früchte und Samen geworden („De fructibus et seminibus plantarum", Stuttgart und Tübingen 1789 bis 1791, 2 Bde., mit 180 Kupfertafeln).

Literatur. *Deleuze, in Annales du Muséum National d'histoire naturelle XI, 1802, p. 207 bis 233.*

W. Ruhland.

Gärung.

a) Alkoholische Gärung. α) Theoretisches. β) Praktisches. b) Cellulosegärung. c) Gärungen, welche die Entwickelung organischer Säuren zur Folge haben. d) Milch, Butter, Käse. e) Eiweißgärung.

a) Alkoholische Gärung.

α) Theoretisches.

1. Begriffsbestimmung. 2. Verbreitung des Vermögens der alkoholischen Gärung. 3. Die typischen Gärungsorganismen. 4. Natürliches Vorkommen der Gärungsorganismen. 5. Substrat und Produkte der alkoholischen Gärung. 6. Mechanismus der alkoholischen Gärung. 7. Bedeutung der alkoholischen Gärung für das Leben der Gärungsorganismen. 8. Andere Alkoholgärungen.

1. Begriffsbestimmung. Unter alkoholischer Gärung versteht man im weiteren Sinne jede durch Lebewesen erzeugte Zersetzung, bei der unter den auffallenden Zersetzungsprodukten sich ein Alkohol vorfindet. Danach würden unter den Begriff nicht nur gewisse Bakteriengärungen wie die Butylalkoholgärung des Zuckers (Beijerinck), die Bildung von Mannit aus Zucker durch gewisse Milchsäurebakterien (Gayon und Dubourg, Müller-Thurgau) fallen, sondern auch die Bildung von Alkoholen (Fuselölen) aus Aminosäuren und Aminen durch Hefen und niedere Pilze (Ehrlich, H. Pringsheim). Gemeiniglich aber versteht man unter alkoholischer Gärung die Vergärung von Zuckerarten (Kohlenhydraten) unter Bildung von Aethylalkohol und Kohlendioxyd.

2. Verbreitung des Vermögens der Alkoholgärung. In dem Artikel „Atmung der Pflanzen" (Bd. I, S. 722f) ist darauf hingewiesen, daß die Blütenpflanzen und die höheren Pilze vielleicht allgemein zur Alkoholgärung des Zuckers bei Sauerstoffmangel befähigt sind, daß dieses Vermögen jedenfalls weit verbreitet und nur dem Grade nach bei verschiedenen Organismen verschieden ist. Während die meisten Organismen bei Sauerstoffausschluß, auch bei Gegenwart von Zucker, nach längerer oder kürzerer Zeit zugrunde gehen, sind einzelne befähigt, ohne freien Sauerstoff bei Ermöglichung von Gärtätigkeit sehr lange Zeit (ob dauernd?) zu leben. Dazu gehören insbesondere die typischen Hefen der alkoholischen Gärung, Angehörige der zu den einfachsten Askomyceten (Protascineen) gehörigen Saccharomyceten (vgl. den Artikel „Pilze", Bd. VII, S. 896) sowie einige in Gestalt und Vermehrungsart gewissen Saccharomyceten ähnelnde Sproßpilze, bei denen Askosporenbildung bis jetzt nicht beobachtet worden ist, die daher bis auf weiteres zu den Torulaceen unter den Fungi imperfecti gestellt werden. Man trifft die Hefen in der Regel nur in einzelnen rundlichen oder ellipsoidischen Zellen an, während Zellverbände selten sind. Uebrigens sind natürlich keineswegs alle Angehörige der genannten Gruppen oder Familien gleichmäßig zur alkoholischen Gärung befähigt. Vielmehr finden sich unter ihnen auch Nichtgärer in großer Zahl.

3. Die typischen Gärungsorganismen. In das Chaos der Gärungserreger, das früher unter dem Gattungsnamen Saccharomyces zusammengefaßt wurde, ist neuerdings, insbesondere durch E. Chr. Hansen einige Ordnung gebracht worden. Danach gehören die Endosporen bildenden typischen Gärungserreger zu zwei Familien, den Sproßhefen, Saccharomycetes, und den Spalthefen, Schizosaccharomycetes, beide wesentlich verschieden durch die Art der vegetativen Vermehrung, indem die Vermehrung bei den Saccharomyceten durch Sprossung, bei den Schizosaccharomyceten durch Teilung erfolgt. Die Bildung von Endosporen tritt vielfach nur bei reichlichem Sauerstoffgenuß der Zellen ein. Um sie im Versuch zu erzielen, breitet man deshalb junge Bodensatzhefe bei genügend hoher Temperatur in dünner Schicht, meist auf einem Gipsblock, aus.

1. Saccharomyceten, Sproßpilze mit Endosporen und reichlicher Sproßzellenbildung. Typisches Mycel nur bei wenigen Arten. Jede Zelle kann zum Askus werden. Sporen gewöhnlich zu 1 bis 4, selten mehr in einer Mutterzelle.

Als Gärungserreger kommen in Betracht Angehörige verschiedener Gattungen, die in zwei Gruppen geordnet werden können.

Gruppe A. In zuckerhaltige Nährlösungen ausgesät, bilden die hierher gehörigen Formen sofort Bodensatzhefe, und erst später kommt es vielfach zur Bildung einer schleimigen Haut an der Flüssigkeitsoberfläche. Alle oder doch die meisten An-

gehörigen der Gruppe rufen Alkoholgärung hervor. Hierher gehört vor allem die Gattung Saccharomyces (Meyen) Reeß: Hefezellen rundlich bis ellipsoidisch; bei einigen Formen auch Mycelbildung beobachtet. Die mit einfacher Membran versehenen Sporen keimen unmittelbar durch Sprossung.



Fig. 1. Askosporen bildende Saccharomyceten. a Zellen mit Scheidenbildungen, b Zellen mit einer übernormalen Anzahl von Askosporen, c Zellen mit Anlagen von Askosporen, 1 Saccharomyces cerevisiae Hansen, 2 Saccharomyces Pastorianus Hansen, 3 Saccharomyces intermedius Hansen, 4 Saccharomyces validus Hansen, 5 Saccharomyces ellipsoideus Hansen, 6 Saccharomyces turbidus Hansen. Vergrößerung 1000:1. Nach E. Chr. Hansen.

Die Gattung umfaßt die weitaus meisten technisch wichtigen Gärungserreger, die Hefen der Wein- und Biergärung sowie der Spiritus- und Preßhefeindustrie (Saccharomyces cerevisiae Hansen, Saccharomyces Pastorianus Hansen, Saccharomyces ellipsoideus Hansen usw.). Zur Unterscheidung der Arten dienen, hier wie bei den anderen Gattungen, abgesehen von der Gestalt der Zellen, die Temperaturgrenzen und die Temperaturkardinalpunkte für Sprossung, Hautbildung und Sporenbildung, das Verhalten gegenüber verschiedenen Zuckerarten, die Gestalt der Kolonien, die entstehen, wenn die Hefe auf einen zuckerhaltigen festen Nährboden geimpft wird (besonders die Riesenkolonien)

usw. Auf die Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden.

Von der Gattung Saccharomyces unterscheidet sich die Gattung Hansenia Lindner dadurch, daß die Hefezellen zum

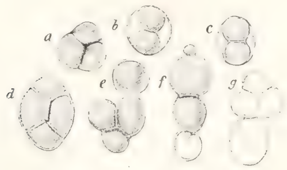


Fig. 2. Sporen von Saccharomyces cerevisiae Hansen. Im Anfange der Keimung. In e, f und g sind die Mutterzellenwände gesprengt. Vergrößerung 1000:1. Nach E. Chr. Hansen.

Teil die charakteristische Zitronenform besitzen; nach dieser Form der Vegetation würden die wenigen hierher gehörigen Arten der alten Reeßschen Sammelart Saccharomyces apiculatus nahestehen, von der sie aber durch das Vermögen der Sporenbildung verschieden sind.

In der Gattung Zygosaccharomyces Baker, die im übrigen mit Saccharomyces übereinstimmt, entsteht der Askus nicht, wie bei den vorhergehenden Arten, parthenogenetisch, sondern erst nach einem Kopulationsvorgange: Der Inhalt zweier Hefezellen, die durch Fortsätze miteinander in Verbindung treten, verschmilzt, und es kommt erst nach der Verschmelzung zur Sporenbildung, entweder im ganzen Verschmelzungsprodukt oder nur in einem der Gameten (Debaryomyces Klöcker) oder gar erst in einer Sproßkonidie (Guilliermondia Nads. und Konokotine; Bd. VII, S. 897, Fig. 33).

Die Gattung Saccharomycodes Hansen zeichnet sich dadurch aus, daß die mit einer Membran versehenen Sporen mit einem Promycel auskeimen. An diesem sowie an den vegetativen Zellen findet Sprossung mit unvollständiger Abschnürung statt; an der eingeschnürten Verbindungsstelle von Mutter- und Tochterzelle tritt eine Querwand auf, durch welche die Tochterzelle abgespalten wird. Die Bildung von Mycel mit deutlichen Querwänden ist hier häufig.

Die beiden bekannten Arten der Gattung Saccharomycopsis Schiönning unterscheiden sich von Saccharomyces Hansen nur dadurch, daß die Sporen zwei Membranen besitzen.

Gruppe B. Die Zellen bilden in zuckerhaltigen Nährlösungen sofort eine trockene, matte Kahmhaut und erst sekundär einen Bodensatz. Zwei Gattungen: Pichia Hansen, mit rundlichen, halbkugelförmigen oder unregelmäßig eckigen Sporen, deren Angehörige, soweit bis jetzt bekannt, gärungsunfähig sind, und Willia Hansen mit hut- oder zitronenförmigen Sporen mit hervorragender Leiste, deren Angehörige meist gärfähig sind.

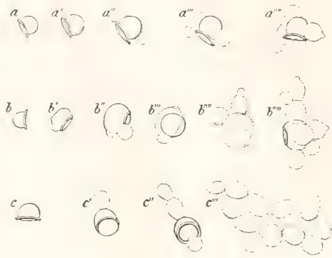


Fig. 3. Keimung der Sporen von Willia anomala Hansen in Bierwürze. a—a'''' bei 28° C, b—b'''' und c—c''' bei 23° C, a eine Spore mit der Grundfläche nach links gekehrt, a' dieselbe nach 7, a'' nach 12, a''' nach 15 und a'''' nach 20 Stunden; b eine Spore mit der Grundfläche nach rechts gekehrt, b' bis b'''', dieselbe nach 10, 21, 24, 25, 27 Stunden: in b'''' ist die Stellung der Spore eine andere wie in den vorhergehenden Abbildungen; c eine Spore, deren Grundfläche nach unten gekehrt ist; c', c'', c''' dieselbe nach 8, 10, 21 Stunden. Vergrößerung 1000:1. Nach E. Ch. Hansen.

2. Schizosaccharomyceten, Spalthefen, von den Sproßhefen, wie der Name besagt, dadurch unterschieden, daß die vegetativen Zellen sich nicht durch Sprossung, sondern durch Querteilung und nachherige, von außen nach innen fortschreitende Spaltung der Querwand vermehren.

Bei den Angehörigen der augenscheinlich besonders in den Tropen und Subtropen entwickelten Gattung Schizosaccharomyces Lindner entsteht der Askus in der Regel infolge vorhergegangener Kopulation von zwei Zellen (Bd. VII, S. 897, Fig. 33), ohne daß allerdings Parthenogenese ausgeschlossen wäre.

Arten sind: Schizosaccharomyces pombe Lindner (in Pombe, Hirsebier der afrikanischen Neger, gefunden), Schizosaccharomyces octosporus Beijerinck (auf Rosinen und Korinthen gefunden), Schizosaccharomyces Mellacei Jörgensen (von Greg neben 7 anderen Arten aus Rohrzuckermelasse gezüchtet, die zur Rumbereitung auf Jamaika verwendet wird).

Unter den Torulaceen, die der alkoholischen Gärung fähig sind, sind besonders wichtig die von Rees seinerzeit unter dem

Namen Saccharomyces apiculatus zusammengefaßten Formen, welche in der Zitronengestalt der vegetativen Zellen und in der Art der Vermehrung der Saccharomycetengattung Hansenia gleichen, aber der Sporenbildung unfähig sind. Klöcker hat neuerdings von diesem Formenkreis, den er als Gattung Pseudosaccharomyces zusammenfaßt, 16 Arten genauer unterschieden und beschrieben. Sie spielen besonders bei der Obstweinbereitung eine allerdings keineswegs vorteilhafte Rolle. Als Torula faßt Hansen solche saccharomycesähnliche rundliche bis ellipsoidische Hefezellen zusammen, die keine Endosporen bilden und keine typische Schimmelvegetation entwickeln. Auch unter den hierher gehörigen Formen gibt es viele gärkräftige, von denen einzelne, von Hjelte Claußen als Bretannomyces bezeichnete eine Rolle bei der Nachgärung englischer Biere spielen sollen.

4. Natürliches Vorkommen der Gärungsorganismen. Wie E. Chr. Hansen zuerst gezeigt und zahlreiche Forscher bestätigt haben, ist, wenigstens zu gewisser Zeit des Jahres, der Erdboden der natürliche Aufenthaltsort der Hefen. Das gilt sicher für Formen der Gattung Pseudosaccharomyces und von Saccharomyces, die regelmäßig im Boden unter Beerensträuchern, Obstbäumen u. dgl. gefunden werden. Erst wenn und in demselben Grade wie im Laufe des Sommers die zuckerhaltigen Früchte der Reife sich nähern, findet man auch auf ihnen Hefen, die durch den Wind sowie durch bodenbewohnende Insekten dahin gebracht werden. Bei der Verbreitung von Frucht zu Frucht sind insbesondere die fruchtbesuchenden Insekten, vor allem die Wespen, tätig. Wo an der Frucht Verletzungen vorhanden sind, finden die Hefen im austretenden süßen Saft Gelegenheit zu lebhafter Vermehrungs- und Gärungstätigkeit. Mit abfallenden Beeren kehren sie, soweit sie nicht schon vom Regen herabgespült worden sind, wieder zum Boden zurück, wo sie bis zur nächstjährigen Fruchtreife verbleiben. Ob im Boden häufiger eine lebhaftere Vermehrung der Hefen eintritt, ist unbekannt. Sekundäre Brutstätten der Hefen sind u. a. der zuckerhaltige Wundsaft von Pflanzen (Baumflüsse), der Honigtau (das süße Sekret der Pflanzenläuse), auch die Nektarien der Blüten, wohin die Organismen durch den Zufall, wie auf die süßen Früchte, gelangen.

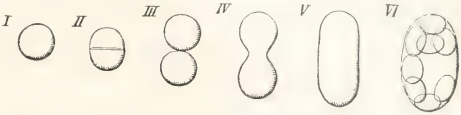


Fig. 4. Schizosaccharomyces octosporus Beijerinck. Entstehung des Askus. I eine Zelle kurz vor der Bildung der Querwand, II, III, IV, V, VI dieselbe nach 1, 3, 6, 10, 17 Stunden. Vergrößerung 1000:1. Nach Schiönning.

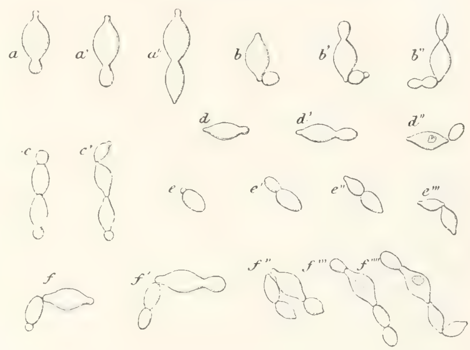


Fig. 5. Zellen von Pseudosaccharomyces sp. In Sprossung begriffen: a eine Zelle, die um 10½ Uhr von ihrem Ende zu sprossen angefangen hat, a′ und a″ dieselbe Zelle nach 1½ und 3¼ Stunden; b bis b″ eine ähnliche Entwickelungsreihe, in der der Sproß sich aber an dem nach oben gekehrten Ende der Mutterzelle entwickelt, während am entgegengesetzten Ende bereits zu Beginn der Beobachtung (b) ein Sproß abgeschnürt war, dessen fortgesetzte Entwickelung in b′ und b″ ersichtlich ist; b′ nach 2, b″ nach 3 Stunden gezeichnet; b″ zeigt die Zellen in anderer Lage als b und b′; c′ dieselbe Zellreihe wie c, nur ¾ Stunde später gezeichnet, alle Zellen von Zitronenform, die unterste indessen im optischen Querschnitt gesehen; d um 2½ Uhr, d′ um 3¼ Uhr, d″ um 3¾ Uhr; e um 10¾, e′ um 12, e″ um 12¾, e‴ um 1 Uhr; f um 2½, f′ um 3¼, f″ um 4, f‴ um 5, f⁗ um 5½ Uhr, f‴ und f⁗ nur das weitere Schicksal des rechten Zellenpaares von f″ zeigend. Vergrößerung ca. 950:1. Nach E. Chr. Hansen.

5. Substrat und Produkte der alkoholischen Gärung. Bei Sauerstoffzutritt sind die Hefen in bezug auf die Kohlenstoffquelle verhältnismäßig anspruchslos. Zahlreiche organische Stoffe der verschiedensten Art, insbesondere auch die verschiedensten Kohlehydrate, können als Ernährungs- und Atmungsmaterial dienen. Dagegen sind, soweit bis jetzt bekannt, der Alkoholgärung nur fähig solche Zuckerarten, bei denen die Zahl der Kohlenstoffatome in der Molekel

drei oder ein Vielfaches von drei ist, also Triosen, Hexosen, Nonosen, und Polysaccharide, soweit sie als Spaltungsprodukte Triosen, Hexosen, Nonosen ergeben. Pentosen (auch die Methylpentosen) sind also nicht vergärbar, und auch von den Hexosen sind es nur die — in der Natur allerdings verbreitetsten — drei rechtsdrehenden Aldohexosen : d-Glukose (Dextrose), d-Mannose und d-Galaktose, sowie die (linksdrehende) Ketohexose d-Fruktose (Lävulose). Von ihnen ist die d-Glukose wohl für alle Hefen vergärbar. Die d-Fruktose und besonders die d-Mannose werden von manchen Hefen nicht so leicht angegriffen oder sogar verschont, und die meisten Schwierigkeiten macht die d-Galaktose. Für einige Hefen ist sie ganz unvergärbar, während andere einer gewissen Anpassungszeit bedürfen. Die Vergärbarkeit der Polysaccharide, soweit sie gärfähige Hexosen als Spaltungsprodukte liefern, hängt davon ab, ob die Hefe zur Spaltung befähigt ist. Die meisten Saccharomycesarten vermögen Rohrzucker und Maltose zu vergären, weil sie Invertase und Maltase, die entsprechenden spaltenden Enzyme, bilden. Soweit die Befähigung dazu den Hefearten fehlt, fehlt auch die Fähigkeit, die entsprechenden Polysaccharide zu vergären. So vermögen manche Pseudosaccharomycesformen sowie Schizosaccharomyces octosporus nur Maltose (in 2 Moleküle d-Glukose) zu spalten und dementsprechend zu vergären, während z. B. Saccharomycodes Ludwigii nur den Rohrzucker (Spaltungsprodukte: d-Glukose und d-Fruktose) anzugreifen vermag. Ziemlich beschränkt ist die Zahl der Hefen, die Milchzucker (Laktose) in seine Komponenten (d-Glukose und d-Galaktose) zu spalten und dementsprechend zu vergären vermag. Die Stärke zu spalten und zu vergären, vermag keine der bisher bekannten Hefen; wohl aber werden die Spaltungsprodukte der Stärke vergoren, wenn neben Hefe solche Pilze auf die Stärke einwirken, welche Stärke verzuckern (Mucoraceen, Aspergillus). Von solchen Sym- bezw. Metabiosen wird in der Technik der Gärungsgewerbe Gebrauch gemacht (vgl. unten im praktischen Teil).

Wie H. Pringsheim gezeigt hat, ist neben der Gegenwart einer geeigneten Zuckerart auch die einer geeigneten Stickstoffquelle Vorbedingung der Gärtätigkeit der Hefe. Geeignet zur Unterhaltung der Gärung sind Ammoniak, Aminosäuren und Pepton, während andere Stickstoffverbindungen vielfach wohl das Wachstum der Hefe, aber nicht die Gärung zu unterhalten vermögen. Dagegen ist, wie schon erwähnt, Mangel an freiem Sauerstoff nicht Vorbedingung der Gärtätigkeit, die im Gegenteil durch Sauerstoffzufuhr gefördert wird, vielleicht allerdings nur mittelbar und dadurch, daß der Sauerstoff unmittelbar die Vermehrung der Hefe fördert, die Gärtätigkeit der Einzelzelle aber herabsetzt, wobei sich eine Erhöhung der Gärtätigkeit als Folge dieser beiden antagonistischen Wirkungen ergibt.

Das Verhältnis der beiden wesentlichen Produkte der alkoholischen Gärung, des Kohlendioxyds und des Aethylalkohols, entspricht der Gleichung:

$$C_6H_{12}O_6 = 2C_2H_6O + 2CO_2$$

Es entstehen also auf 100 Gewichtsteile Aethylalkohol etwas über 95 Gewichtsteile Kohlendioxyd. Dabei wird keineswegs sämtlicher verschwindender Zucker in dieser Weise gespalten: Ein allerdings nur kleiner Teil, ca. 5%, wird vielmehr für das Wachstum der Hefe und mittelbar zur Bildung von Nebenprodukten der alkoholischen Gärung verbraucht.

Unter diesen sogenannten Nebenprodukten ist das wichtigste das Glycerin. Woraus und wie das Glycerin entsteht, ist ganz unbekannt; es handelt sich um ein Stoffwechselprodukt der Hefe, das unabhängig von der Alkoholbildung in wechselnden Mengen entsteht, je nach den mehr oder minder günstigen Ernährungs- und Wachstumsbedingungen, die während der Gärung herrschen. Je günstiger diese sind, um so mehr Glycerin wird gebildet und umgekehrt. Auch von der Art der Hefe ist die Menge des gebildeten Glycerins abhängig. Laborde fand bei Gärversuchen mit verschiedenen Hefen auf 100 g vergorenen Zucker 2,5 bis 7,75 g Glycerin gebildet. Ganz besonders niedrige Glycerinproduktion beobachteten Seifert und Haid bei Umgärung von Wein (Gärung in alkoholreicher nährstoffarmer Lösung). Stets, aber in noch weit geringerer, übrigens auch sehr schwankender Menge, entsteht Bernsteinsäure (rund 0,5 g auf 100 g Zucker). Ehrlich hat gezeigt, daß die Bernsteinsäure aus Glutaminsäure durch gärende Hefe gebildet wird. Da Glutaminsäure als Abbauprodukt von Eiweißstoffen in natürlichen gärenden Flüssigkeiten kaum fehlen und, wo sie ursprünglich nicht vorhanden war, aus absterbenden Hefezellen nachträglich in die Gärflüssigkeit hineingelangen dürfte, so wird hierauf die Bildung der Bernsteinsäure überhaupt zurückgeführt werden dürfen. Damit gehört sie in dieselbe Reihe von Gärungsprodukten wie die später zu behandelnden Fuselöle (vgl. Abschnitt 8).

6. Mechanismus der alkoholischen Gärung. Den weitaus wichtigsten Fortschritt auf dem Gebiet unser Kenntnis vom Gärungsvorgang bedeutete es, als es Ed. Buchner 1897 gelang, seine Unabhängigkeit von der Fortdauer des Lebens der Hefe-

zelle zweifellos festzustellen, den Gärungsvorgang vom Leben zu trennen. Er beobachtete, daß auch in einem durch Zerreiben der Hefe und nachheriges Pressen unter hohem Druck gewonnenen Hefepreßsaft zugesetzter Zucker unter Bildung von Aethylalkohol und Kohlendioxyd in dem charakteristischen Verhältnis gespalten wird, daß der Saft aber durch Kochen diese Fähigkeit verliert. Wenig später zeigte Albert, daß auch durch Aether oder Aceton abgetötete und dann rasch getrocknete Hefezellen (Dauerhefe) dasselbe leisten, und neuerdings hat Lebedew auch durch Mazerieren der bei relativ niederer Temperatur getrockneten und abgetöteten Hefe im Brutschrank gärkräftige klare Hefeextrakte erhalten. Buchner zog aus seinen Versuchsergebnissen den Schluß, daß, wie schon Traube 1858 vermutete, ein Enzym (oder eine Enzymgruppe) die Spaltung des Zuckers in Alkohol und Kohlendioxyd hervorruft. Er nannte den thermolabilen Katalysator dieser Spaltung Zymase, während andere von Alkoholase sprechen.

Die Zymase unterscheidet sich auch in ihrer Wirksamkeit in vielfacher Beziehung von der lebenden Hefezelle. Sie vergärt noch bei Zuckerkonzentrationen, bei denen die Gärtätigkeit der lebenden Hefe längst sistiert ist, und wird auch durch manche Antiseptika, welche die Gärtätigkeit der Hefezelle stören, nicht beeinträchtigt. Wahrscheinlich liegt auch das Wärmeoptimum der Wirksamkeit der Zymase wesentlich höher als das der Hefe selbst.

Neben der Zymase fand schon Buchner im Preßsaft — und was für diesen gilt, gilt auch für die anderen gärkräftigen Präparate aus Hefe — andere Enzyme, von denen zum Teil schon im vorhergehenden gelegentlich die Rede gewesen ist (Invertase, Maltase). Ein proteolytisches Enzym ist die Ursache davon, daß die Gärkraft der Auszüge und Preßsäfte allmählich zurückgeht. Schon länger bekannt ist das Vorhandensein eines reduzierenden thermolabilen Körpers (reduzierenden Enzyms) und einer Katalase (wasserstoffsuperoxydspaltenden Enzyms) in der Hefe. Der Reduktase spricht Palladin eine wesentliche Bedeutung beim Gärungsvorgang zu. Auch das von Neuberg entdeckte Vermögen der Hefe, aus vielen α-Ketosäuren, z. B. Brenztraubensäure, Oxalessigsäure u. a., CO_2 abzuspalten, bleibt der unter Schonung der Enzyme getöteten Hefe (Dauerhefe) erhalten. Die Gärung der Ketosäuren scheint ebenfalls auf ein Enzym, das Neuberg Karboxylase nennt, zurückgeführt werden zu müssen. Es wird die Brenztraubensäure in Kohlendioxyd und Acetaldehyd gespalten:

$$CH_3 . CO . CO_2H = CO_2 + CH_3COH.$$

Eigenartig ist, daß die Gärkraft von Hefepreßsaft durch Zusatz vorher aufgekochten Preßsaftes vielfach gesteigert wird. Unwirksam gewordener Preßsaft läßt sich so oft wieder wirksam machen. Es wurde daher im gekochten Preßsaft ein kochfestes „Koenzym" angenommen, das die Zymase aktiviere. In Wirklichkeit dürfte es sich um eine Wirkung der im Kochsaft gelösten Phosphorsäureverbindungen handeln. Untersuchungen von Harden und Young, die später vielfach bestätigt wurden, zeigten nämlich, daß die Gärkraft von Preßsäften durch Zusatz von gelösten Phosphaten sich ganz wesentlich steigern läßt, und es wurde in Verfolg dieser Entdeckung wahrscheinlich gemacht, daß einer der ersten Vorgänge bei der Vergärung die Bildung eines Phosphorsäureesters des Zuckers oder (Euler) eines ersten Umwandlungsproduktes des Zuckers ist, und daß erst dieser Ester weiter zerfällt. Dagegen sprechen Lebedew und Griaznoff der Hexosephosphatbildung nur die Rolle eines regulierenden Faktors zu. Die Esterbildung soll ebenfalls enzymatischer Natur sein (durch das Enzym Phosphatase bewirkt werden). Euler und Fodor fanden außer einer Hexosediphosphorsäure noch eine Trioxphosphorsäure. Indessen sind die Vorgänge auch bei der zellfreien Gärung im einzelnen noch gänzlich dunkel, die Ansichten der Forscher gehen dementsprechend weit auseinander.

Der ursprünglichen Buchnerschen Ansicht, nach der die Alkoholbildung aus Glukose über die Bildung von Milchsäure als Zwischenprodukt erfolgen sollte, steht die Schwierigkeit entgegen, daß, wie Slator zeigte und Buchner und Meisenheimer bestätigten, Milchsäure von Hefe überhaupt nicht vergoren wird. Damit würde auch Wohls Theorie fallen, der als Zwischenprodukte zwischen Zucker und Milchsäure Methylglyoxal und Glycerinaldehyd annimmt, welch letzterer sich zu Methylglyoxal umlagern soll, und ebenso die Anschauung Schades, soweit nach ihr das Zwischenprodukt Milchsäure in Acetaldehyd und Ameisensäure zerfallen und diese sich zu Alkohol und Kohlensäure umlagern sollen.

Die Annahme eines primären Zuckerzerfalls in Acetaldehyd und Ameisensäure mit nachfolgender Reaktion beider Körper aufeinander

$$CH_3COH + HCO_2H \rightarrow CH_3 . CH_2OH + CO_2$$

stehen insofern Bedenken nicht entgegen, als beide Zwischenprodukte bei der Gärung mehrfach gefunden worden sind. Allerdings waren auch die bei Franzens und Steppuhns Versuchen gebildeten Mengen von Ameisensäure so gering, daß man sie mindestens ebensowohl als Nebenprodukte des

Hefestoffwechsels wie als Durchgangsprodukte der Alkoholgärung aufzufassen berechtigt ist. Dagegen beobachtete Kostytschew bei Zusatz geringer Mengen Zinkchlorid zu zellfreien Gärungen Hemmung der CO_2-Bildung und gleichzeitig Bildung beträchtlicherer Mengen von Acetaldehyd als sonst, während allerdings nur Spuren von Ameisensäure gefunden wurden.

Ob Lebedews komplizierte Theorie, nach der die gärfähigen Hexosen primär in unmittelbar gärfähigen Glycerinaldehyd und in nicht vergärbares Dioxyaceton zerfallen sollen, sich behaupten wird, wird abzuwarten sein. Das Dioxyaceton soll sich mit sekundären Phosphaten zu Hexosediphosphat verbinden, das seinerseits wieder in Hexose und Phosphat zerfällt, so daß die Spaltung der Hexose immer weiter gehen könnte. Slator leugnet die Möglichkeit, daß das außerordentlich langsam gärende Dioxyaceton ein Zwischenprodukt der alkoholischen Gärung sein könnte. Nach Buchner und Meisenheimer wird Dioxyaceton indessen freilich nicht von lebender Hefe, wohl aber von Hefepreßsaft, dem Kochsaft zugesetzt wurde, weitgehend vergoren. Glyzerinaldehyd, der früher sogar für unvergärbar galt, ist nach ihnen schwach gärfähig. Der Nachweis der beiden Zwischenprodukte ist bis jetzt nicht geliefert worden.

Daß auch außerhalb der Zelle und ohne jedes Zutun von Lebewesen — die Zymase stammt ja immer von Organismen her — Zucker unter Bildung von Alkohol und Kohlensäure zerfallen kann, hat zuerst Duclaux gezeigt. Auch Buchner und Meisenheimer gelang es, den Zerfall von Zucker in Alkohol und Kohlensäure unter Einwirkung des Sonnenlichtes bei Gegenwart von Kalilauge zu beobachten.

7. Bedeutung der alkoholischen Gärung für das Leben der Gärungsorganismen. Wie schon früher hervorgehoben, ist die alkoholische Gärung durchaus unentbehrlich auch für die Hefen, wenn der Sauerstoff und damit die Atmung ausgeschlossen ist. Ohne die Möglichkeit der Gärtätigkeit, z. B. wenn man Bierhefe bei Sauerstoffausschluß mit dem für sie unvergärbaren Milchzucker ernährt, stirbt auch die Hefe bald ab. Bei Behinderung der Atmungstätigkeit gewinnt also die Hefe zweifellos die notwendige Betriebsenergie statt durch Veratmung von Zucker in und durch den Gärungsprozeß, bei dem aus dem Zucker neben dem höchstoxydierten Kohlendioxyd ein Körper von geringerer Verbrennungswärme als Zucker (Alkohol) entsteht.

Im Einklang mit den Ergebnissen der quantitativen Untersuchungen über die Atmung hat sich auch für die Gärung ergeben, daß der Betrag des Unterschiedes zwischen den Energieinhalten des Gärmaterials und der Gärungsprodukte ganz oder doch nahezu ganz als Wärme zum Vorschein kommt. Da dieser Unterschied weit geringer ist als das beim normalen Atmungsprozeß in Betracht kommende ganze Energiepotential des Zuckers, so ist es verständlich, daß bei der Gärung weit größere Mengen Zucker in der Zeiteinheit verbraucht werden. Die Gärung ist im Vergleich zur Atmung ein wenig ökonomischer Prozeß. Um so auffallender ist es, daß im Gegensatz zu den meisten Organismen, die der intramolekularen Atmung fähig sind, die Organismen der alkoholischen Gärung bei Gegenwart geeigneter Zuckerarten auch dann noch gären, wenn freier Sauerstoff vorhanden und Atmung somit nicht nur möglich ist, sondern auch stattfindet. Verbunden mit der erworbenen hohen Resistenz gegen Alkohol soll die Gärtätigkeit bei Sauerstoffgenuß nach Wortmanns Ansicht den Hefen den Konkurrenzkampf mit anderen gegen Alkohol empfindlicheren Mikroorganismen erleichtern.

Ob die Sauerstoffatmung völlig durch die Gärung ersetzt werden kann, ist fraglich. Auf die Dauer scheint die Vermehrung der Hefen doch nur bei Zufuhr von freiem Sauerstoff, wenn auch nur in geringen Mengen und zeitweise, möglich zu sein, und vielleicht würde bei völligem Ausschluß von Sauerstoff, wenn ein solcher möglich wäre, überhaupt keine Vermehrung der Hefe eintreten können.

8. Andere Alkoholgärungen. Nach der eingangs gegebenen Begriffsbestimmung fallen solche Gärungen, bei denen Alkohole nur in geringer Menge entstehen, überhaupt nicht unter den Begriff der alkoholischen Gärung. Damit scheiden bei weitem die meisten Bakteriengärungen aus, trotzdem sehr viele Bakterien bei geeigneter Ernährung Körper der Alkoholgruppe als Stoffwechselprodukte erzeugen, vielfach auch Aethylalkohol.

Einige Bakterienarten können allerdings unter bestimmten Ernährungsbedingungen beträchtlichere Mengen von Aethylalkohol bilden. Hier soll indessen nur darauf hingewiesen werden, daß gewisse anaerobiotische Bakterien nach Beijerincks Untersuchungen aus Kohlehydraten große Mengen von Butyl- und Propylalkohol zu bilden vermögen. Man hat diesen im Boden und auch sonst verbreiteten Bakterien früher auch den Gehalt des Brennereialkohols an höheren Alkoholen (Fuselölen) zur Last gelegt, bis Ehrlich und nach ihm H. Pringsheim zeigten, daß die gärende Hefe selbst neben dem Aethylalkohol auch Fuselöle bildet, freilich nicht aus Zucker, sondern aus Aminosäuren, die in dem Gärungsmaterial (Maischen, Melasse u. dgl.) nicht fehlen und

auch bei der Autolyse toter Hefezellen entstehen.

Die Spaltung der Aminosäuren geschieht nach der Formel:

$$R . CHNH_2 . CO_2H \rightarrow RCH_2OH$$

unter Abspaltung von CO_2 und unter Verbrauch des Stickstoffs zur Ernährung der Hefe. Die Hefe ist zu dieser alkoholischen Gärung der Aminosäuren nur bei Zuckergärung befähigt. Es entsteht so aus Glykokoll Methylalkohol, aus Leucin Isoamylalkohol, aus Isoleucin d-Amylalkohol (Fuselöl im engeren Sinne), aus Valin Isobutylalkohol, aus Tyrosin p-Oxyphenyläthylalkohol. Daß auch die Entstehung der Bernsteinsäure auf einen analogen Vorgang zurückzuführen ist, ist bereits im vorhergehenden gesagt worden. Sie entsteht aus Glutaminsäure

$$CO_2H . CH_2CH_2 . CHNH_2 . CO_2H$$

statt der zu erwartenden Oxybuttersäure

$$CO_2H . CH_2CH_2 . CH_2OH$$

durch einen sekundären Oxydationsprozeß:

$$CO_2H . CH_2CH_2 . CO_2H.$$

Entsprechend diesem Ursprung der Fuselöle gelingt es, durch Zusatz von Aminosäuren zur Gärflüssigkeit den Fuselölgehalt der Gärprodukte anzureichern und andererseits durch Zusatz von Ammoniaksalzen, durch die die vorhandenen Aminosäuren gedeckt (vor dem Verbrauch geschützt) werden, den Fuselölgehalt herabzudrücken. Nach Ehrlich dürfte wohl auch die Glycerinbildung bei der Gärung auf ähnliche Vorgänge zurückzuführen sein, eine Ansicht, der allerdings noch entgegensteht, daß Buchner und Meisenheimer bei zellfreier Gärung durch Hefepreßsaft Glycerin entstehen sahen.

Verwandt damit ist die Ueberführung von Aminen in die entsprechenden Alkohole durch Hefen der Gattung Willia und durch Oidium lactis, die nur bei gleichzeitiger Darbietung von Kohlenhydraten oder einer anderen Kohlenstoffquelle stattfindet. So entsteht nach Ehrlich aus Isoamylamin Isoamylalkohol, aus p-Oxyphenyläthylamin p-Oxyphenyläthylalkohol.

Literatur. ***Alb. Klöcker***, *Die Gärungsorganismen in der Theorie und Praxis der Alkoholgärungsgewerbe, 2. Aufl. Stuttgart 1906.* — ***E. Chr. Hansen***, *Theoretische Abhandlungen über Gärungsorganismen; nach seinem Tode herausgegeben von Alb. Klöcker. Jena 1911.* — ***G. Kohl***, *Die Hefepilze, ihre Organisation, Physiologie, Biologie und Systematik sowie ihre Bedeutung als Gärungsorganismen. Leipzig 1908.* — ***A. Guilliermond***, *Les levûres. Paris 1912.* — ***W. Pfeffer***, *Pflanzenphysiologie, Bd. I und II. Leipzig 1897 und 1904.* — ***L. Jost***, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Jena 1908.* — ***Ed. Buchner und M. Hahn***, *Die Zymasegärung. Untersuchungen über den Inhalt der Hefezellen und die biologische Seite des Gärungsproblems. München und Berlin 1903.* — ***Fr. Lafar***, *Handbuch der technischen Mykologie, Bd. 4. Leipzig 1904 ff.*

Die neueste Literatur über den Mechanismus der alkoholischen Gärung usf. findet man größtenteils in den Berichten der Deutschen Chemischen Gesellschaft, in der Biochemischen Zeitschrift und in der Zeitschrift für physiologische Chemie.

Dort sind auch weitere Arbeiten zitiert. Vergleiche auch das Sammelreferat von ***Emmerling*** *über „Die neueren Arbeiten betreffend die Chemie der Alkoholgärung" im mykologischen Centralblatt, 1912, Bd. I, S. 267 ff.*

Einen zusammenfassenden Aufsatz über die Bildung der Fuselöle hat ***Ehrlich*** *in den Landwirtschaftlichen Jahrbüchern, 1909, Bd. 38, Erg.-Bd. 5, S. 289 veröffentlicht.*

J. Behrens.

β) Praktisches.

1. Einleitung. 2. Bier. 3. Bierähnliche Getränke. 4. Brennerei und Preßhefe. 5. Wein. 6. Schaumwein. 7. Obst- und Beerenwein. 8. Palmwein, Pulque. 9. Met, Maltonwein.

1. Einleitung. Die alkoholische Gärung dient in der Praxis zur Herstellung von geistigen Getränken, Spiritus und Hefe. Die Gärtechnik, die dabei Anwendung findet, richtet sich nach den Eigenschaften der Rohstoffe, nach den Betriebseinrichtungen und dem Ziel der Arbeit, woraus sich zahlreiche Besonderheiten in der Gärführung ergeben, die am besten nach den Haupterzeugnissen der Gärung besprochen werden.

2. Bier. Begriffsbestimmung. Bier ist ein kohlensäure- und extrakthaltiges, schwach nachgärendes alkoholisches Getränk, welches durch Gärung aus Cerealien, Hopfen und Wasser bereitet wird.

Herstellung von Malz und Würze. Der wichtigste Rohstoff in der Brauerei ist die Gerste und zwar Sommergerste der zweizeiligen Varietäten von Hordeum distichum nutans und H. distichum erectum. Zur Herstellung gewisser obergäriger Biere verwendet man Weizen. Andere Ersatzmittel für Gerste sind Mais, Reis, Hirse, Hafer, Rohrzucker, Stärkezucker, Maltose und Syrupe, doch ist in Süddeutschland die Verwendung dieser Surrogate für die Zwecke der Bierbrauerei gesetzlich nicht zulässig. In der norddeutschen Brausteuergemeinschaft besteht ein Surrogatverbot nur für die Bereitung von untergärigem Bier. Die Gerste wird in Malz umgewandelt, indem man sie nach dem Putzen und Sortieren einweicht und nach erlangter Quellreife auf der Tenne in Haufen von 30 bis 50 cm Höhe unter öfterem Umwenden und Dünnerlegen (Tennenmälzerei) oder in Keimkästen oder Keimtrommeln unter

Zuführung eines mit Feuchtigkeit gesättigten Luftstromes (Kastenmälzerei nach Saladin, Trommelmälzerei nach Galland) bei einer Temperatur von höchstens 17 bis 18° C zur Keimung bringt. Das hierbei erhaltene Grünmalz wird auf dem Schwelkboden oder der Schwelkhorde so weit getrocknet, daß die Keimung zum Stillstand kommt. Durch allmähliches Erhitzen bis auf 100° C und darüber auf Darren (Rauchdarren oder Luftdarren) wird das Luft- oder Schwelkmalz weiter zu Darrmalz verarbeitet. Für dunkelgefärbte Biere (Kulmbacher, Patzenhofer) wird in Rösttrommeln bei 170 bis 200° C noch ein sogenanntes Farbmalz hergestellt.

Der wichtigste Vorgang bei der Malzbereitung ist die Bildung von Diastase, die vom Aufsaugeepithel des Embryos ausgeschieden wird (Sekretionsdiastase). Neben diesem Enzym entsteht im Keimling noch eine Cytase, die auf die Wände der Endospermzellen lösend einwirkt und die Zerreiblichkeit des Mehlkörpers, vom Brauer „Auflösung" genannt, herbeiführen soll. Nach F. Weis sind im Malz außerdem zwei proteolytische Enzyme vorhanden, eine Peptase, welche die Eiweißkörper in Albumosen umwandelt, und eine Tryptase, die weitergehende Spaltungen hervorruft. Durch die Sekretionsdiastase wird die Stärke des Endosperms zum Teil in Maltose umgewandelt, was sich durch die Korrosion der Stärkekörner deutlich bemerkbar macht. Die proteolytischen Enzyme bauen die Eiweißstoffe des Endosperms zu löslichen Proteosen (Albumosen) und weiter zu Amiden ab. Der Fettgehalt der Gerste vermindert sich bei der Keimung um 20 bis 30%, während die Zellulosemenge durch Bildung des Blatt- und Wurzelkeimes um etwa 1,5% zunimmt.

Darren. Das Darren führt zu sehr verwickelten chemischen Umsetzungen, die vorzugsweise die Kohlehydrate und die Eiweißstoffe des Malzkornes betreffen und zum Teil durch enzymatische Vorgänge bedingt sind. Je nach der Art des Darrens sind die eintretenden Veränderungen verschieden, haben aber stets eine Verminderung des Gehaltes an löslichen Eiweißstoffen und Ammonsalzen sowie eine Zunahme der Peptone und Amidosäuren zur Folge. Aus den Kohlehydraten entstehen beim Darren durch die Tätigkeit der Enzyme geringere oder größere Mengen von direkt reduzierendem Zucker. Bei hohem Wassergehalt des Malzes und langsamer Trocknung können die aus Hemizellulosen bestehenden Membranen der Endospermzellen ebenfalls durch Enzyme angegriffen und in eine gummöse Substanz umgewandelt werden. Diese breitet sich dann mit dem peptonisierten Eiweiß im Malzkorn aus und erfüllt es mit einer glasigen Masse (Hart- oder Glasmalz). Die Enzyme werden durch das Darren so geschwächt, daß die diastatische Kraft des Malzes auf $^4/_5$ bis $^1/_6$ von der des Grünmalzes herabsinkt. Sehr wesentlich für die Beschaffenheit des Bieres ist die bei Temperaturen über 75° C vor sich gehende Bildung des Malzaromas und der Malzfarbstoffe. Das fertige Darrmalz muß in Malzputzmaschinen von den anhaftenden Wurzelkeimen befreit werden, weil diese Teile einen Bitterstoff enthalten, der den Geschmack des Bieres benachteiligen würde. Vor der Verwendung in der Brauerei läßt man das Malz noch mindestens 6 bis 8 Wochen lagern, wobei es Wasser aufnimmt und nicht näher bekannte Veränderungen erleidet.

Maischen. Für die Herstellung der Würze wird das Malz in Schrotmühlen zerkleinert und dann im Sudhause eingemaischt und verzuckert. Dabei entstehen aus der Stärke durch die Einwirkung der Diastase Maltose, Isomaltose und Amylo-, Erythro- und Achroodextrine, erstere in ihrer Molekulargröße der Stärke, letztere der Maltose am nächsten stehend. Die Eiweißstoffe erfahren während dieser Vorgänge durch die proteolytischen Enzyme eine weitergehende Spaltung zu Albumosen, Peptonen und Amiden. Die geschilderten enzymatischen Vorgänge müssen so geleitet werden, daß die aus der Stärke hervorgehenden löslichen Dextrine, auf deren Anwesenheit die Vollmundigkeit des Bieres beruht, zum größeren Teil erhalten bleiben. Zu diesem Zweck muß die Diastase durch höhere Temperatur rechtzeitig unwirksam gemacht werden. In der Praxis versucht man dieses Ziel auf verschiedene Weise zu erreichen. Bei dem Koch- oder Dekoktionsverfahren, wie es in norddeutschen, bayerischen und Wiener Brauereien in Gebrauch ist, wird das Malz in kaltem Wasser eingeteigt und die erhaltene Maische in der Weise auf die Abmaischtemperatur von 75° C gebracht, daß wiederholt Teile der gesamten Maische in der Maischpfanne zum Kochen gebracht und dann wieder in den Maischbottich zurückgepumpt werden. Dabei hält sich die Maische aber zu lange auf 30—40° C, d. h. auf der Temperatur, bei der die proteolytischen Enzyme am wirksamsten sind. Infolgedessen nimmt die Würze sehr viel Eiweißabbauprodukte auf, was für die Gärung kein Vorteil ist, weil sich die Hefen in Würzen von zu hohem Stickstoffgehalt weniger gut vermehren und absetzen. Auch liefern solche Würzen Biere von geringer Haltbarkeit und rauhem Geschmack. Das Springmaischverfahren von Windisch, bei dem kein Teil der Maische einer unzweckmäßigen

Temperatur ausgesetzt wird, sucht diese Mängel zu vermeiden. Man maischt bei 37° C ein und läßt die Maische dann in Wasser von 75—100° C „einspringen“, bis eine Mischung von 73° C erreicht ist. Darauf läßt man den Rest der Bottichmaische allmählich zufließen, führt aber der Maischpfanne gleichzeitig so viel Wärme zu, daß die Temperatur nicht unter 73° C heruntergeht. In England, Schottland und Belgien ist das Infusions- oder Aufgußverfahren in Gebrauch. Bei der „aufwärts maischenden Infusion“ wird das Malzschrot in kaltem Wasser eingeteigt, durch Dampf oder Zufluß von heißem Wasser auf 65—70° C gebracht und 1 bis 1½ Stunden bei dieser Temperatur stehen gelassen. Bei der „abwärts maischenden Infusion“ trägt man das Malzschrot in Wasser von etwa 77° C ein, läßt dann die Temperatur bis auf 70° C sinken und erhält die letztere 1 Stunde oder länger.

Nach Beendigung des Maischprozesses gelangt die Maische in den Läuterbottich, wo sich die Treber, d. h. die Hülsen des Malzes, ausgeschiedene Eiweißstoffe und andere nicht gelöste Substanzen absetzen. Die über ihnen stehende Würze wird nach der Klärung (Brechen) durch einen am Boden des Bottichs angebrachten Ablauf abgezogen (Abläutern), worauf durch das sogenannte Anschwänzen, d. h. durch Auswaschen der Treber mit Wasser von mindestens 75° C noch mehrere Nachgußwürzen hergestellt werden, die man entweder mit Vorderwürze vereinigt oder für sich zu einem leichten, billigen Bier (Dünnbier, Scheps) verarbeitet.

Die Würze wird nun in der Würzepfanne unter Zusatz von Hopfen entweder über freiem Feuer (Feuerkochung) oder in Dampfpfannen gekocht, bis sich eine Probe im Schauglase „bricht“, d. h. schnell in dichte Flocken von koaguliertem Eiweiß und eine feurig blanke Flüssigkeitsschicht sondert. Die Kochdauer sowie die Höhe des Hopfenzusatzes sind je nach dem Maischverfahren und der Biersorte verschieden (bei Sommerbieren 1½ bis 2 Stunden, bei stärkeren Bieren 3 bis 4 Stunden). Das Kochen bezweckt die Zerstörung der Diastase, die Sterilisation der Würze und ihre Klärung durch Abscheidung der koagulierbaren Eiweißstoffe. Der Hopfenzusatz begünstigt die Klärung, weil die Eiweißstoffe mit der Hopfengerbsäure unlösliche Verbindungen eingehen. Er trägt ferner zur mechanischen Reinigung und Sterilisation der Würze bei, wie er durch seinen Gehalt an Bitterstoff, Harzen und ätherischem Oel auch das Aroma, den Wohlgeschmack und die Haltbarkeit des Bieres erhöht.

Die gekochte und durch den Hopfenseiher, einen siebartigen Kasten, vom Hopfen getrennte Würze wird möglichst schnell auf die Gärtemperatur, d. h. bei untergärigen Bieren auf etwa 5 bis 6° C, bei obergärigem Bier auf etwa 15° C abgekühlt, wobei Sorge zu tragen ist, daß die Temperaturstufe von 25—30° C, bei der durch Bakterienentwickelung sehr leicht Säuerung eintritt, rasch überschritten wird. Die Würze kommt zu diesem Zweck aufs Kühlschiff, ein großes flaches Gefäß, in dem sie nur wenige Zentimeter hoch steht und anfangs durch Rührvorrichtungen in Bewegung gesetzt wird. Durch Ventilatoren oder Windflügel, die über dem Kühlschiff angebracht sind, sucht man die Abkühlung und Abdunstung noch zu beschleunigen. Die Würze erfährt dabei eine gewisse Konzentration und nimmt zugleich reichlich Sauerstoff auf, der später das Hefenwachstum bei der Gärung außerordentlich begünstigt. Während der Abkühlung scheidet die Würze Eiweiß-Gerbstoffverbindungen und Hopfenreste ab, die beim Leeren des Kühlschiffes in Form des „Kühlgelägers“ sehr viel Würze zurückhalten. Die Wände des Kühlschiffes beschlagen sich beim Gebrauch allmählich mit dem sogenannten Bierstein, einer firnisartigen glänzenden Kruste, die bei eisernen Kühlschiffen nicht beseitigt wird, weil sie die Berührung der Würze mit dem Eisen und dadurch eine Dunkelfärbung der Würze verhindert. In neuerer Zeit kühlt man die Würze auch vielfach auf „Flächenberieselungskühlern“ oder auch in „geschlossenen Kühlern“ unter Zuleitung von steriler Luft, weil sie sich in den Kühlschiffen zu leicht infiziert.

Die Stärke der Bierwürze wird mit dem Saccharometer nach Balling gemessen, dessen Skala angibt, wieviel Gewichtsteile Extrakt in 100 Gewichtsteilen einer Würze von 17,5° C annähernd enthalten sind. Der Extraktgehalt der Würze beträgt durchschnittlich bei

leichten Abzugsbieren	9—10 %
Schank- und Winterbieren	12—13 %
Lager- und Sommerbieren	13—14,5%
Bock-, Salvator-, Doppelbieren	15—20 %
Tafelbier	25 %

Der Extrakt besteht im wesentlichen aus Maltose (50—60%), Dextrinen (15—25%), Rohrzucker (2—4%), Dextrose, Lävulose und Isomaltose (7—9%), Gummi (etwa 0,18%), Stickstoffverbindungen (etwa 3—5,5%), Mineralstoffe (etwa 2%) und Säure (0,6—0,9% als Milchsäure berechnet). Die Zusammensetzung der Würze ist also für die Vermehrung und Gärtätigkeit der Hefe außerordentlich günstig.

Gärung der Würze. Abgesehen von der Herstellung der belgischen Biere Lambic, Faro und Mars wird die Biergärung heute

stets durch Hefenzusatz eingeleitet. Man unterscheidet in der Technik die Untergärung, bei der eine Temperatur von 5 bis 10° C eingehalten wird und die Hefe sich am Boden des Gärbottichs absetzt, von der Obergärung, bei der die Gärtemperatur zwischen 10 und 25° C schwankt und die Hefe sich hauptsächlich an der Oberfläche der gärenden Würze im Schaum ansammelt. Die Untergärung dient zur Herstellung haltbarer, versandfähiger Lagerbiere, während die Obergärung meist leichte, früh trinkbare, jedoch wenig haltbare Biere liefert. Nur in England erzeugt man durch Obergärung auch schwere und haltbare Biere wie Porter und Ale.

Untergärung. Die Untergärung vollzieht sich in den beiden Abschnitten der Hauptgärung und der Nachgärung. Die Hauptgärung fällt zusammen mit der Zeit der stärksten Hefentätigkeit, bei der die Hauptmenge des vorhandenen Zuckers in Alkohol und Kohlensäure gespalten wird. Sie verläuft bei 5—10° C und dauert im allgemeinen 8—10 Tage, bei sehr kalter Gärführung bis 14 Tage. Während der Nachgärung wird auch der übrige Zucker langsam bis auf einen kleinen Rest vergoren, wobei sich die Hefe allmählich zu Boden setzt und Klärung des Bieres eintritt. Untergärige Biere braut man in künstlich gekühlten, tiefliegenden oder in gut isolierten oberirdischen Gärkellern, die sich leicht lüften und reinigen lassen. Als Gärgefäße benutzt man meist Bottiche aus Holz, deren Innenwandungen glasiert oder paraffiniert sind. Sie fassen durchschnittlich 25—30 hl (Kleingärung). In neuerer Zeit stellt man auch Gärbehälter aus Schieferplatten, Eisenbeton, glasemailliertem Stahl, Schmiedeeisen oder Aluminium her und vergrößert ihren Fassungsraum bis auf 100—300 hl, ja vereinzelt sogar bis auf 700—1400 hl (System Dornkaat — Großgärung). Der Vorteil dieser Einrichtung liegt in der Vereinfachung des Betriebes, in der Ersparnis an Arbeitskräften, in der besseren Raumausnutzung sowie in der Verminderung der Infektionsgefahr und des „Schwandes".

Die auf 5—7° C abgekühlte Würze wird im Gärbottich mit Hefe „angestellt". In den größeren Brauereien verwendet man heute ausschließlich Reinzuchthefe, während früher Anstellhefe aus anderen Betrieben benutzt wurde. Man gebraucht zum „Anstellen, Zeug- oder Satzgeben" von 1 hl Würze 0,2 bis 0,6 l dickbreiige Hefe („Zeug"), die man entweder „trocken" oder „naß" gibt. Im ersteren Falle bringt man die Hefe in eine halb mit Würze gefüllte „Zeugschaffel" von 16 bis 18 l Inhalt und vermischt Würze und Hefe innig miteinander. Dann gießt man den Inhalt in eine zweite Schaffel, gibt ihn von da wieder zurück in die erste und wiederholt dieses Umgießen so oft, bis der Inhalt beider Gefäße beinahe überschäumt. Die durch dieses „Aufziehen" gleichmäßig verteilte und gelüftete Hefe wird in den Gärbottich gegossen und darin mit der Würze verrührt. Beim „Naßgeben" oder „Herführen" wird zunächst ein kleiner Teil der Gesamtwürze in einem besonderen Bottich mit der Gesamthefe in Gärung gebracht und dieser Hefeansatz dann auf die einzelnen Gärbottiche verteilt.

Den Verlauf der Gärung sucht man durch möglichst sorgfältige Temperaturführung zu regeln. Die Anfangstemperatur der Würze wird meistens auf 5 bis 7° C gehalten. Die stürmische Gärung führt aber zu einer beträchtlichen Selbsterwärmung, der man durch sorgfältige Kühlung soweit entgegenarbeitet, daß die Höchsttemperatur 9—10,5° C nicht übersteigt. Gegen das Ende der Hauptgärung wird die Würze allmählich wieder heruntergekühlt. In der Praxis unterscheidet man nach den äußeren Erscheinungen der gärenden Würze verschiedene Abschnitte der Hauptgärung. Ungefähr 10—20 Stunden nach der Anstellung macht sich auf der Oberfläche der Würze eine zarte, weiße Schaumdecke bemerkbar, das Bier ist „angekommen". 18—24 Stunden später befindet sich die Gärung im Stadium der „niedrigen Kräusen"; die gärende Würze hat sich mit einem zähen, weißen Schaum von gekräuseltem Aussehen bedeckt. Sie tritt nun in die stürmische Gärung ein; die Schaumberge werden dabei rasch höher und nehmen ein bräunliches Aussehen an, das Bier befindet sich im Stadium der „hohen Kräusen". Die Gärung wird darauf wieder schwächer, die Kräusen fallen zurück und die Hefen beginnen sich abzusetzen. Die Hefezellen ballen sich zusammen, es kommt zum „Bruch" und das Bier wird „schlauchreif".

Das Jungbier wird aus dem Gärbottich durch natürliches Gefälle oder durch Pumpen aufs Lagerfaß in den Lagerkeller gebracht, wo es bei einer Temperatur von 0 bis 1° C kürzere oder längere Zeit lagert und die Nachgärung durchmacht. Die Lagerfässer fassen in der Regel 10 bis 100 hl, werden neuerdings aber zuweilen durch große Behälter aus emailliertem Eisen ersetzt. In der ersten Zeit der Nachgärung ist die Kohlensäureentwickelung noch so stark, daß aus dem Spundloch der Lagerfässer Schaum heraustritt, — das Bier „käppelt". Da hierbei etwas Bier verloren geht, müssen die Fässer durch Nachfüllen von Bier wieder „spundvoll" gemacht werden. Sobald die Schaumhaube zurücktritt und die Kohlen-

säureentwicklung schwächer wird, verschließt man das gründlich gereinigte Spundloch lose mit dem Spund. Es setzt nun die stille Nachgärung ein, in deren Verlauf der Junggeschmack verschwindet und das Bier genußfähig wird. Einige Zeit vor dem Abzug des Bieres auf die kleineren Versandfässer werden die Lagerfässer fest „gespundet", um den Kohlensäuregehalt des Bieres zu erhöhen. Da hierbei leicht ein sogenanntes „Ueberspunden", d. h. eine übermäßige Sättigung des Bieres mit Kohlensäure erfolgt, versieht man die Lagerfässer in neuerer Zeit einzeln oder zu mehreren mit manometrisch arbeitenden Spundapparaten, die sich auf einen bestimmten Druck einstellen und die überschüssige Kohlensäure entweichen lassen.

Wenn sich die Hefen in den Lagerfässern nicht ordentlich absetzen, klärt man das Bier durch Einlegen von etwa 2 mm dicken Klärspänen aus Haselnuß- oder Buchenholz, die ähnlich wie Schwämme und Klärsteine die trübenden Stoffe rein mechanisch aufnehmen. Vor dem Gebrauch müssen sie gründlich ausgedämpft und gewaschen werden. Die Klärung wird häufig noch durch eine Filtration unterstützt, wozu sehr verschiedene Apparate benutzt werden, unter denen das sogenannte Enzingerfilter das bekannteste ist. Durch diese Behandlung wird allerdings die Vollmundigkeit des Bieres wegen der Beseitigung der kolloidalen Eiweiß- und Gummikörper etwas beeinträchtigt, auch kann das Bier dadurch an Haltbarkeit verlieren, weil die Bakterien und die kleinzelligen wilden Hefen die Filtermasse leichter durchdringen als die Kulturhefen.

Um den Verlauf der Gärung beurteilen zu können, bestimmt man nach der Hauptgärung die Attenuation oder den Vergärungsgrad des Bieres. Er wird durch eine Zahl ausgedrückt, die in Prozenten angibt, um wieviel der Extrakt der Würze während der Gärung abgenommen hat. Die Berechnung erfolgt nach der Formel:

$$V = 100.\ \frac{E-e}{E},$$

wobei V den Vergärungsgrad, E den ursprünglichen Extraktgehalt der Würze (in Graden Balling) und e den Extraktrest des Jungbieres bezeichnet. Je nachdem man für e den wirklichen oder den aus der Saccharometeranzeige im Jungbier ermittelten scheinbaren Extraktrest einsetzt, unterscheidet man den wirklichen oder den scheinbaren Vergärungsgrad. In der Praxis rechnet man in der Regel nach dem scheinbaren Vergärungsgrad. Als normale Vergärung wird angesehen

	Scheinbare Gärkeller- Vergärung	Scheinbare Lagerkeller- Vergärung
bei bayerischem dunklem Bier	52—55	50—62%
„ Wiener Bier	55—60	65—68%
„ böhmischem Bier	58—62	72—75%

Der Vergärungsgrad ist abhängig von der Zusammensetzung der Würze und den Vegetationsbedingungen der Hefen. In erster Linie richtet er sich nach der Menge der vorhandenen Kohlehydrate, daneben auch nach der Menge und Beschaffenheit der in der Würze enthaltenen Stickstoffverbindungen und Mineralstoffe. Maßgebend für die Höhe des Vergärungsgrades sind ferner die Rasse, die Aussaatmenge und der physiologische Zustand der Hefen sowie die Gärtemperatur und der Sauerstoffgehalt der Würze. Um die Haltbarkeit des Bieres nach Möglichkeit zu erhöhen, wird die Gärung bei der Herstellung der meisten Biere, insbesondere der Flaschenbiere, so geleitet, daß der Vergärungsgrad beim Ausstoßen des Bieres dem Endvergärungsgrad möglichst nahe kommt, d. h. daß zurzeit der Abfüllung fast der gesamte vergärbare Extrakt vergoren ist. Nur bei gewissen Spezialbieren, die rasch zum Ausschank kommen, wie beim Bock und Salvator, wird die Vergärung nicht so weit getrieben.

Obergärung. Auch bei der Obergärung unterscheidet man Haupt- und Nachgärung. Da die Hauptgärung bei 10 bis 25° C verläuft, ist der Brauprozeß in der Regel weit schneller beendet als bei der Untergärung. Zur Vergärung der Würze dienen offene Bottiche oder Fässer. Die Würze, die meist nur 10 bis 12% Ball. zeigt, wird in derselben Weise wie bei der Untergärung durch „Trockengeben" oder „Herführen" mit Hefe angestellt, wozu schon 0,2 bis 0,6 l Hefebrei auf 1 hl Würze genügen. Die verwendeten Hefen sind durchgehends Oberhefen, die sich dadurch auszeichnen, daß sie meist verzweigte, fest zusammenhaltende Sproßverbände bilden und sich im Schaum ansammeln. Die „Stellhefe" der obergärigen Weißbierbrauereien ist ein Gemisch von Hefen und Milchsäurebakterien (für Berliner Weißbier im Verhältnis von 4 : 1 bis 6 : 1). Durch die von den Bakterien gebildete Milchsäure erhalten die Biere den eigenartig säuerlichen Geschmack, der für sie bezeichnend ist.

Bei der Bottichgärung zeigt sich die

Tätigkeit der Hefe äußerlich zuerst an dem „Hopfentrieb", durch den harzhaltige Trubstoffe an die Oberfläche steigen. Sobald diese „Trubkräusen" zurückfallen, stellt sich der „Hefentrieb" ein, der die Hefe zuerst als trüben, zähen Schaum, später als feste Decke an die Oberfläche emporhebt. Meist schon nach $2^1/_2$ Tagen ist die Hauptgärung beendet. Man entfernt nun die Oberhefe mit einer flachen Schaufel und zieht das Bier zur Nachgärung aus dem Bottich ab. Bei der Faßgärung wird die Würze in einem Sammelbottich mit Hefe angestellt und darauf in Fässer abgezogen, die so weit gefüllt werden, daß bei der Gärung der entstehende Schaum mit der Hefe durch das Spundloch ausgestoßen wird. Die dabei mit ausfließende Würze gibt man wieder ins Faß zurück.

Bei der Nachgärung wird das obergärige Bier in einigen Fällen, so z. B. bei der Herstellung von „Bitterbier" am Niederrhein und von „Altbier" in Westfalen, in ganz ähnlicher Weise behandelt wie das untergärige. In anderen Fällen wird das obergärige Bier sofort nach der Hauptgärung auf Fässer oder Flaschen abgezogen und unter Druck sich selbst überlassen, wodurch es schon in 2 bis 3 Tagen genußreif wird.

Biersorten. Man unterscheidet helle und dunkle Biere, ferner leichte, für schnellen Verbrauch bestimmte Schenk- oder Winterbiere und schwerere Lager- oder Sommerbiere. Stark gehopfte Biere werden im Gegensatz zu den schwach gehopften Süßbieren als Bitterbiere bezeichnet. Doppelbiere (Salvator, Bock, Märzen) werden aus extraktreichen Würzen meist nur in gewissen Zeiten gebraut und schnell zum Ausschank gebracht.

Bei den obergärigen Bieren unterscheidet man: 1. Einfachbiere, meist mehr oder minder dunkel gefärbte, schwach gehopfte und ganz leicht eingebraute Biere, die entweder aus Stammwürzen von 5 bis 7% oder auch 10 bis 12% B. (Süßbiere) unter Verwendung von Weizen- oder Gerstenmalz hergestellt werden. 2. Säuerlichsüße Biere (Berliner Weißbier), die unter Verwendung von Gersten- und Weizenmalz aus hellen, schwach gehopften Stammwürzen von 9 bis 12% B. bereitet werden. 3. Rauchig bittere Biere (Grätzer, Lichtenhainer), die unter Verwendung von schwach geräuchertem Weizenmalz aus hellen, leicht gehopften Stammwürzen von 7 bis 8% B. gebraut werden. 4. Lagerbierähnliche Bitterbiere, goldfarbige, stark gehopfte, durch Spänen und Filtrieren geklärte Biere aus 9-prozentiger Gerstenmalzwürze hergestellt (rheinländisches Bitterbier, westfälisches Altbier). 5. Die englischen Biere Stout und Ale. Als Stout (Porter) bezeichnet man sehr dunkle, schwach gehopfte Biere, die unter Verwendung von hellem und dunklem Malz, Farbmalz, Rohrzucker, Mais und einem gipsfreien, alkalireichen Wasser aus Stammwürzen von 12 bis 28% B. gebraut werden. Das Ale ist ein stark gehopftes Bier von heller Farbe mit oft sehr angenehmem, malzaromatischem Geschmack, das aus hellem, bei hoher Temperatur gedarrtem Malz unter Zusatz von Zucker, Reis und Mais gebraut wird. Die aus Stammwürzen von 11 bis 13% B. bereiteten leichteren Sorten dienen als Schankbiere, die stärker eingebrauten Sorten (aus Stammwürzen von 15 bis 16% B.) als Exportbiere (Pale Ale).

Die belgischen Biere Lambic, Faro und Mars bereitet man unter Verwendung von 60% leichtgedarrtem Gerstenmalz und 40% ungemalztem Weizen in sehr verbesserungsbedürftiger Weise aus Würzen, die man für Lambic auf 15 bis 17%, für Faro auf 10 bis 12%, für Mars auf 8 bis 10% B. einbraut und nach der Gärung einfach in gebrauchte Bier- oder Weinfässer einfüllt. Durch die in den Poren des Faßholzes eingenisteten Hefen, Torulaceen und Bakterien stellt sich in den Würzen früher oder später Gärung ein, die aber so langsam verläuft, daß bis zur Schankreife des Bieres beim Faro gewöhnlich 12 Monate, beim Lambic meist mehr als 2 Jahre vergehen. Die fertigen Biere sind kristallklar und zeichnen sich durch hohen Gehalt an Milchsäure und flüchtiger Säure aus, was auf die Tätigkeit der unter den Gärungserregern reichlich vorhandenen Bakterien zurückzuführen ist.

Kriekenbier oder Kriekenlambic wird in Brüssel in der Weise hergestellt, daß man ein- oder zweijährigen Lambic mit Schwarzkirschen, Himbeeren oder anderem Beerenobst versetzt. Durch den Zucker- und Hefengehalt des Obstes stellt sich in der Masse Gärung ein, die 5 bis 6 Monate dauert. Ist sie beendet, dann wird die klar gewordene rote Flüssigkeit in ein anderes Faß abgezogen, geschönt und nach einigen Tagen auf Flaschen abgefüllt.

Hefereinzucht. Schon Pasteur hat (1876) den Versuch gemacht, die Gärtechnik des Brauereigewerbes durch Fernhaltung der Infektion und Reinigung der Betriebshefen zu verbessern. Seine Bestrebungen haben für die Brauerei aber erst Bedeutung erlangt durch E. Chr. Hansen, dem zuerst die Reinzüchtung von Brauereihefen (1881 bis 1886) gelungen ist. Seine folgenreichste Entdeckung ist durch den Nachweis geführt worden, daß die Bierhefe, wie sie seit altersher in den Brauereien gezüchtet wird, sehr verschiedenwertige Arten und Rassen enthält. Vom praktischen Standpunkte sind darunter zunächst Kulturhefen und wilde Hefen zu unterscheiden. Die Kulturhefen kommen in der Natur nicht vor; sie werden ausschließlich in gärenden Flüssigkeiten weitergezüchtet, während die wilden Hefen vorzugsweise auf der Oberfläche zuckerhaltiger Früchte und im Erdboden leben. Die Kulturhefen umfassen verschiedene, gut charakterisierte Ober- und Unterhefearten, von denen jede selbst wieder in eine größere Menge von Rassen zerfällt, die in ihren physiologischen Eigenschaften und besonders in ihrer Gärtätigkeit voneinander abweichen. In der Praxis unterscheidet man die Hefetypen

Saaz (aus einer Saazer Brauerei) und Frohberg (aus der Brauerei von Frohberg in Grimma), von denen der erstere schwächer vergärende, der letztere stärker vergärende Heferassen umfaßt. Jeder Typus enthält Unter- und Oberhefen, für die man die Bezeichnungen US, OS, UF und OF gebraucht.

Wie Hansen gezeigt hat, lassen sich diese verschiedenen Hefen nur dann voneinander trennen, wenn man Zuchten anlegt, die ihren Ausgangspunkt von einer einzigen Hefezelle nehmen. Es gelingt das mit der von Hansen ausgearbeiteten Einzellkultur oder mit Hilfe der Tröpfchenkultur von Lindner, die beide auf dem Prinzip beruhen, die Entwicklung der Hefezelle zur Kolonie unter dem Mikroskop zu verfolgen. Die auf diesem Wege gewonnenen reinen Hefen bieten der Praxis die Möglichkeit, die Gärung von ihren vielen Zufälligkeiten zu befreien und Gärungserzeugnisse von bestimmten Eigenschaften zu erzielen. Notwendig ist dazu allerdings eine planmäßige Auswahl der Hefearten, um diejenige Hefe zu gewinnen, die sich am besten für die gegebenen Verhältnisse eignet. Daher wählt man zum Ausgangspunkt der Hefereinzucht zweckmäßig eine Hefe, die sich in dem Betrieb, für den die Reinhefe bestimmt ist, bereits bewährt und ein Bier von der Beschaffenheit geliefert hat, wie man es dauernd zu erhalten wünscht. Die gesuchte Hefeart ist in dieser Betriebshefe zur Zeit der Hauptgärung stets in der Ueberzahl vorhanden und deswegen in der Regel leicht zu gewinnen, wenn man aus einer zu Beginn der Hauptgärung entnommenen Hefeprobe eine Anzahl Zellen in der vorher erwähnten Weise isoliert und die daraus erwachsene Zucht vorerst im Laboratorium in Würze und unter Verhältnissen, wie sie im Brauereibetriebe vorliegen, auf ihre Gärungseigenschaften prüft. Diejenigen Rassen, welche die gewünschten Merkmale zu besitzen scheinen, werden dann in Pasteurkolben und schließlich in Kupfergefäßen, die nach dem Prinzip der Pasteurkolben gebaut sind und gewöhnlich 10 l fassen (Karlsberggefäße), so weit vermehrt, daß die gebildete Hefe ausreicht, um 1 hl Würze rasch in Gärung zu versetzen. Mit diesem ersten Hektoliteransatz kann man dann 3 bis 4 hl Würze impfen usf.

Um den Betrieb dauernd mit größeren Mengen frisch gezüchteter Reinhefe versorgen zu können und die wiederholte Neuzüchtung und Herführung der Reinhefen in der eben beschriebenen Weise entbehrlich zu machen, eine Arbeit, die wegen der im Betrieb sich immer wieder einstellenden Infektion von Zeit zu Zeit nötig wäre, benutzt man besondere Hefereinzuchtanlagen, die, einmal mit einer Reinzuchthefe beschickt, jahrelang ununterbrochen arbeiten können. Am bekanntesten ist der Hefereinzuchtapparat von Hansen-Kühle. Er besteht im wesentlichen aus 3 Teilen, einer Luftpumpe mit Luftkessel zur Lüftung der Würze mit keimfreier Luft, dem Würzebehälter, in den die Würze noch kochend heiß eingeleitet wird, um hier gekühlt und gelüftet zu werden und dem Gärungszylinder, der mit einem Rohransatz zur Einführung der Reinzucht und mit Vorrichtungen zum Ablassen der Hefe und der vergorenen Würze versehen ist. Man kann in diesem Apparat Stellhefe für 8 hl Würze herstellen. Der Apparat von Hansen-Kühle hat im Laufe der Zeit eine Reihe von Abänderungen erfahren, die aber zum Teil kaum als Verbesserungen anzusehen sind (Apparate von Lindner, Jörgensen, Berg und Wichmann).

In den Untergärungsbrauereien, die das Hefereinzuchtverfahren eingeführt haben, besteht die Reinhefe immer nur aus einer Hefenart. Mischsaaten von mehreren Reinhefen haben sich als unzweckmäßig erwiesen, weil das Verhältnis zwischen den einzelnen Arten während der Gärung nicht zu beherrschen ist. Bei den Weißbierbrauereien muß als Stellhefe eine Mischung von obergäriger Hefe mit Milchsäurebakterien benutzt werden. Sonst sind aber auch bei den Obergärungsbrauereien Mischsaaten nicht in Gebrauch.

Im Betriebe unterliegt die Reinhefe naturgemäß sehr leicht wieder der Infektion, was der Brauer durch geeignete Arbeitsverfahren nach Möglichkeit zu verhindern sucht. Die Mittel, die zur Reinhaltung der Betriebshefe („natürliche Hefereinzucht“ nach Delbrück) dienen, sind schnelles Arbeiten beim Kühlen und Angären der Würze, Wahl einer geeigneten höheren Gärtemperatur (des passenden Hefeklimas) und sorgfältige Beobachtung des Gärverlaufes.

Völlig gesichert wird der Erfolg des Reinzuchtverfahrens natürlich nur dann, wenn die Reinhefe mit anderen Gärungserregern überhaupt nicht in Wettbewerb treten kann. In dieser Richtung bewegen sich auch die technischen Bestrebungen der neuesten Zeit, wie dies u. a. das von Nathan ausgearbeitete Gärverfahren beweist. Bei diesem Verfahren vollzieht sich die Kühlung der Würze, die Gärung und die Sättigung des Bieres mit Kohlensäure in einem nach den Prinzipien der Reinzuchtapparate gebauten, emaillierten eisernen Gärgefäß (Hansena-Apparat), wobei jede Infektion ausgeschlossen ist. Der Apparat macht die Lagerung und Nachgärung des Bieres entbehrlich und liefert in 10 bis 12 Tagen genußreifes Bier.

3. Bierähnliche Getränke. Aus stärkehaltigen Rohstoffen werden in verschiedenen Ländern alkoholische Getränke hergestellt, die dem Bier mehr oder weniger ähnlich sind. Die Gärtechnik, die zur Bereitung dieser Getränke dient, beruht fast ausnahmslos auf uralten Ueberlieferungen und ist, wie die nachfolgende Zusammenstellung beweist, der Verbesserung dringend bedürftig.

Kwaß. Kwaß, das Volksgetränk der Russen, wird gewonnen durch Vergärung von Würzen, die aus verschiedenen Mehlsorten, Malz, Brot oder aus Mischungen von diesen Stoffen mit oder ohne Zusatz von Zucker oder Obst hergestellt und meist mit Pfefferminze oder anderen Stoffen gewürzt werden. Das Getränk wird meist im Haushalt, in größeren Städten auch fabrikmäßig bereitet; in den russischen Kasernen sind eigene Kwaßköche angestellt, die nach behördlich festgelegten Angaben arbeiten. Die Zahl der Herstellungsvorschriften ist sehr groß. In Helsingfors arbeitet man nach Henrici folgendermaßen: Aus 2 kg Malz und der erforderlichen Menge Wasser stellt man bei gelindem Feuer einen gleichmäßigen Brei her, den man in ein Faß bringt und mit 18 Litern kochenden Wassers verdünnt. Das Gemisch bleibt 24 Stunden stehen, worauf die Flüssigkeit behutsam von dem Bodensatz abgezogen und in einem anderen Gefäß mit 400 g Weizenmehl, 800 g Zucker und 60 bis 100 g Hefe gemischt wird. Nach 12 Stunden zieht man die Flüssigkeit in Flaschen ab, die man gut verkorkt.

An der in der Flüssigkeit eintretenden Gärung sind neben Hefen vorzugsweise Milchsäurebakterien beteiligt, die sich in der erwärmten Würze schon vor dem Hefezusatz stark vermehren. Der fertige Kwaß enthält etwa 0,5 bis 2 Maß-% Alkohol, 5% Extrakt, 0,1 bis 0,5% Milchsäure und 0,1 bis 0,15% flüchtige Säure. Der Säuregehalt nimmt mit dem Alter des Getränks bedeutend zu, besonders in den Fällen, wo man den Kwaß nicht in Flaschen abfüllt, sondern nach und nach aus kleinen Fäßchen abzapft. Unter solchen Verhältnissen siedeln sich Essigbakterien, Kahmpilze und andere Gärungsschädlinge in dem Getränk an und verändern seine Zusammensetzung in weitgehendem Maße.

Bosa. Der Bosa oder Busa ist ein dem Kwaß ähnliches Getränk, das von manchen mohammedanischen Völkerschaften des russischen Reiches sowie in Ungarn im Banate vornehmlich aus Hirse hergestellt wird. In Serbien benutzt man dazu Mais. Man kocht diesen mit etwas Weizenkleie 8 bis 12 Stunden lang in Wasser, treibt ihn dann nach Zusatz von etwas Sauerteig durch ein engmaschiges Sieb und versüßt die Masse schließlich mit Zucker oder Honig. Man erhält so eine trübe Flüssigkeit, die bald in Gärung gerät und ein süßlich-säuerlich schmeckendes Getränk mit einem Alkoholgehalt von etwa 0,7 bis 1,9% liefert.

Braga. Braga ist ein alkoholisches Getränk, das von tatarischen Volksstämmen und den unteren Volksschichten Rumäniens aus Hafermehl, Hirse oder Malz in ganz ähnlicher Weise wie Busa bereitet wird und auch annähernd die gleiche Zusammensetzung zeigt.

Negerbier. In dieselbe Gruppe der gegorenen Getränke gehört das sogenannte Negerbier, das von den Negerstämmen Afrikas aus verschiedenen Hirsearten der Gattungen Sorghum, Penicillaria und Eleusine abgesehen von manchen Besonderheiten im wesentlichen immer so bereitet wird, daß man gekeimte und in der Sonne gedarrte Hirsekörner fein zerstößt, mit Wasser anrührt und den entstandenen Brei ohne weiteres oder nach vorausgegangenem Erwärmen bis zur Siedehitze der Selbstgärung überläßt. Die Gärungserreger des Negerbieres sind vornehmlich Hefen und milchsäurebildende Bakterien, die auf der Hirse und an den Wandungen der Zubereitungsgefäße haften. In dem als Pombe bezeichneten Negerbier der Negerstämme Deutsch-Ostafrikas treten neben Saccharomycesarten auch Pilze vom Typus des Schizosaccharomyces Pombe als Alkoholbildner auf. Die Neger pflegen die gärende Flüssigkeit schon nach einigen Tagen zu genießen, ohne sie vom Bodensatz zu trennen. Ueber ihre Zusammensetzung ist wenig bekannt. Eine von Saare untersuchte Probe von Pombe enthielt 2,4% Alkohol, 1,4% Zucker und 0,5% Säure (als Milchsäure berechnet). Vermutlich sind die Negerbiere verwilderte Abkömmlinge des Bieres der alten Aegypter, das aus Gerstenmalzauszügen unter Zusatz von Safran und anderen Gewürzen erzeugt wurde (ζῦθος, Pelusisches Getränk).

Ginger-beer (Ingwerbier). Ingwerbier gewinnt man in England in der Weise, daß man mit Ingwerstückchen gewürzte, 10- bis 20-%ige Rohrzuckerlösungen mit einigen Körnchen der Ginger-beer Plant in Gärung versetzt und nach 24 Stunden auf Flaschen abfüllt. Die Ginger-beer Plant, deren Herkunft unbekannt ist, besteht aus Krusten von hornähnlichem Gefüge, die sich nach den Untersuchungen von H. M. Ward aus zwei in einer Art Symbiose lebenden Organismen, der Hefenart Saccharomyces pyriformis und dem Bakterium B. vermiforme zusammensetzen (Fig. 1).

In Zuckerlösungen quellen die Krusten der Ingwerbierpflanze zu durchscheinenden, haselnußgroßen Körnern auf und erregen dabei eine lebhafte Gärung, in deren Verlauf

neben wenig Alkohol und Essigsäure hauptsächlich Kohlensäure und Milchsäure entstehen.

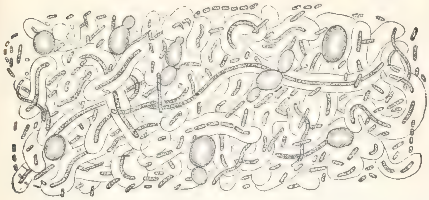


Fig. 1. Schnitt durch die Ginger-beer plant. Die Zellen des Saccharomyces piriformis sind von den Stäbchen des Bacterium vermiforme umhüllt, deren Membranen stark verdickt und gequollen sind. Nach H. M. Ward. Aus Lafar, Handbuch der technischen Mykologie.

Aehnliche Beschaffenheit wie die Gingerbeer Plant besitzt der als Tibi bezeichnete Gärerreger, der in Form klumpiger, durchscheinender Massen auf Opuntia-Arten Mexikos (Kaktus-Feigen) vorkommt und nach Lutz aus den Zellen des Sproßpilzes Pichia Radaisii und den Stäbchen von Bacillus mexicanus besteht. Zuckerlösungen werden durch Tibi-Körner rasch zu einem schäumenden, schwach säuerlich schmeckenden Getränk von schwachem Alkoholgehalt vergoren, das besonders bei den mexikanischen Fabrikarbeitern sehr beliebt ist. Möglicherweise liegt derselbe Gärerreger vor in den Körnern, die unter den Namen Tiby oder Graines vivantes nach Pabst in Paris dazu benutzt werden, um aus Zuckerlösungen ein schäumendes, leichtes alkoholisches Getränk zu bereiten.

Saké, Reiswein. Saké ist das wichtigste geistige Getränk Japans, das dort schon seit 2000 Jahren erwähnt und seit etwa 200 Jahren fabrikmäßig bereitet wird. Der jährliche Steuerertrag aus der Sakégewinnung beläuft sich auf 50 bis 70 Mill. M. Wissenschaftlich verdient an der Sakédarstellung besonders Beachtung, daß das stärkehaltige Ausgangsmaterial des Sakés, der Reis, nicht durch Keimung des Samens, sondern durch den Schimmelpilz Aspergillus Oryzae Ahlb. verzuckert wird. Die Sakébereitung beginnt mit der Herstellung von Koji, die der Malzgewinnung entspricht. In besonderen, auf 20 bis 25° C erwärmten Räumen, den Kojikellern wird entschalter und gedämpfter Reis auf dem Boden ausgebreitet und mit Tane-Koji, dem grüngelben Sporenpulver des Aspergillus Oryzae oder mit zerkleinertem älterem Koji bestreut und mit Strohmatten bedeckt. In wenigen Tagen entwickelt sich auf der Masse ein lebhaft wucherndes Pilzmycel, das jedes einzelne Korn mit einem feinen Schimmelrasen überzieht. Die Reismasse erwärmt sich dabei sehr erheblich und erreicht trotz Durchknetens gewöhnlich eine Temperatur von 40° C. Wenn die Masse nicht zur Gewinnung von Tane-Koji dienen soll, beginnt man die verpilzten Körner vor der Konidienbildung zu trocknen. Der gebrauchsfähige Koji enthält neben dem Mycel des Aspergillus Oryzae auch viele Fremdkeime, so andere Schimmelpilze, Sproßpilze, Bakterien und insbesondere auch Alkoholhefen, die zur Hauptsache jedenfalls aus dem Saat-Koji stammen. Die wichtigste Eigenschaft des Koji ist sein Reichtum an diastasehaltigem Pilzmycel. Chemisch unterscheidet sich Koji vom Reis durch den Gehalt an Zucker (etwa 10%) und eine große Menge wasserlöslicher Stoffe.

Mittels des Koji wird in den eigentlichen Sakébrauereien der Moto, eine Art Hefeansatz hergestellt, indem man in Holzkübeln von 1 hl Inhalt gedämpften Reis mit Wasser und Koji zu einem dicken Brei vermischt und diesen zunächst bei niedriger Temperatur (unter 10° C.) sich selbst überläßt. Nach einigen Tagen beginnt die Masse sich zu verflüssigen und in Gärung überzugehen. Man läßt nun die Temperatur langsam auf 20° C steigen und erhöht sie später noch bis auf 30 bis 35° C. Nach etwa 18 Tagen ist der Moto fertig. Er bildet eine hefenreiche Flüssigkeit, die neben unvergorenem Zucker 0,5 bis 0,8% freie Säure (hauptsächlich Milchsäure) und 3 bis 14% Alkohol enthält.

Die wichtigsten Vorgänge bei der Motobereitung sind die Verzuckerung der Stärke, die Säuerung der Maische und die Vermehrung der Alkoholhefen. Die Verzuckerung erfolgt durch ein von den Hyphen des Aspergillus Oryzae gebildetes Enzymgemenge, dessen Hauptbestandteil eine der Malzdiastase ähnliche, aber kräftiger wirkende Amylase (Eurotin, Takadiastase) ist. Unter den Verzuckerungsprodukten der Reisstärke sind Maltose und Glucose nachgewiesen. Die Säuerung der verzuckerten Reismasse bewirken freiwillig hinzutretende Milchsäurebakterien. Daneben stellen sich anscheinend nicht selten Essigbakterien ein, die die Brauchbarkeit des Moto bei stärkerer Vermehrung sehr beeinträchtigen. Die Hefen stammen vorzugsweise von dem Koji, beziehungsweise dem Reisstroh, mit dem der Koji bei der Herstellung in Berührung kommt; zum Teil mögen sie auch aus der keimreichen Luft der Gärkammern in die Maische gelangen. Sie sind jedenfalls in verschiedenen Arten und Rassen vertreten, von denen der von Kozai untersuchte Saccharomyces Saké am genauesten bekannt ist. Er bildet in der Motoflüssigkeit inner-

halb 13 bis 15 Tagen 13,2 bis 13,4 Gewichtsprozente Alkohol.

Bei der eigentlichen Sakégärung wird der zur Verarbeitung bestimmte Reis gedämpft, in großen Gärbehältern unter Zusatz von Wasser und Koji mit dem Moto innig vermischt und dann bei gewöhnlicher Temperatur (10 bis 15° C) der Verzuckerung und Gärung überlassen. Die sich dabei abspielenden Prozesse sind dieselben wie bei der Motobereitung. Der gärenden Masse, die sich durch Selbsterwärmung gewöhnlich auf 20° C und darüber hinaus erhitzt, wird noch mehrmals Koji und Reis zugesetzt, bis die Gärung nach etwa 2 bis 3 Wochen zum Stillstand kommt. Die vergorene Flüssigkeit wird darauf abgegossen, geklärt und nicht selten auch pasteurisiert. Nach einem mehrmonatigen Faßlager in großen Gebinden kommt der Saké schließlich als weingelbe, sherryartige Flüssigkeit mit arrakähnlichem Aroma in den Handel. Der fertige Saké enthält gewöhnlich 10 bis 15%, in Ausnahmefällen auch bis zu 18% Alkohol. Ein von Kozai mit reingezüchteter Sakéhefe hergestellter Saké zeigte folgende Zusammensetzung: Spez. Gew. 0,994, Alkohol 13,40 g, Trockensubstanz 3,62 g, nichtflüchtige Säuren (als Milchsäure berechnet) 0,07 g, flüchtige Säuren 0,003 g, Glucose 0,5 g, Dextrin 0,55, Asche 0,05 g in 100 ccm.

Süßen Saké, Myrin, ein sehr süßes likörartiges Getränk von gelber bis brauner Farbe, gewinnt man in der Weise, daß man

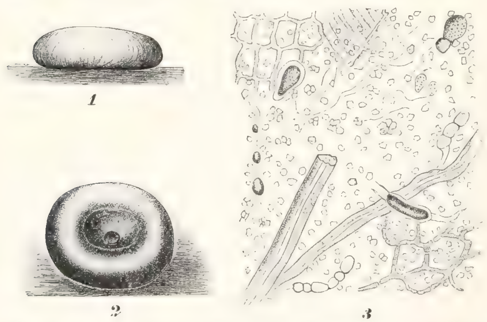


Fig. 2. „Chinesische Hefe" von Singapore. Reismehlkuchen in annähernd natürlicher Größe von der Seite (1) und halb von oben (2) gesehen; daneben (3) mikroskopisches Präparat daraus nach Abschwemmen der überschüssigen Stärke. Nach Wehmer. Aus Lafar, Handbuch der technischen Mykologie.

gedämpften Klebreis mit Reisbranntwein und Koji mischt und 3 bis 6 Wochen in bedeckten Gefäßen sich selbst überläßt. Obwohl sich in dieser Mischung der im Koji enthaltene Aspergillus Oryzae wegen der störenden Wirkung des Alkohols ebensowenig weiter entwickeln kann wie die Hefen, tritt durch Fortdauern der Enzymwirkung doch eine starke Verzuckerung der Stärke ein, wie nachstehende von Atkinson ausgeführte Analyse einer Myrinsorte beweist: Wasser 61,82%, Zucker 21,06%, Dextrin 4,16%.

Der chinesische Reiswein gleicht dem japanischen Saké, ist in der Regel jedoch rötlich gefärbt. Er wird aus einer Mischung der weißen und roten Varietät von Klebreis hergestellt und erhält jedenfalls noch einen Zusatz von Angh-Khak, einem Handelsartikel Chinas, der aus getrockneten, durch den Schimmelpilz Monascus purpureus W. weinrot gefärbten Reiskörnern besteht. Zur Verzuckerung der Stärke dient nicht wie in Japan eine Aspergilluszucht, sondern die sogenannte chinesische Hefe, von den Malaien Ragi genannt. Sie besteht aus pfeffernußähnlichen, weißgrauen, etwa talergroßen Kuchen, welche die Chinesen aus Reismehlteig unter Zusatz von aromatischen Pflanzenpulvern formen, darauf etwa 48 Stunden in dunklen Räumen halten, bis sie sich mit Schimmel bedecken, und dann trocknen (Fig. 2). Unter den zahlreichen, meist von der Oberfläche der ungeschälten Reiskörner stammenden Pilzkeimen, mit denen diese Mehlkuchen durchsetzt sind, befinden sich neben Alkoholhefen stets gewisse bei der Amylobrennerei noch genauer zu besprechende Schimmelpilze aus den Gattungen Mucor und Rhizopus, deren Mycelien wie die Hyphen von Aspergillus Oryzae amylolytische Enzyme ausscheiden. Zwecks Herstellung von Reisbranntwein vermischt man diese Mehlkuchen in grob zerkleinertem Zustande mit gekochtem Reis, in dem die Mucorineen innerhalb weniger Tage lebhaft wuchernde Schimmelrasen bilden. Die verpilzte Masse wird in großen Töpfen mit Wasser verdünnt, worauf die aufgequollene Stärke durch die vorhandenen Mucorineen unter Zuckerbildung alsbald verflüssigt wird. Durch die mit der chinesischen Hefe eingesäten Saccharomyceten stellt sich gleichzeitig Gärung ein, die in etwa 6 Tagen beendet ist. In ähnlicher Weise wird auf Formosa ein als Anchu bezeichnetes rotes Reisgetränk hergestellt, wie überhaupt alle Völker des asiatischen Ostens und auch einige Stämme Vorderindiens aus Reis oder anderen Körnerfrüchten mit Hilfe von amylolytisch wirkenden Pilzen sakéähnliche Getränke zu erzeugen wissen. Auf der Tätigkeit solcher Pilze beruht

offenbar auch die Bereitung des Yaraks, den in Südamerika wilde Stämme des oberen Orinocos aus dem Mehl der Manihotwurzel herstellen, indem sie es angefeuchtet zu Zylindern formen, diese mit Bananenblättern umwickeln und dann sich selbst überlassen. Nach einigen Tagen fließt aus den Massen eine zuckerreiche Lösung ab, die rasch in Gärung übergeht.

Wie die Pilzenzyme hat auch die Speicheldiastase seit uralter Zeit für Gärzwecke Verwendung gefunden. Das bekannteste Beispiel dafür bildet die Chica (Chica mascada = selbstgekaute Chica), die die Indianer Südamerikas in der Weise herstellen, daß sie Maiskörner kauen und dann in eine Kürbisschüssel speien. Der mit Speichel durchsetzte Brei wird mit lauwarmem Wasser übergossen und der freiwilligen Gärung überlassen. Wie leicht ersichtlich ist, hat das Kauen hier die Bedeutung, die Maisstärke zu verzuckern. Unter der Einwirkung der Speicheldiastase entsteht aus der Stärke neben Dextrinen Maltose, die durch eine gleichfalls im Speichel vorkommende Maltase weiter in Glucose umgewandelt wird. In ganz derselben Weise bereitet man auf den australischen Inseln das als Kawa oder Awa bezeichnete Getränk. Zu seiner Herstellung kauen Knaben und Mädchen die Wurzel des Kawapfeffers (Piper methysticum Forst) und speien den Brei in ein Gefäß, wo er mit Wasser oder Kokosmilch verdünnt wird und bald in Gärung übergeht. Die anregende Wirkung des Getränkes ist nicht allein auf die geringe Menge des gebildeten Alkohols, sondern auch auf den Gehalt der Flüssigkeit an toxisch (kokainartig) wirkenden Stoffen (Kawaalkaloid und Kawaharz) zurückzuführen.

Im Anschluß an die Besprechung dieser Getränke sei schließlich noch die Darstellung der japanischen Soya-Sauce (Shoju) erwähnt, weil sie sich der Mitwirkung von amylolytisch wirkenden Pilzen und alkoholbildenden Hefen bedient. Zur Bereitung dieser als Würze für Speisen aller Art dienenden Sauce werden Sojabohnen der als Daidzu bezeichneten Varietät halbweich gekocht und nach dem Erkalten mit geröstetem Weizenmehl und einer Mischung von gedämpftem Weizen mit Koji (Weizen-Koji) innig vermengt. Die Masse wird in kleine Kästen gebracht und drei Tage bei 20 bis 25° C gehalten, wobei sich das Pilzmycel des Aspergillus Oryzae lebhaft entwickelt und den erweichten Bohnenbrei aufschließt. Die verpilzte Bohnenmasse wird darauf unter Salzzusatz eingemaischt (Herstellung des Moromi) und schließlich in Bottichen von 300 hl Inhalt mit Salzwasser zu einem dicken Brei angerührt. Es beginnt jetzt die Reifung oder Gärung, die je nach dem Mischungsverhältnis der Rohstoffe und der Güte der Sauce auf 8 Monate bis 5 Jahre ausgedehnt wird. Die Masse bräunt sich während der Gärung unter Bildung eines feinen Aromas und enthält an gelösten Stoffen neben Kochsalz schließlich fast nur Eiweißzersetzungsprodukte. Die bei der Gärung sich abspielenden Prozesse sind sehr verwickelter Natur. Die Stärke der Sojabohnen wird durch den Aspergillus Oryzae verflüssigt und der entstandene Zucker durch Hefen, die jedenfalls aus dem Koji stammen, vergoren. Gleichzeitig stellt sich Milchsäuregärung ein, an der nach den Mitteilungen von Saito besonders zwei Bakterienarten, Bacterium Hamaguchiae und B. Soja beteiligt sind. Die Eiweißstoffe werden durch den Aspergillus und jedenfalls auch durch die Bakterien sowie andere Gärungserreger zersetzt. Neben den genannten Keimen finden sich noch andere Organismen ein, so verschiedene Schimmelpilze, hautbildende Sproßpilze, Zygosaccharomyces-Arten und Bakterien, die sämtlich für die Reifung der Sauce ohne Bedeutung sind, bei stärkerer Vermehrung die Güte der Soja aber nachteilig beeinflussen. Der hohe Kochsalzgehalt der Masse (15 bis 17%) ist für die Art der Gärung insofern von Einfluß, als er die Entstehung von Eiweißfäulnis ausschließt. Die Wirksamkeit der Aspergillusenzyme und die Tätigkeit der Sojahefen unterdrückt er nach den vorliegenden Untersuchungen nicht. Auf ähnlichen Umsetzungen beruht die Gärung bei der Bereitung des Miso, eines in Japan als Zutat zu Speisen und Suppen benutzten bräunlichen salzhaltigen Breies aus Sojabohnen.

Die chinesische Soja (Tao-Yu, Bohnenöl) wird ohne Koji hergestellt. Den Aufschließungsprozeß übernimmt hier ein spontan auftretender Schimmelpilz (Aspergillus Wentii). Eine eigentliche Gärung tritt nicht ein, da die Masse mit großen Mengen von Kochsalz versetzt und wiederholt aufgekocht wird. Die chinesische Soja ist deshalb als ein mit Kräutern gewürzter, konzentrierter Salzauszug der schimmeldurchsetzten Sojabohne anzusehen. Dagegen dürfte die Herstellung des javanischen Bohnenbreis (Tao-Tjiung), der in vieler Beziehung dem japanischen ähnlich ist, aber ohne Koji zubereitet wird, nicht nur auf Enzymwirkungen eines Aspergillus, sondern auch auf Gärungsvorgängen beruhen, an denen jedenfalls Milchsäurebakterien und Hefen beteiligt sind.

4. Brennerei und Preßhefe. Begriffsbestimmung. Unter Brennerei und Preßhefebereitung versteht man die Verarbeitung von Kohlehydraten zu Spiritus und Hefe. Bei der Brennerei ist die Herstellung von Alkohol (Aethylalkohol), bei der Preßhefebereitung die Gewinnung von Hefe das Hauptziel der Betriebsarbeit. Unter den verarbeiteten Kohlehydraten steht die

Stärke weitaus an erster Stelle; gegen sie haben die Zuckerarten und die Zellulose als Rohstoffe für die Brennerei nur untergeordnete Bedeutung. Nur in Frankreich wird auch der Rohrzucker in größeren Mengen zu Spiritus verarbeitet. In Deutschland und Oesterreich, wo das wegen der Steuergesetze nicht möglich ist, wird er höchstens in Form von Melasse für Brennereizwecke benutzt. Da der wichtigste Ausgangsstoff für die Gewinnung des Alkohols, die Stärke, von der Hefe nicht angegriffen wird, geht im Brennereibetrieb ähnlich wie bei der Brauerei der eigentlichen Gärung die Umwandlung der Stärke in gärungsfähigen Zucker voraus.

Herstellung der süßen Maische. In Deutschland ist der wichtigste Rohstoff der Brennerei die Kartoffel. Ihre Verarbeitung zu Alkohol beginnt mit einer gründlichen Reinigung der vom Felde kommenden Kartoffeln in Lattentrommeln (Trockentrommeln) oder auf Lattenrahmen (Harfe), wo sich die trockenen Kartoffeln aneinander reiben und die ihnen anhaftende Erde zum größten Teil abfällt. Nach einer weiteren Säuberung in Waschmaschinen werden die Kartoffeln gedämpft, um die Stärke zu verkleistern und für die diastatische Spaltung vorzubereiten. Bei dem älteren Dämpfverfahren wird diese Arbeit in aufrechtstehenden, hohen, nicht dampfdicht geschlossenen Bottichen (Dampffässern) mit frei einströmendem Dampf vorgenommen. Die gar gekochten Kartoffeln werden dann noch heiß zwischen Walzen zerquetscht und in den Maischbottich überführt. Heute ist diese Arbeitsweise fast überall durch das Hochdruckverfahren verdrängt worden, bei dem die Kartoffeln in Dampfkesseln unter Anwendung von gespannten Dämpfen aufgeschlossen werden. Der erste derartige Apparat ist von Hollefreund (1871) eingeführt worden. Am besten bewährt hat sich aber der von Henze (1873) konstruierte Apparat in der Abänderung, die ihm Paucksch (1881) gegeben hat. In dem Henzedämpfer werden die Kartoffeln einem Dampfdruck von durchschnittlich 3 Atm. ausgesetzt, wobei die Stärke nicht nur in Quellung übergeht, sondern sich zum Teil auch löst. Infolgedessen wird sie durch die Diastase auch leichter verzuckert. Die gedämpfte und aufgelockerte Kartoffelmasse wird aus den Henzedämpfern unter Dampfdruck durch eine kleine Oeffnung in den Vormaischbottich ausgeblasen, wobei sie sich äußerst fein verteilt, ein Vorgang, der als ein weiterer Vorteil des Hochdruckverfahrens anzusehen ist.

In dem Vormaischbottich wird der einströmende heiße Kartoffelbrei durch vorzüglich wirkende Kühlvorrichtungen (Innen- und Außenkühlung) abgekühlt und sogleich mit Malzmilch eingemaischt. Zur Herstellung der letzteren wird ausschließlich Grünmalz benutzt, weil diese Malzsorte die meiste Diastase enthält. Man läßt das Malz zunächst ein- bis zweimal durch die Malzquetschen gehen, wo es zwischen glatten eisernen Walzen zerkleinert wird, und rührt es dann mit Wasser zu einem feinen Brei an. Auf 100 l Maischraum (gleich 95 kg Kartoffeln) sind 2 bis $2^1/_2$ kg Malz erforderlich.

Unter der Wirkung der im Malz enthaltenen Diastase wird die aufgeschlossene Stärke in Maltose und Dextrine umgewandelt und zwar im günstigsten Falle in 81% Maltose und 19% Dextrine. Unter den Verhältnissen der Praxis erzielt man in den Dickmaischen, wie sie heute fast ausschließlich verarbeitet werden, aber kaum mehr als 67% Maltose. Am schnellsten vollzieht sich die Verzuckerung bei 55° C, doch muß die Temperatur der Maische in der Praxis auf 62° C, bei weniger guten Rohstoffen sogar bis auf 68° C erhöht werden, um Bakterienentwickelung zu verhüten. Dabei ist jedoch Sorge zu tragen, daß die Diastase nicht zu sehr geschädigt wird, weil die Dextrine, die im Vormaischbottich aus der Stärke entstehen, nach der Vergärung der Maltose ebenfalls in gärfähigen Zucker übergehen, wenn in der gärenden Maische noch wirksame Diastase enthalten ist. Da die Diastase in zuckerhaltigen Lösungen widerstandsfähiger ist als in zuckerfreien, leitet man die Verzuckerung in der Weise, daß man die Malzmilch bei 55 bis 56° C zunächst auf einen Teil des Kartoffelbreies einwirken läßt und erst dann, wenn sich in dieser Mischung die Verzuckerung eingestellt hat, die Hauptmenge des Stärkebreis in den Vormaischbottich bringt und die Temperatur auf 60 bis 62° C steigen läßt. Nach etwa einer halben Stunde ist dann die Verzuckerung eingetreten. Die Maische wird nun entschalt und dann auf die Gärtemperatur abgekühlt.

Wie frische Kartoffeln lassen sich auch Trockenkartoffeln, Manioka (Wurzeln von Manihot utilissima), Mais und Getreide nach dem Hochdruckverfahren zu Spiritusmaischen verarbeiten, nur müssen diese Stoffe geschroten und mit der nötigen Menge Wasser (160 bis 200 l auf 100 kg Mais) in die Dämpfapparate gebracht werden, weil sie an sich nicht so viel Wasser enthalten, wie zum Aufschließen der Stärke notwendig ist. Für die Herstellung besserer Kornbranntweine ist das Hochdruckverfahren nicht geeignet, weil es die Geruchs- und Geschmacksstoffe des Branntweins beeinträchtigt. Man maischt in diesem Falle

den fein geschrotenen Roggen (oder Weizen) mit kaltem Wasser unter Zusatz von Schwefelsäure (100 bis 150 ccm auf 100 kg Schrot) und Darrmalzschrot direkt im Vormaischbottich ein und erhöht die Temperatur der Maische durch Einleiten von Dampf nach und nach auf 60° C.

Die verzuckerten Maischen, die gewöhnlich eine Temperatur von 60° C zeigen, werden schnell auf die Gärtemperatur (etwa 15° C) abgekühlt, was am besten gleich in den Vormaischbottichen mit Hilfe der eingebauten Kühlvorrichtungen geschieht oder in der Weise zu erreichen ist, daß man die Maische durch Röhren- oder Oberflächenkühler leitet. Die vorübergehend verwendeten Kühlschiffe haben sich als unzweckmäßig erwiesen, weil sich die Maische darin zu stark infiziert.

Bereitung der Brennereihefe. Die süße Maische kann mit Bierhefe aus obergärigen Brauereien oder mit Preßhefe vergoren werden, was in Frankreich und Belgien auch noch vielfach geschieht. In Deutschland züchtet man die Anstellhefe in den Brennereien selbst in der sogenannten „Hefekammer", wobei man meist die im Institut für Gärungsgewerbe in Berlin reingezüchteten Rassen R. II und R. XII als Aussaathefen benutzt (Kunsthefebereitung). Als Nährflüssigkeit (Hefegut) dient Dickmaische von derselben Konzentration, wie sie im Vormaischbottich hergestellt wird, unter Zusatz von Grünmalzschrot, dem hier in der Hauptsache die Bedeutung eines Hefenährstoffs zukommt. Bevor die Aussaat der Reinhefe erfolgt, muß das Hefegut verzuckert und gesäuert werden. Es wird zu diesem Zweck durch Zubrühen von heißem Wasser oder mit Hilfe des sogenannten Dampfmaischholzes auf 60 bis 62° C erwärmt und dann 1½ bis 2 Stunden sich selbst überlassen. Das verzuckerte Hefegut wird auf 56 bis 50° C abgekühlt und bei dieser Temperatur, am besten in einem besonderen, gemauerten Wärmraum (Säuerungskammer), einer Milchsäuregärung unterworfen. An Stelle des früher hierzu benutzten Sauerwassers sind heute Reinzuchten von Milchsäurebakterien (Bacillus Delbrücki Leichmann) getreten, wie sie Lafar zuerst in die Brennerei eingeführt hat. Ist die Säurebildung bis auf 1,8 bis 2°, d. h. so weit vorgeschritten, daß 20 ccm Maischefiltrat zur Neutralisation 1,8 bis 2,0 ccm n-Natronlauge benötigen, dann wird das gesäuerte Hefegut zur Abtötung der Milchsäurebakterien und anderer Keime etwa 15 Minuten lang auf 75° C erhitzt, nach schneller Abkühlung auf 28 bis 30° C mit der Aussaathefe (Mutterhefe) beimpft und darauf sofort weiter auf 12 bis 16° C abgekühlt. Erhöht sich bei der nun lebhaft einsetzenden Gärung die Temperatur des Bottichinhalts durch Selbsterwärmung über 28 bis 29° C, so müssen die Kühler von neuem in Tätigkeit treten. Gewöhnlich ist die Gärung schon nach 20 bis 24 Stunden bis zur Bildung von 8% Alkohol vorgeschritten. Ist diese Vergärungsstufe, die bei Stammaischen von 20 bis 24° B. einer Saccharometeranzeige von etwa 3 bis 6° B. gleichkommt, sicher erreicht, dann wird ein Teil des Bottichinhalts als „Mutterhefe" abgenommen, um für eine neue Gärung weitergezüchtet zu werden. Die Hauptmenge der gebildeten Hefe wird zusammen mit der vergorenen Maische als „Kunsthefe" oder „Maischhefe" zum Anstellen der Hauptmaische benutzt.

Da die Verwendung der Milchsäurebakterien bei der Hefebereitung im wesentlichen nur den Zweck hat, die Anzuchtflüssigkeit anzusäuern und dadurch gegen die Entwickelung von säureempfindlichen Bakterien zu schützen, hat man wiederholt versucht die etwas umständliche Säuregärung durch Versetzen der Hefenmaische mit reinen Säuren zu umgehen. Man hat für diesen Zweck die verschiedensten Säuren, wie Milchsäure, Ameisensäure, Schwefelsäure, Salzsäure und schweflige Säure in Vorschlag gebracht, aber trotz günstiger Ergebnisse hat keines der empfohlenen Verfahren größere Bedeutung für das Brennereigewerbe erlangt, weil sich die Betriebskosten mit der Einführung der neuen Arbeitsweisen nicht oder doch nur unwesentlich verringern würden. Auch das von Effront eingeführte Flußsäureverfahren, bei dem die Hefemaischen je nach der Konzentration mit 0,5 bis 0,3% Flußsäure oder mit 2 bis 10% flußsauren Salzen versetzt und mit Hefen geimpft werden, die sich durch Züchtung in Nährböden von steigendem Flußsäuregehalt an diese Gifte „akklimatisiert" haben, ist in Deutschland, obwohl es brauchbare Ergebnisse liefert und besonders bei der Verarbeitung von unreinen Rohstoffen angebracht ist, bisher nicht zur Einführung gekommen. Dagegen benutzt man in einzelnen Brennereien Deutschlands an Stelle der Bakteriensäuerung mit bestem Erfolg ein von Bücheler ausgearbeitetes Verfahren, bei dem die Maische nur mit so viel Schwefelsäure versetzt wird, daß aus den in den Rohstoffen, besonders in den Kartoffeln enthaltenen organischen Salzen die organischen Säuren freigemacht werden, freie Mineralsäure aber in der Maische nicht vorhanden ist. Die Rolle des Antiseptikums übernehmen hier also organische Säuren des Maischgutes.

Bereitung der Preßhefe. Wesentlich in derselben Weise wie bei der Herstellung der Brennereihefe verläuft die Gärung bei

der Bereitung von Preßhefe. Als „Mutterhefe“ wird auch in diesem Falle heute in allen größeren Betrieben Reinhefe benutzt, die man in Maischen oder Würzen aus Darrmalz und Getreide einsät. Am besten hat sich dabei die auch in der Brennerei verwendete obergärige Hefe „Rasse XII“ des Instituts für Gärungsgewerbe in Berlin bewährt. Nach der Fabrikationsweise ist das ältere sogenannte Wiener Verfahren vom neueren Lufthefeverfahren zu unterscheiden. Bei dem Wiener Verfahren wird die aus Roggenschrot unter Zusatz von gekochtem Mais hergestellte, durch Darrmalz verzuckerte und mit Schwefelsäure oder Schlempe angesäuerte Maische in offenen Gärbottichen mit Mutterhefe angestellt. Nach etwa 15 bis 19 Stunden hat sich infolge der stürmischen Gärung die Oberfläche der Maische mit „reifem Hefeschaum“ bedeckt, der mit flachen Schaufeln abgehoben, in einem Behälter mit Wasser gemischt und dann durch eine Siebmaschine von den Hülsen und Schalenresten getrennt wird. Durch zweimaliges Waschen in weichem Wasser muß die Hefe dann so gut als möglich von den anhaftenden Würzeteilchen befreit werden, um zu verhüten, daß sie schleimig wird. Schließlich wird sie mit Hilfe von Rahmenfilterpressen oder Zentrifugen entwässert und mit besonderen Maschinen in die Handelsform gebracht.

Bei dem Lüftungsverfahren verlaufen Gärung und Hefebildung in treberfreien, klar abgeläuterten Würzen von 8 bis 10° Ballg., in die ohne Unterbrechung ein keimfreier Luftstrom eingeblasen wird. Nach etwa 20 Stunden ist die Hefe „reif“. Man gewinnt sie durch Absetzenlassen oder Zentrifugieren der vergorenen Würze. Um sie in Handelsform zu bringen, muß sie ebenfalls gründlich gewaschen und nachher auf Filterpressen wieder entwässert werden.

Aehnlich vollzieht sich die Gärung, wenn zur Herstellung der Preßhefen Kartoffelmaischen verwendet werden. Sollen Melassen auf Hefe verarbeitet werden, dann ist es vor der Gärung notwendig, die Melasse durch Ansäuern mit Schwefelsäure und durch Zusatz von Hefenährstoffen, insbesondere von assimilierbaren Stickstoff- und Phosphorverbindungen (Malzkeime, Hefeextrakt, phosphorsaure Salze) in gärfähigen Zustand zu bringen. Die auf 6 bis 10° Ballg. verdünnte Melasse wird vor der Hefeaussaat außerdem noch mit Milchsäurebakterien geimpft und bei 50° C bis auf 0,3° (gleich 0,3 ccm n-NaOH auf 20 ccm Melassefiltrat) angesäuert.

Gärung der Hauptmaische. Die verzuckerte Brennereimaische wird in Deutschland meist in offenen, innen lackierten Holzbottichen vergoren, die etwa 3000 l fassen. Sie sind mit Rührwerken ausgestattet, die aus einem System von Kühlröhren bestehen und die Möglichkeit bieten, die gärende Maische beim Aufrühren und Mischen gleichzeitig auch zu kühlen. Beim Beschicken der Bottiche hat man darauf zu achten, daß ein „Steigraum“ von mindestens 8 bis 9 cm freibleibt. Hat sich die mit 20 bis 26° Ballg. eingefüllte süße Maische auf 28° C abgekühlt, dann wird das Rührwerk angestellt und die Hefe zugegeben, worauf sich sogleich lebhafte Gärung einstellt. Damit die Temperatur der Maische dabei nicht zu hoch steigt, wird sie nach dem Anstellen weiter auf 18 bis 20° C heruntergekühlt. Bei der jetzt eintretenden Vorgärung findet lebhaftes Hefewachstum statt, wobei sich die Hefe nach Hayduck bis auf das Dreizehnfache vermehrt und etwa 5% Alkohol entstehen. Unter lebhafter Alkoholentwickelung geht die Maische nun in die Hauptgärung über, die mit Hilfe der Rühr- und Kühlvorrichtung so geleitet wird, daß sich die Temperatur der Maische zwischen 27,5 und 30° C hält und die Kohlensäure leicht ausströmen kann. Läßt die Gärung infolge der hemmenden Wirkung des entstehenden Alkohols nach, dann wird für „Auffrischung“ der Hefe Sorge getragen, indem der Bottichinhalt mit Wasser verdünnt und so wieder auf einen geringeren Alkoholgehalt gebracht wird. Die in der Maische noch vorhandene Diastase führt nun auch die Dextrine in Maltose über, die bei der jetzt einsetzenden, bei 25 bis 27,5° C durchgeführten Nachgärung von der Hefe ebenfalls in Alkohol und Kohlensäure gespalten wird. Bei richtiger Gärführung ist die Maische am Schluß der Gärung bis auf eine Saccharometeranzeige von 0,4 bis 1° B. vergoren und nun im „weingaren“ Zustande für die Destillation geeignet. Außer Alkohol und Wasser enthält sie Glyzerin, Aldehyd, feste und flüchtige Fettsäuren, verschiedene Ester, Propyl-, Butyl-, Isobutyl- und Amylalkohol (Fuselöle), Dextrine, geringe Reste von unvergorenem Zucker, andere Extraktbestandteile, sowie endlich die unlöslichen pflanzlichen Bestandteile des Rohstoffes, die Treber.

Die Art der Destillation (Abtreiben, Abbrennen) richtet sich nach der Natur des gewünschten Branntweins. Bei der Herstellung von Trinkbranntwein ist es nicht erforderlich, daß das Destillat hohen Alkoholgehalt besitzt und von Geruchs- und Geschmacksstoffen, wie Fuselölen und Estern völlig frei ist. Daher kann man für solche Zwecke (Getreide- und Obstbranntweine, Wein-, Trester- und Hefebranntweine) verhältnismäßig einfache Brennapparate (Blasenapparate) benutzen. Man zieht damit zunächst einen verdünnten Spiritus (Lutter) ab und erhöht dessen Alkoholgehalt durch eine zweite und nötigenfalls durch eine dritte Destillation. Die

neueren Brennapparate für Trinkbranntweine sind meist mit mehreren Blasen ausgerüstet und mit Verstärkungsvorrichtungen (Verdampfern und Niederschlagsvorrichtungen, Dephlegmatoren) versehen, in denen sich ein Teil des mitverdampften Wassers wieder verdichtet und in die Blase zurückfließt. Man kann mit solchen Apparaten gleich aus der Maische ohne Alkoholverlust Branntweine von höherem Alkoholgehalt abtreiben.

Will man aus der Maische hochprozentigen, reinen Alkohol gewinnen, dann wird die Destillation in kontinuierlichen Apparaten (Kolonnenapparaten) vorgenommen, wie sie Siemens, Ilges und andere konstruiert haben. Der in diesen Apparaten gewonnene Rohspiritus enthält noch alle flüchtigen Nebenerzeugnisse der Gärung, vor allem Aldehyde, Acetal, Fuselöle und verschiedene Ester. Um ihn zu Feinsprit zu verarbeiten, wird er mit Wasser auf 40 bis 50 Maß-% verdünnt, über ausgeglühte Holzkohle filtriert oder auch durch Chemikalien „entfuselt" und dann in besonderen Rektifizierapparaten (Apparate von Savalle, Heckmann u. a.) nochmals einer Destillation unterworfen. Dabei fängt man das Destillat in verschiedenen Anteilen getrennt auf. Zuerst geht der sogenannte „Aether", ein Gemisch von Aldehyd mit wenig Aethylalkohol über, dann folgen der Reihe nach aldehydhaltiger „Sekundasprit", aus reinem Aethylalkohol bestehender „Primasprit", mit Fuselölen verunreinigter „Sekundasprit" und schließlich die sogenannten „Oele", ein Gemisch von höheren Alkoholen und wenig Aethylalkohol. Mit den neueren Apparaten von Ilges und Guillaume kann man auch gleich aus der Maische Feinsprit abziehen. Der in den Retorten der Brennapparate zurückbleibende Destillationsrückstand, die Schlempe, wird als Futtermittel verwendet, während die Fuselöle an die chemische Industrie abgegeben werden.

Die theoretisch zu berechnende Alkoholausbeute von 0,716 l reinen Alkohols auf 1 kg Stärke wird im technischen Betrieb nicht erzielt, sondern beträgt hier höchstens 0,60 bis 0,66 l, im Durchschnitt sogar nur 0,574 l. Soweit dieser Mindererertrag nicht durch die Verarbeitung geringwertiger Rohstoffe, wie z. B. von unreifen, stärkearmen Kartoffeln zustande kommt, erklärt er sich durch den Verbrauch von Kohlehydraten zum Aufbau von neuer Hefesubstanz, zum Teil aber auch durch Nebengärungen, die unter Umständen so lebhaft werden, daß man versuchen muß, sie durch Anwendung von Pilzgiften, wie von Formalin oder Fluoriden zu unterdrücken. Zur Durchführung der Gärung benötigt man dann aber eine Hefe, die an diese Gifte „akklimatisiert" ist.

Sehr störend ist für den Betrieb der Kartoffelbrennereien das Auftreten der „Schaumgärung", einer anormalen Gärungserscheinung, die sich in einer so starken Schaumbildung äußert, daß ein großer Teil der Maische über den Bottichrand fließt und verloren geht. Schaumgärung stellt sich besonders häufig bei der Verarbeitung stärkearmer Frühkartoffeln ein, ist aber auch bei der Verwendung von stärkereichen Sorten beobachtet worden und hängt vielleicht mit dem Gehalt der Maische an kolloidalen Stoffen, wie z. B. der nach der Einwirkung von Diastase auf die Stärkekörner eine zeitlang noch vorhandenen sogenannten Stärkezellulose (nach Nägeli) und einem besonderen physiologischen Zustand der Hefen zusammen. Eine ausreichende wissenschaftliche Erklärung der Erscheinung steht noch aus. In der Praxis hilft man sich beim Auftreten von Schaumgärung durch Aufbringen von Petroleum, Oel oder Fett auf die Schaumdecke.

Seit dem Inkrafttreten des neuen Branntweinsteuergesetzes vom 15. Juli 1909 sind einzelne deutsche Brennereien zu der kontinuierlichen Gärung übergegangen. Bei dieser fällt die Kunsthefebereitung weg und die frische Maische wird mit der lebhaft gärenden Maische eines früher angestellten Bottichs in Gärung versetzt.

Rüben- und Melassenbrennerei. Rum. Rüben werden nur in Frankreich und Oesterreich in größerem Umfange auf Alkohol verarbeitet. Zur Vergärung benützt man nicht die Rüben selbst, sondern Rübensaft, den man aus Rübenbrei unter Zusatz von Schlempe und etwas Schwefelsäure durch Auspressen oder in der Weise gewinnt, daß man die mit Schwefelsäure zum Zweck der Desinfektion angefeuchteten Schnitzel in Diffusionsapparaten mit heißer Rübenschlempe auslaugt. Das letztgenannte Verfahren hat den Vorzug, daß dabei in die Rübenschlempe im wesentlichen nur der Zucker diffundiert, während die Schnitzel aus der Schlempe Salze aufnehmen und dadurch an Futterwert gewinnen.

Die Vergärung der meist weniger als 9 bis 12° B. zeigenden Rübensäfte wird in manchen Betrieben noch mit obergärigen Brauerei- oder Preßhefen eingeleitet und durch spätere Zugabe gärender Maische weitergeführt. Neuerdings werden besondere obergärige Brennereihefen zur Vergärung verwendet, zu deren Anzucht eigene Reinzuchtapparate von ähnlicher Konstruktion dienen, wie man sie in der Brauerei benutzt (Apparate von Jacquemin, Fernbach, Bendixen u. a.). Die Gärung ist in der Regel nach 4½ Stunden beendet und verläuft bei einer Temperatur von 24 bis 26° C.

In den Melassebrennereien verwendet man als Rohstoff die Restsirupe der Rübenzuckerfabriken und der Raffinerien. Die zu verarbeitenden Melassen werden zunächst durch Siebe von mechanischen Verunreinigungen befreit, durch Zusatz von

Wasser bis auf einen Zuckergehalt von etwa 16% (22 bis 24° B.) verdünnt und schließlich mit Schwefelsäure oder Phosphorsäure schwach angesäuert. Die Gärung verläuft in Holzbottichen von 50 bis 180 hl oder in eisernen Behältern von 400 hl und mehr Fassungsraum. Als Anstellhefen verwendet man besondere Melassehefen, die an die eigenartige Zusammensetzung, vor allem an den hohen Salzgehalt der Melassen angepaßt sind. Die Kühlung wird so geregelt, daß sich die Maische bei einer Anfangstemperatur von 18 bis 22° C während der Gärung nicht über 28° C erwärmt. Erschwerend wirken auf die Vergärung der Melassen mitunter Bakterien ein, die die Hefen im Wachstum hemmen. Noch störender als diese Schwergärigkeit ist die sogenannte Salpetergärung, die sich durch die Entwickelung von Stickstoffdioxyd anzeigt und ebenfalls auf Bakterienwirkungen zurückzuführen ist. Man bekämpft diese Gärungsstockungen am besten durch gründliche Desinfektion der Apparate und Sterilisation der Maische. Schaumgärung, die im Betrieb der Melassebrennerei ebenfalls auftritt, beseitigt man leicht durch Zusätze von Oel oder Fett.

Rum. Die Zuckerrohrmelassen, die in Ostindien und auf den Sundainseln~~, wie bereits erwähnt,~~ zur Gewinnung von Arrak dienen, werden in Westindien (Jamaica, Cuba) zu Rum verarbeitet. Die Darstellung des letzteren hat insofern ihre Besonderheiten, als sie ohne den stärkehaltigen Hilfsstoff „Ragi", den man zur Arrakgewinnung benötigt, vonstatten geht. Man füllt die mit Fluß- oder Zisternenwasser verdünnten Melassen in Fässer oder große irdene Gefäße und läßt sie hier allein oder unter Zusatz von Zuckerabfällen, „Skimmings" oder „Dunder" in Gärung übergehen. Eine geringe Sorte von Rum (Negerrum) wird durch Vergären von Zuckerabfällen mit Skimmings allein erzeugt. Skimmings heißt der beim Einkochen des Zuckerrohrsaftes abgeschöpfte Schaum, während Dunder eine Bezeichnung für die bei der Rumdestillation zurückbleibende Schlempe ist. Hefen werden nach den vorhandenen Mitteilungen den Rummelassen nicht zugesetzt. Die Rumgärung kommt vielmehr zustande durch die Organismen, die sich in den Melassen und Zuckerrohrabfällen angesiedelt haben. Ob der Dunder, auf dessen Beigabe in einzelnen Fabriken großer Wert gelegt wird, Hefen in größerer Menge enthält, ist noch zweifelhaft. Er soll sich bei der Aufbewahrung mit einer dicken Haut (Kahmpilze, Bakterien) bedecken und in großer Zahl Essigsäure- und Buttersäurebakterien führen. Durch seinen Gehalt an Hefebestandteilen begünstigt er vielleicht die Ernährung der neuen Hefe. Ferner dürfte ihm die Bedeutung eines Säuerungsmittels zukommen, auch könnte er durch seinen Buttersäuregehalt die Esterbildung im Rum fördern. Unter den an der Rumgärung beteiligten Hefen findet sich wie bei der Arrakgärung eine Spalthefe, Schizosaccharomyces mellacei, die in verschiedenen Rassen auftreten soll, aber als Hauptgärungserreger nicht in Frage kommen kann, weil sie ein sehr schwaches Gärvermögen besitzt. Ob sie allein, wie angegeben wird, das charakteristische Rumaroma erzeugt, ist noch zweifelhaft.

Zellstoffbrennereien. Sämtliche Verfahren zur Darstellung von Alkohol aus Zellulose beruhen im Prinzip darauf, daß Holzabfälle unter Druck mit verdünnten Mineralsäuren (meist Schwefelsäure) oder mit schwefliger Säure hydrolisiert und die gebildeten Zuckerarten (meist Dextrose) in der saturierten Flüssigkeit durch Zusatz von Hefe vergoren werden. Die Gärung dauert bei dem heute in Frankreich, England und Amerika erfolgreich durchgeführten Schwefeligsäureverfahren nach Claassen 2 Stunden und soll eine Ausbeute von 13 bis 14 l Alkohol auf 100 kg Holz geben.

Reisbranntwein, Awamori, Arrak. Bei der für China, Cambodja und Anam bedeutungsvollen Herstellung von chinesischem Reisbranntwein wird in ausgedehntem Umfange von der bereits besprochenen Verzuckerung der Stärke durch Pilze Gebrauch gemacht. Die Gärtechnik ist dabei ganz dieselbe wie bei der Bereitung des chinesischen Reisweines und bedarf daher hier ebensowenig der Besprechung wie die Herstellung des japanischen Reisbranntweins, der aus Rückständen der Sakébrauerei gewonnen wird. Als weiteres Beispiel für die technische Verwertung der Pilzverzuckerung ist dagegen zu erwähnen die Bereitung des Awamori, eines whiskyähnlichen Getränkes, das auf den Luchu-Inseln (unweit Formosa) ähnlich wie Saké aus Reis unter Kojibereitung seit mehreren hundert Jahren erzeugt wird. Die Stelle des Aspergillus Oryzae vertritt bei der Bereitung dieses Getränkes eine andere Art, A. luchuensis. Bei der Darstellung des japanischen Batatenbranntweins dient nach Saito als verzuckernder Pilz bald A. Oryzae, bald eine dem Aspergillus niger ähnliche wild vorkommende Art, Aspergillus Batatae.

Die Mitwirkung von verzuckernden Pilzen benutzt man ferner bei der Bereitung von Arrak in Java. Man geht dabei von dem als Ragi bezeichneten Hilfsstoff aus, der nichts anderes ist als die auf S. 498 bereits beschriebene chinesische Hefe und auch in Java von Chinesen hergestellt wird.

Um die im Ragi enthaltenen Gärungs-

keime zu vermehren wird zunächst eine Art Hefenmaische (Tapej) bereitet, indem man gekochten, auf Schalen ausgebreiteten Reis mit zerkleinertem Ragi bestreut und nach dem Bedecken mit Blättern an kühlen Orten aufstellt. Unter Auftreten eines hellen, von den Mucorineen des Ragi gebildeten Pilzrasens gehen hier die gequollenen Reiskörner bald in eine halbflüssige, süßlich-säuerliche Masse über, die 20 bis 30% Zucker und anscheinend auch geringe Mengen von Milchsäure, Essigsäure und Alkohol enthält.

Mit dem Tapej stellt man Reisarrak und Melassearrak her. Bei der Bereitung von Reisarrak verfährt man unter Verwendung von Klebreis (Oryza glutinosa, jav.: Ketan), Ragi und Tapej ganz ebenso wie bei der Darstellung des chinesischen Reisbranntweins. Zu der häufiger vorkommenden Bereitung von Melassearrak benutzt man die in den Rohrzuckerfabriken abfallenden, nicht kristallisierenden Rückstände, die etwa 25 bis 40% Saccharose, 8 bis 16% Glucose und 6 bis 16% Fructose enthalten. Für die Vergärung werden diese Melassen in entsprechender Weise mit Wasser verdünnt, in große Gärkübel gebracht und dann der einige Tage vorher mit etwas Melasse vermischte oder staffelförmig vermehrte Tapej zugegeben. Es stellt sich darauf bald stürmige Gärung ein, als deren Haupterreger die Spalthefe Schizosaccharomyces Vordermani angesehen wird, an der jedenfalls aber auch gewöhnliche Alkoholhefen sowie die Kugelhefen und das Mycel von Mucorineen (Mucor javanicus) beteiligt sind.

Takamine-Verfahren und Amylobrennerei. Die wissenschaftliche Erforschung der uralten Gärverfahren Ostasiens hat dazu geführt, die Pilzverzuckerung auch für das Brennereigewerbe anderer Länder nutzbar zu machen. Der Versuch des Japaners Takamine, dieses Ziel mit Reinkulturen von Aspergillus Oryzae zu erreichen, ist allerdings fehlgeschlagen; dagegen haben sich verschiedene Mucorineen, die Calmette, Boidin und Delemar aus „Chinesischer Hefe" und Koji isoliert haben (Mucor Rouxianus Wehmer = Amylomyces Rouxii Calmette, technische Bezeichnung Amylomyces α; Rhizopus japonicus = Amylomyces β; Rhizopus tonkinensis = Amylomyces γ; Rhizopus Delemar), als Ersatzmittel des Malzes mehr oder weniger bewährt. Die ersten Versuche mit diesen Pilzen sind in einer Brennereianlage zu Seclin bei Lille in Frankreich durchgeführt worden. Von dort aus ist das neue Verfahren als Amyloverfahren in die Brennereien anderer Länder, in neuester Zeit auch in einige deutsche Betriebe übergegangen.

Das Amyloverfahren eignet sich namentlich für Maisbrennereien und südliche Länder, wo die Herstellung von Malz wegen der hohen Temperaturen Schwierigkeiten macht und die Gärung der Maische wegen Mangel an Kühlwasser nicht so leicht zu regeln ist. Es lassen sich aber auch Reis, Manioka, Roggen und Kartoffeln nach dem Amyloverfahren verarbeiten, nur ist bei den zwei letztgenannten Rohstoffen die Verwendung kleiner Malzzusätze nicht zu umgehen, weil die Mucorineen nur verflüssigte Stärke zu verzuckern vermögen und die Verflüssigung hier nicht, wie z. B. beim Mais, durch Verwendung technischer Säuren (Salzsäure) erzielt werden kann. Einen Fortschritt bedeutet das Amyloverfahren auch deswegen, weil es streng nach den Regeln des Reinzuchtverfahrens durchgeführt wird. Zur Verzuckerung benutzt man heute meist die Art Rhizopus Delemar, zur Vergärung eine reingezüchtete besondere Hefeart (Saccharomyces anamensis), die an hohe Temperaturen angepaßt ist. Verzuckerung und Vergärung vollziehen sich in einem geschlossenen, eisernen Zylinder, der mit einer Lüftungsanlage zur Einführung von steriler Luft in die gärende Maische in Verbindung steht und mit einem Rührwerk, einem Impfstutzen und einem nach Art der Gasventile gebauten Gärverschluß (Barboteur) versehen ist. Die Aussaat des auf Reis gezüchteten Pilzes wird vorgenommen, sobald der Bottichinhalt auf 40° C abgekühlt ist. Schon nach 36 Stunden ist die Verzuckerung soweit vorgeschritten, daß die vorgezüchtete Hefe zugesetzt werden kann. Die Impfmengen werden, da Nebengärungen ausgeschlossen sind, sehr klein bemessen. Pilz und Hefe sind nun nebeneinander tätig. Der Pilz soll in den großen Amyloapparaten von 1200 hl Inhalt stündlich rund 500 bis 600 kg Zucker bilden. Die Gärung verläuft bei der hohen Temperatur von 36 bis 39° C und ist in der Regel nach 100 bis 110 Stunden beendet. Die Alkoholausbeute ist verhältnismäßig hoch. Nach Boidin beträgt sie bei Verarbeitung von Mais 0,66 l reinen Alkohols auf 1 kg eingemaischter Stärke.

Fruchtbranntweine. Bei der Herstellung von Fruchtbranntweinen überläßt man die eingestampften süßen Früchte (Kirschen, Zwetschen usw.) in der Regel noch der Zufallsgärung. In neuester Zeit ist aber auch in diesem Zweig der Brennerei das Reinzuchtverfahren mit bestem Erfolge eingeführt worden. Als Anstellhefe benutzt man reingezüchtete Weinhefen, in Deutschland meist die der Geisenheimer Station.

5. Wein. Begriffsbestimmung. Wein ist nach dem deutschen Weingesetz vom 7. April 1909 „das durch alkoholische Gärung aus dem Safte der frischen Wein-

traube hergestellte Getränk". Die aus den Säften anderer Früchte durch Gärung gewonnenen alkoholischen Getränke werden als Obst- und Beerenweine bezeichnet.

Die Pilzflora der Trauben. Die Güte des Weines ist in erster Linie zwar von der Sorte und dem Reifezustand der Trauben abhängig, wird daneben aber so stark von der Gärung beeinflußt, daß selbst die besten Trauben einen minderwertigen Wein liefern, wenn sie in fehlerhafter Weise vergoren werden. Bei der Weinbereitung ist daher auf richtige Gärführung noch größeres Gewicht zu legen als bei den übrigen Gärungsgewerben. Die Organismenflora der Trauben ist außerordentlich mannigfaltig. Mit dem Reifegrade und dem Gesundheitszustande der Trauben wechselt sie in ihrer Zusammensetzung, umfaßt aber stets Weinhefen und zwar meist untergärige Formen aus den Verwandtenkreisen der Arten Saccharomyces ellipsoideus H., Saccharomyces pastorianus H. und Saccharomyces Marxianus H., ferner die sogenannten Apiculatushefen der Gattung Pseudosaccharomyces, hefeähnliche aber nicht sporenbildende Sproßpilze der Typen Mycoderma (Kahmpilz) und Torula, Schimmelpilze wie Dematium pullulans d. B., Penicillium glaucum L. und Botrytis cinerea P., sowie schließlich gewisse Bakterien, darunter besonders Milchsäure- und Essigsäurebakterien. Für alle diese Organismen bietet der süße Saft der Weinbeeren einen günstigen Nährboden, in dem sie sich unter geeigneten Bedingungen lebhaft vermehren können. Dabei entwickeln aber nur die echten Hefen und gewisse säureverzehrende Bakterien Gärungseigenschaften, wie sie zur Herstellung eines reintönigen, haltbaren Weines erforderlich sind. Die übrigen Gärungsorganismen der Trauben betätigen sich bei der Gärung und dem weiteren Ausbau des Weines nur als Schädlinge, indem sie die Hefen im Wachstum hemmen, Zuckerverluste herbeiführen und Stoffwechselprodukte erzeugen, die den Wein in seiner Güte beeinträchtigen oder ganz entwerten. Die Aufgaben der Gärführung bestehen daher bei der Weinbereitung im wesentlichen in nichts anderem als in der Bekämpfung dieser Pilze und der Förderung der als günstig erprobten Gärungserreger.

Lese. Die Trauben werden je nach der Reife und der Witterung von Mitte September bis Anfang Dezember gelesen (Herbsten). Schon hierbei wird durch Trennung der in Pilzfäulnis übergegangenen „sauerfaulen", „rohfaulen", „grünfaulen" und „äscherigkranken" Beeren von den gesunden Früchten auf die Verbesserung der Weingärung hingearbeitet (Auslesen).

Als sauerfaul bezeichnet man Traubenbeeren, die von den Raupen der Traubenwickler Cochylis ambiguella H. und Eudemis botrana Sih. („Sauerwürmer") angefressen und infolgedessen verschimmelt sind. Grünfaule Trauben sind vom grünen Pinselschimmel, Penicillium glaucum L. befallen. Rohfaul sind unreife Trauben, die vom grauen Traubenschimmel, Botrytis cinerea Pers., durchwuchert sind. Aescherigkrank nennt man die Trauben, wenn sie vom Mycel des echten Meltaus, Oidium Tuckeri B., bedeckt sind. Lederbeeren sind braune, eingeschrumpfte Beeren, die der falsche Meltau, Peronospora viticola, abgetötet hat.

Das Maischgut für die feinsten Weine gewinnt man durch Tischauslese, wobei sich die Auslesearbeit bis auf die einzelnen Beeren erstreckt (Beerenauslesen). In Deutschland findet sie vorzugsweise Anwendung bei edelfaulen Trauben, die bei einzelnen edlen Weißweinsorten, besonders beim Riesling entstehen, wenn der Edelfäulepilz, Botrytis cinerea P. (grauer Traubenschimmel), reife Trauben befällt. Der Pilz wuchert dann vorzugsweise in den Hülsen, tötet diese und erhöht dadurch die Verdunstungsgröße der Früchte. In sonnigen Herbsten trocknen die edelfaulen Beeren bis zu Rosinen ein und liefern in diesem Zustande die berühmten Trockenbeerenauslesen, die sich nicht nur durch hohen Zuckergehalt, sondern infolge der eigenartigen Ernährungsweise des Edelfäulepilzes, der die organischen Säuren stärker angreift als den Zucker, auch durch ein harmonisches Verhältnis zwischen Zucker- und Säuregehalt auszeichnen. Das früher in einigen Teilen Deutschlands übliche Verfahren, den Zuckergehalt der Moste durch Eintrocknen der früh gelesenen Trauben auf Strohhürden (Strohweine) in künstlicher Weise zu erhöhen, ist heute wohl überall aufgegeben.

Maischen und Keltern (Trotten). Die gelesenen Trauben werden mit Hilfe von Traubenmühlen, in manchen südlichen Weinbaugebieten auch durch einfaches Austreten zerquetscht und außerdem in manchen Fällen, so meist bei der Rotweinbereitung, mittels Rebbelsieben oder Entrappungsmaschinen von den Fruchtstielen (Kämmen, Rappen) befreit (Entrappen).

Die fertige Maische läßt man kürzere oder längere Zeit stehen (Aufnehmen). Rotweinmaischen müssen ungekeltert vergoren werden, weil der rote Traubenfarbstoff nur in den Hülsenzellen der Beeren (gelöst und in fester Form im Zellsaft) enthalten ist und daraus erst ausgelaugt wird, wenn sich bei der Gärung Alkohol bildet und die Protoplasten der Hautzellen permeabel werden. Bei der Herstellung „grüner", frischer und reintöniger Weißweine ist das „Aufnehmen" am besten ganz zu unterlassen und nie bis zum „Angären" fortzusetzen. Ebenso sind

die Maischen für kleinere Landweine zu behandeln, weil bei dem Stehen der Traubenmaische in offenen Bütten alle Gärungspilze der Trauben gleichmäßig in ihrer Entwicklung begünstigt werden, und sich besonders die sauerstoffbedürftigen Schimmelpilze, Kahmpilze und Essigbakterien unter solchen Verhältnissen leicht so zahlreich vermehren, daß sie die Güte des Weines erheblich beeinträchtigen. Ein weiterer Uebelstand des Angärens liegt darin, daß weiße Moste bei diesem Verfahren infolge der Berührung mit der Luft, vielleicht unter Mitwirkung von Oxydasen, die Neigung zeigen braun und „hochfarbig" (rahn) zu werden. Nur bei hochreifen oder edelfaulen Beeren können die Maischen ohne Nachteil 24 bis 28 Stunden oder etwas länger stehen bleiben.

Zum Abpressen der Maischen (Trotten) benutzt man Keltern sehr verschiedener Bauart, die sich zwar in der Schnelligkeit ihrer Arbeitsleistung, aber nicht wesentlich in bezug auf die Saftausbeute voneinander unterscheiden. 106 bis 112 kg Trauben liefern 1 hl Maische, deren Mostgehalt je nach der Traubensorte zwischen 65 und 85% schwankt, im Durchschnitt aber 75% beträgt. Auch bei den Kelterarbeiten ist der Tatsache Rechnung zu tragen, daß die meisten Krankheitserreger des Weines nur bei Luftzutritt gedeihen, und demnach die Arbeit des Kelterns aufs äußerste beschleunigt werden muß.

Bestandteile des Mostes. Den aus den zerquetschten Trauben abgepreßten süßen Saft der Weinbeeren bezeichnet man als Most (in Süddeutschland als „neuen Süßen"). Seine Güte wird in der Praxis fast ausschließlich nach dem Gehalt an Zucker und Säure beurteilt, obwohl andere, analytisch nicht abzuwägende Eigenschaften, wie Reifegrad, Herkunft, Gehalt des Mostes an Bukettkörpern u. dgl. seinen Wert entscheidender beeinflussen. Der Zuckergehalt wird abgeschätzt nach dem spezifischen Gewicht des Mostes (Mostgewicht), das mit Aräometern (Mostwagen) bestimmt wird. In Deutschland ist ausschließlich die Mostwage von Oechsle in Gebrauch. Die von ihr angezeigten Grade Oechsle geben an, wie viel 1 l Most mehr wiegt als 1 l Wasser, so daß also ein Mostgewicht von 85, 90 oder 115 einem spezifischen Gewicht von 1,085, 1,090 oder 1,115 entspricht. Chemisch besteht der Zucker der Traubenmoste immer aus einem Gemisch von d-Glucose und d-Fructose (Invertzucker), während Rohrzucker nie vorhanden ist. Die Menge des Zuckers beträgt in 100 ccm 6 bis 8 g in kleinen unreifen Massengewächsen, bis zu 30 und 40 g in feinen Beerenauslesen und etwa 16 bis 21 g in Mosten von mittlerer Qualität.

Der Säuregehalt des Mostes wird titrimetrisch bestimmt und gewöhnlich in Promille Weinsäure ausgedrückt; in deutschen Mosten schwankt er in der Regel von 8 bis 12‰, kann aber in Ausnahmefällen bis 4‰ sinken oder auf 16‰, in sehr schlechten Jahren sogar auf 18 bis 22‰ ansteigen. Bedingt ist der Säuregehalt des Mostes in der Hauptsache durch die Gegenwart von Weinsäure und Aepfelsäure. Wesentlich ist für die Beschaffenheit der Moste auch der Gehalt an Gerbsäure, Farbstoffen, Stickstoffverbindungen, Salzen, Mineralstoffen und latenten Bukettstoffen.

Hauptgärung. Nach dem Keltern wird der Most in Gärfässer gefüllt, deren Fassungsraum in Deutschland meist 600 l (Halbstück), 1000 l (Fuder) oder 1200 l (Stück), seltener 2400 l (Doppelstück) beträgt. Nur Massengewächse vergärt man (namentlich im Ausland) in größeren Behältern, meist in 100—200 hl fassenden Zementfässern, die mit Glasplatten ausgelegt sind. Zur Vergärung der Rotweinmaischen dienen fast durchgehends offene, seltener geschlossene Gärbottiche, die gewöhnlich aus Holz, in manchen Großbetrieben des Auslands auch aus Zement hergestellt werden (offene und geschlossene Rotweingärung). Die Gärung ist so zu leiten, daß die im Most vorhandenen Gärungsschädlinge nach Möglichkeit unterdrückt werden. Das sicherste Mittel hierzu, die Sterilisation der Gärflüssigkeit, ist bei der Weingärung unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht anwendbar, weil der Most beim Erhitzen „Kochgeschmack" annimmt. Man verbessert die Weingärung deswegen durch eine Reihe anderer Verfahren, die sämtlich die Herstellung von Gärungsbedingungen erstreben, wie sie zur „natürlichen Hefereinzucht" im Sinne Delbrücks notwendig sind. Zu diesen Maßnahmen gehört zunächst die Durchführung der Gärung unter Luftabschluß. Man versieht die Gärfässer mit Gärtrichtern, welche die Kohlensäure durch eine Sperrflüssigkeit austreten lassen, die Luft vom Inneren des Fasses jedoch abhalten. Es wird damit nicht nur eine Infektion verhindert, sondern auch erreicht, daß sich der Steigraum mit Kohlensäure füllt und in der Gärflüssigkeit Luftmangel sich einstellt. Dadurch wird in kurzer Zeit eine Auslese unter den vorhandenen Gärungsorganismen zugunsten der alkoholbildenden Hefen herbeigeführt. Bei der Rotweinbereitung, wo die geschlossene Gärung noch verhältnismäßig selten angewendet wird und dieser Schutz des Luftmangels fehlt, sind Nebengärungen, besonders das Auftreten von Essigsäure- und Milchsäuregärungen, deshalb auch weit schwerer zu vermeiden. Zur Verbesserung der Mostflora erhöht man in südlichen

Ländern nötigenfalls auch den Säuregehalt der Moste durch Zusätze von Weinsäure, Zitronensäure oder Aepfelsäure. Demselben Zweck dient das Vermischen der Rotweinmaischen mit Gips oder Calciumphosphat (Gipsen, Phosphatage), eine in Deutschland unzulässige Maßregel, die zu einer Steigerung des Säuregehaltes durch chemische Umsetzungen führt. Moste aus faulen Trauben reinigt man zuweilen dadurch von Fremdkeimen, daß man sie schwach einschwefelt und nach dem Absetzen der Trubstoffe in ein neues Faß überzieht. Sehr wesentlich ist für die Reinheit der Gärung die Innehaltung einer bestimmten Gärtemperatur. Sind die Moste zu kalt, dann finden Schimmelpilze, wilde Hefen und gewisse (schleimbildende) Bakterien in ihnen bessere Lebensbedingungen als die Hefen. Dasselbe ist der Fall, wenn die Temperatur des Gärstoffes zu hoch ist. Es werden dann namentlich Essigbakterien und gewisse Milchsäurebakterien (Mannitbakterien) in der Vermehrung begünstigt. Am besten wird die Vergärung bei Temperaturen von 15 bis 25° C durchgeführt. Da in nördlichen Gebieten die Moste meist mit tieferen Anfangstemperaturen in den Keller gelangen, müssen die Gärräume dort geheizt werden. Dabei ist jedoch auf die Entbindung von Gärungswärme zu achten, die um so höhere Temperatursteigerungen herbeiführt, je größer die Gärfässer sind. Nach Wortmann genügt es, die Gärkeller auf 15 bis 18° C anzuheizen. In südlichen Ländern, wie in Südfrankreich, Algier, Argentinien, wo sich die gärenden Maischen infolge der hohen Anfangstemperaturen leicht bis auf 40° C erwärmen, müssen an die Stelle der Heizvorrichtungen Kühlanlagen treten, mit denen sich der Gärstoff selbst auf tiefere Temperaturen bringen läßt; in ihrer Einrichtung gleichen die hierzu benutzten Apparate den im Brauereibetrieb verwendeten Kühlern.

Das Reinzuchtverfahren bei der Weingärung. Durch Marx, Forti, Müller-Thurgau und andere Forscher, besonders aber durch das Verdienst von Wortmann ist in den letzten Jahrzehnten auch in die Weinbereitung das Reinzuchtverfahren mit Erfolg eingeführt worden. Die Auswahl der Hefen geschieht bei der Reinzucht nach physiologischen Merkmalen, nach der Art der Vermehrung, der Gärtätigkeit und des Stoffwechsels der Hefen, daneben aber auch nach feineren Unterschieden, die sich der chemischen Analyse entziehen, aber im Geruch und Geschmack des Weines als „Gärton" zum Ausdruck kommen und deshalb praktisch von großem Werte sind. Da sich in dieser Beziehung sehr viele Verschiedenheiten ergeben haben und festgestellt worden ist, daß das Reinzuchtverfahren in der Praxis sich am besten bewährt, wenn Moste und Hefen aus der gleichen Gegend stammen, ist es nicht ausreichend gewesen, nur eine Art oder nur wenige Typen von Weinhefen in Kultur zu halten, sondern man hat für die verschiedenen Zwecke der Weinbereitung eine sehr große Zahl von Reinheferassen auslesen müssen, die heute von der Geisenheimer Hefereinzuchtstation und anderen Betrieben an die Praxis abgegeben werden. Bewährt haben sich in Deutschland u. a. die Rassen Steinberg, Johannisberg, Assmannshausen und Winningen der Geisenheimer Hefereinzuchtanstalt. Da sich eine wirkliche Reingärung bei der Weinbereitung wegen der Unmöglichkeit der Sterilisation nicht durchführen läßt, hat man auch die Technik bei der Anwendung der Reinhefen etwas ändern müssen. Man hilft sich in der Weise, daß man den frischgekelterten Mosten oder den Maischen die reingezüchteten Hefen in solcher Menge zugibt, daß sie gegenüber den Eigenhefen des Gärstoffs in großer Ueberzahl vorhanden sind und die Fremdkeime schnell unterdrücken. Nach Müller-Thurgau sind zu diesem Zweck die Aussaatmengen so zu bemessen, daß in einen Liter Most etwa 100 Millionen Hefezellen gelangen. Die dazu notwendigen großen Hefenmengen werden erst im praktischen Betrieb mit Hilfe der von den Hefereinzuchtstationen bezogenen Versandhefen herangezüchtet, indem man die Reinzuchten zunächst in 10 bis 100 l sterilen Most oder gezuckerten entgeisteten Wein einsät und unter Verhinderung der Infektion in Gärung kommen läßt. Der so erhaltene „Hefeansatz" dient zum Anstellen der Moste.

Versuche, die Wirkung der Reinhefen durch Pasteurisieren, Filtrieren oder Zentrifugieren der Moste zu verbessern, sind für die Praxis bisher ohne Bedeutung geblieben. Dagegen ist es in den letzten Jahrzehnten namentlich in südlichen Weinbaugebieten üblich geworden, den Gärstoff zur Unterdrückung von Bakterien einzuschwefeln und dann mit Reinhefen zu vergären, die an schweflige Säure angepaßt sind (Sulfit-Hefen).

Gärverlauf und Säurerückgang. Bei Verwendung von Reinhefen beginnt die Gärung unmittelbar nach dem Anstellen mit der Hefe. Bei freiwillig gärenden Mosten vergehen je nach der Temperatur und der Organismenflora 1 bis 3 Tage, bevor sich deutliche Anzeichen von Hefetätigkeit bemerkbar machen. Unter günstigen Verhältnissen setzt bald die stürmische Gärung ein, die gewöhnlich schon in 3 bis 8 Tagen beendet ist. Zu Beginn und während der nun eintretenden Nachgärung wird der angegorene, stark kohlensäurehaltige Most vielfach schon als Federweißer oder

Sauser zum Ausschank gebracht. Alle besseren Weine machen eine langsame, mehrere Wochen anhaltende Nachgärung durch, in deren Verlauf sich die Hefen unter Klärung des Weines als „Trub" (Geläger) allmählich zu Boden setzen. In dem Maße, als dabei die Kohlensäureentwickelung schwächer wird, wächst die Gefahr, daß sich auf der Oberfläche des Jungweins Kahmpilze ansiedeln. Um das zu verhindern, muß der Steigraum der Gärfässer schon zurzeit der Nachgärung mit Wein bis zum Spundloch aufgefüllt werden.

Nach Abschluß der alkoholischen Gärung stellt sich fast in jedem Wein früher oder später eine andere Gärung ein, die ebenfalls unter Kohlensäureentwickelung vor sich geht. Sie wird in der Technik als Säurerückgang oder Säuregärung bezeichnet und beruht im wesentlichen auf der Vergärung der im Wein enthaltenen Aepfelsäure. Verursacht wird sie in der Hauptsache durch gewisse Milchsäurebakterien, von denen der von Seifert untersuchte Micrococcus malolacticus und die neuerdings von Müller-Thurgau und Osterwalder beschriebenen Arten Micrococcus acidovorax, M. variococcus und Bacterium gracile bisher am besten bekannt sind. Sie zerlegen die Aepfelsäure in Milchsäure und Kohlensäure und erniedrigen dadurch den Säuregehalt der Weine ganz wesentlich. Während diese Säureverminderung für weiche Weine nicht vorteilhaft ist, bedeutet sie für saure Weißweine stets eine Veredlung. Die besseren Mosel- und Saarweine verdanken die Abrundung der Säure und die prickelnde Frische, die sie gewöhnlich noch auf der Flasche annehmen, im wesentlichen jedenfalls nur diesem Vorgang. Da die Züchtung der säurevergärenden Bakterien im großen noch nicht gelungen ist, läßt sich der biologische Säurerückgang im Weine willkürlich noch nicht hervorrufen. Die Praxis ist darauf angewiesen, ihn durch Maßregeln zu befördern, die für die säurevergärenden Bakterien günstige Lebensbedingungen schaffen (warme Lagerung, Aufrühren der Hefe, später Abstich und Vorsicht beim Einschwefeln).

Abstich und Ausbau des Weines. Ist die Nachgärung beendet, dann wird der Jungwein von der Hefe in ein anderes Faß abgezogen, oder, wie der Fachausdruck lautet, abgestochen. Die Abstichzeit wird in der Praxis rein erfahrungsgemäß bestimmt, kann aber nach dem physiologischen Zustand der im Trub enthaltenen Hefen mit größerer Sicherheit festgelegt werden. Mit dem Abstich ist die Entwicklung des Weines noch nicht abgeschlossen. Es folgt darauf im Lagerfaß die sogenannte „Schulung" oder der „Ausbau" des Weines, bei dem der Wein unter Sauerstoffaufnahme eine Reihe rein chemischer und physikalischer Veränderungen erleidet, die man durch „Einbrennen" (Einschwefeln) der Weine und wiederholte Abstiche in bestimmter Weise beeinflußt. Daneben betätigen sich am Ausbau des Weines in wesentlichem Grade aber auch die Gärungsorganismen. Landweine kommen meist schon nach 6 bis 12 Monaten zum Ausschank (neuer Wein, Heuriger), gute Tischweine werden dagegen erst nach 2 bis 3 Jahren, hervorragende Gewächse oft erst nach 6 bis 10 Jahren flaschenreif. Stets bleiben die Weine auch in der Flasche nur eine gewisse Anzahl von Jahren auf der Höhe ihrer Entwickelung, um dann in der Güte wieder zurückzugehen.

Die chemischen Umsetzungen bei der Weingärung. Von den chemischen Umwandlungen, die sich bei der Weingärung vollziehen, ist der wichtigste Vorgang die Spaltung des Zuckers in Alkohol und Kohlensäure. Gegenüber der theoretisch zu berechnenden Ausbeute werden in der Praxis der Weingärung im günstigsten Falle nur 46 Gewichtsteile Alkohol aus 100 Teilen Invertzucker erzielt, was darauf zurückzuführen ist, daß ein Teil des Zuckers zum Aufbau neuer Hefezellen, zur Unterhaltung der Hefeatmung und zum Stoffwechsel anderer Organismen verbraucht wird. Der Zucker verschwindet bei der Gärung je nach seiner ursprünglichen Menge entweder ganz oder teilweise, weil die Hefetätigkeit durch den entstandenen Alkohol gehemmt wird, sobald auf je 100 ccm Most 29 bis 30 g Zucker vergoren, d. h. etwa 14 g Alkohol gebildet sind. In der Regel entstehen in den gärenden Mosten aber nur 10 bis 12 Gew.-% Alkohol. In nicht gespriteten süßen Ausleseweinen ist der Alkoholgehalt noch niedriger (6 bis 9 Gew.-%), weil bei der Vergärung sehr süßer Moste auch die hohe Saftkonzentration das Gärvermögen der Hefen beeinträchtigt. Die Nebenerzeugnisse der Alkoholgärung, wie das Glycerin, die Bernsteinsäure, die flüchtige Säure und die als Fuselöle bezeichneten Verbindungen machen sich im Wein mit seinem feinen Geschmackston meist deutlich bemerkbar und sind hier in höherem Grade wertbestimmend als beim Bier. So verleiht das Glycerin dem Wein eine gewisse Vollmundigkeit und Abrundung und auch die Bernsteinsäure und die flüchtige Säure können im Geschmack des Weines unter Umständen zur Geltung kommen. Die organischen Säuren nehmen im Verlauf der Gärung durch den erwähnten Zerfall der Aepfelsäure, zum Teil auch durch die Abscheidung schwerlöslicher Salze der Weinsäure stets ab. Die Menge der stickstoff-

haltigen Verbindungen, die für die Ernährung der Hefen von großer Bedeutung sind, vermindert sich während der Gärung anscheinend in geringem Maße, kann aber nachträglich wieder ansteigen, wenn der Abstich zu spät erfolgt, sodaß aus den abgestorbenen Hefezellen Stickstoffverbindungen in den Wein übertreten können. Die Verminderung des Aschengehalts der Moste durch die Hefe ist unwesentlich; außerordentlich wichtig für den Wert des Weines ist dagegen die während der Gärung und des Ausbaus der Weine sich vollziehende Bukettbildung. Die Stoffe, die daran beteiligt sind, kennen wir noch nicht genau, doch steht fest, daß sie sich zusammensetzen aus Buketten, die bereits in der Rebe vorhanden sind (Traubenbukette) und Riechstoffen, die von den Hefen erst während der Gärung erzeugt werden (Gärungsbukette).

Mängel, Fehler und Krankheiten des Weines. Die Mängel des Weines beruhen auf einer ungeeigneten Zusammensetzung der Moste. Bei deutschen Weinen selten, bei Weinen südlicher Gebiete dagegen sehr häufig ist der Säuremangel, der durch Zusatz von Weinsäure oder Zitronensäure am leichtesten behoben wird, in Deutschland aber nur durch Verschnitt mit säurereichen Weinen ausgeglichen werden darf. Häufiger leiden deutsche Weine an Alkoholmangel oder an Ueberschuß von Säure oder an beiden Mängeln zugleich. Abhilfe kann durch Zusätze von Zucker oder Zuckerwasser zum Most oder Wein und durch Entsäuern mit kohlensaurem Kalk geschaffen werden. Wenn die „Zuckerung" erst beim Wein erfolgt, ist sie verbunden mit einer Umgärung des Weines, die sich in ähnlicher Weise vollzieht wie die Gärung des Mostes, jedoch stets unter Zugabe von größeren Mengen reingezüchteter, gegen Alkohol widerstandsfähiger Hefe.

Weinfehler beruhen auf ungewöhnlichen, meist ohne Mitwirkung von Gärungserregern vor sich gehenden chemischen Veränderungen des Weines. Am häufigsten sind das Schwarzwerden, hervorgerufen durch eine Ausscheidung von Ferritannat in weichen Weinen, das Rahnwerden, eine wahrscheinlich durch Oxydasen veranlaßte Neigung der Weißweine zu brauner Färbung und Trübung, das Braunwerden der Rotweine, angeblich auf denselben Ursachen beruhend und der Böckser, bedingt durch die Anwesenheit von Schwefelwasserstoff, der durch die Tätigkeit gewisser Hefen und anderer Organismen bei der Gärung entsteht, wenn die Moste freien Schwefel oder Sulfate enthalten.

Weinkrankheiten sind fehlerhafte Veränderungen des Weines, die ausschließlich durch die Tätigkeit lebender Organismen zustandekommen. So wird das Kahmigwerden durch die Entwickelung von Kahmpilzen, der Essigstich durch die Tätigkeit von Essigbakterien hervorgerufen, wenn die Weine mit Luft in Berührung stehen. Der Milchsäurestich und die Mannitgärung werden verursacht durch verschiedene Arten von Milchsäurebakterien aus dem Verwandtenkreise des Bacterium mannitopoeum M. Th. Das Zähewerden verschulden neben gewissen Torulaceen (Schleimhefen) und Fadenpilzen (Dematium pullulans) bestimmte, noch nicht näher bekannte Bakterien. Das Bitterwerden der Rotweine beruht auf einer durch Gärungsorganismen verursachten Bildung von Bitterstoffen (Oxydationsprodukte von Gerbstoffabkömmlingen, vielleicht auch Aldehydammoniakharz oder Acroleïnharz). Das Umschlagen, (franz.: tourne) wird jedenfalls durch Bakterien veranlaßt, die vermutlich zum Formenkreis des B. mannitopoeum gehören.

6. Schaumweine. Echte Schaumweine werden aus Claretweinen (Weine aus weißgekelterten, roten Trauben) oder aus leichten Weißweinen durch Flaschengärung hergestellt. Man baut die als Rohstoff dienenden Stillweine zunächst vollständig aus und versetzt sie dann nach einem in großem Maßstabe durchgeführten Verschnitt (Mischung) mit berechneten Mengen von Zucker, Alkohol und Tannin. Der gezuckerte Wein wird mit einem aus reingezüchteten Weinhefen bereiteten Hefeansatz angestellt und, sobald sich die ersten Anzeichen von Gärung bemerkbar machen, in starkwandige Flaschen abgefüllt. Die bei der Gärung sich bildende Hefe wird durch Rütteln der Flaschen allmählich auf den Stopfen gebracht und später durch Lösen des Stopfens (Degorgieren) ausgespritzt. Nach einem Zusatz von Likör, einer Mischung aus Zucker und Wein (Dosage) werden die Flaschen von neuem verkorkt und unter Drahtverschluß gebracht. Die Vorteile des Reinzuchtverfahrens liegen bei der Schaumweinbereitung so offensichtlich zutage wie bei keinem anderen Zweige der Weinbereitung. Durch die Reinhefen wird die Flaschengärung gegen Störungen sichergestellt und wesentlich abgekürzt, die Dosierung erleichtert, das Rütteln und Degorgieren schneller durchgeführt und die Gewähr geboten, daß man reintönige Weine von gleichbleibendem Gärton erhält.

7. Obst- und Beerenweine. Bei der Obst- und Beerenweinbereitung findet im wesentlichen dieselbe Gärtechnik Anwendung wie bei der Herstellung von Traubenweinen; nur ist dabei auf die Maßregeln zur Verbesserung der Trubflora der Moste erhöhtes Gewicht zu legen, weil die Fruchtsäfte verhältnismäßig wenig Alkoholhefen, dagegen sehr viel Apikulatushefen und Bakterien enthalten und durch ihre Zusammensetzung die Entwickelung der Alkoholhefen weniger begünstigen als die Traubensäfte. Daher ist es eigentlich erst seit der Einführung des Reinzuchtverfahrens möglich geworden wirklich reintönige Obst- und Beerenweine herzustellen. Zur Vergärung der Fruchtsäfte werden entweder Traubenweinhefen oder besondere Obstweinhefen benutzt, wie sie in erster Linie Müller-Thurgau reingezüchtet hat. Die Säfte gewisser Obst-

sorten, wie die der Heidelbeeren und Preißelbeeren, pflegt man vor der Gärung mit stickstoffhaltigen Hefenährsalzen (Chlorammonium) zu versetzen, weil sie zu wenig assimilierbare Stickstoffverbindungen enthalten, um die Hefen hinreichend damit zu versorgen.

8. Palmwein, Pulque. Aus den Blutungssäften verschiedener Palmen (Cocos, Elaeïs, Attalea, Mauritia, Borassus, Arenga, Caryota) wird in den Tropen Palmwein (Bourdon, Tari) gewonnen. Zur Darstellung aus Arenga saccharifera wird der männliche Blütenstand mehrere Tage lang mit Stöckchen geklopft und dann am Grunde abgeschnitten. Der aus der Wundfläche ausfließende zuckerreiche Saft wird aufgefangen und der Selbstgärung überlassen. In anderen Fällen werden die Palmen an den aufschießenden den Trieben einfach angestochen. Ueber den Gärungserreger und den Alkoholgehalt der Palmweine ist nichts Näheres bekannt. Der in Tripolis unter der Bezeichnung „Lakmi" oder „Lackbi" von den Arabern hergestellte Palmwein soll nach Martelli alkoholfrei sein. Ein Getränk gleicher Art ist die Pulque, die man in Mexiko aus dem Saft der Agave americana L. gewinnt, indem man zur Zeit der Blütenentwicklung die jugendlichen Schaftanlagen entfernt und die in der Nähe der Wunde stehenden Blätter zu einer Art Urnen zusammenbindet. Der in diese natürlichen Sammelbehälter ausfließende Blutungssaft wird durch heberartige Röhren in Gefäße abgeleitet und in großen Kufen der Gärung überlassen. Kräftige Pflanzen mit Blättern von etwa 3 m Länge sollen täglich 4 bis 5 l Saft liefern, womit sich bei der gewöhnlichen Länge der Blutungsdauer eine Gesamtausbeute von etwa 1000 bis 1100 l ergibt. Durch Vergärung einer Mischung von Agavensaft, Zucker und Wasser wird der Tepache erhalten. Aus dem Safte der gerösteten Knospen und der jungen Blätter gewinnt man durch Gärung den sehr alkoholreichen Mescal.

9. Met. Maltonwein. Die aus dem Altertum überlieferte, in manchen Ländern heute noch übliche Herstellungsart von Met beschränkt sich darauf, Mischungen von Honig und Wasser mit oder ohne Zusatz von Gewürzen der Selbstgärung zu überlassen. Schon im Mittelalter ist dieses Verfahren aber durch das Aufkochen der Honigmoste mit Hopfen und durch die Verwendung von Bierhefe als Gärungserreger verbessert worden. Heute werden in der Schweiz, in Frankreich und in anderen Ländern aus Honig trockene und süße Honigweine hergestellt, wobei man mit Vorteil von dem Reinzuchtverfahren Gebrauch macht und den Erfolg der Gärung noch durch Zusatz von Weinsäure und Hefennährsalzen sicherstellt.

Zur Darstellung von Maltonwein werden maltosereiche Gerstenmalzwürzen von 17 bis 22° B nach dem Verfahren von Sauer mit reingezüchteten Milchsäurebakterien angesäuert, dann unter Zusatz von eingedickter Würze mit großen Mengen einer Südweinhefe in Gärung gebracht. Unter wiederholtem Zusatz von Malzextrakt und Zucker erzielt man schließlich ein Getränk von 16 bis 18 Maß-% Alkohol, das durch weitere Kellerbehandlung zu einem gewissen Südweinen (Sherry, Tokajer) ähnlichen Getränk ausgebaut wird.

Literatur. *a) Bier und bierähnliche Getränke.* **F. B. Ahrens,** *Chemische Technologie der landwirtschaftlichen Gewerbe. Berlin 1905.* — **Bau,** *Bierbrauerei 1911.* — **M. Delbrück,** *Brauereilexikon. Berlin 1910.* — **E. Chr. Hansen,** *Untersuchungen aus der Praxis der Gärungsindustrie. 1. und 2. Heft. München.* — **F. Lafar,** *Handbuch der technischen Mykologie, Bd. 4 u. 5. Jena 1913.* — **Leyser-Heiss,** *Die Malz- und Bierbereitung. 11. Aufl. 1910.* — **P. Lindner,** *Mikroskopische Betriebskontrolle in den Gärungsgewerben, 5. Aufl., Berlin 1909.* — **C. J. Lintner,** *Grundriß der Bierbrauerei. Berlin 1910.* — **Neuville,** *Les ferments industriels de l'Etrême-Orient. Paris 1902.* — **Prior,** *Taschenbuch für Brauerei und Malzindustrie. 1910.* — **F. Schönfeld,** *Die Herstellung obergäriger Biere. Berlin 1902.* — **J. E. Thausing,** *Die Theorie und Praxis der Malzbereitung und Bierfabrikation, 6. Aufl., Leipzig 1907.* — **Schifferer,** *Mälzerei- und Brauereibetriebskontrolle 1911.* — **H. Will,** *Biologische Untersuchung und Begutachtung von Bierwürze usw. München 1910.*

b) Brennerei und Preßhefe. **H. Briem,** *Die Rübenbrennerei. Wien 1888.* — **M. Bücheler,** *Leitfaden für den landwirtschaftlichen Brennereibetrieb. 1898.* — **C. Busche,** *Die Praxis der Lufthefefabrikation. Stolp 1898.* — **D. A. Cluss,** *Brennerei. Hannover 1898.* — **Delbrück-Märker,** *Anleitung zum Brennereibetrieb. Berlin 1909.* — **Donath-Gröger,** *Kurzgefaßtes Lehrbuch der Spiritusfabrikation. Leipzig-Wien 1908.* — **O. Durst,** *Handbuch der Preßhefefabrikation, 2. Aufl. Berlin 1896.* — **Fritsch und Guillemin,** *Traité de Distillation des Produits agricoles et industriels.* — **E. Hausbrand,** *Die Wirksamkeit der Rektifizier- und Destillierapparate. Berlin 1903.* — **W. Henneberg,** *Gärungsbakteriologisches Praktikum usw. Berlin 1909.* — *Kalender für Kornbrenner und Preßhefefabrikanten. Berlin.* — **R. Kusserow,** *Der Brennereibetrieb. Berlin 1900.* — **M. Letzring,** *Die landwirtschaftliche Brennerei. Berlin 1908.* — **Märker-Delbrück,** *Handbuch der Spiritusfabrikation. 9. Aufl. Berlin 1908.* — *Mykologie der Brennerei und der Preßhefenfabrikation in Lafars Handbuch der technischen Mykologie, Bd. 5. Jena 1913.* — **Dal-Piaz,** *Die Kognak- und Weinspritfabrikation. Wien 1891.* — **Sébastian,** *Guide pratique du fabricant d'alcools et du Distillateur-Liquoriste.* — **M. Stenglein,** *Betriebsanleitung für Kornbranntweinbrennerei. Berlin 1890.*

c) Wein. **A. v. Babo und E. Mach,** *Handbuch des Weinbaues und der Kellerwirtschaft,*

Bd. 2, 4. Aufl. Berlin 1910. — **Barth- von der Heide,** *Die Obstweinbereitung mit besonderer Berücksichtigung der Beerenobstweine, 7. Aufl. Stuttgart 1913.* — **Behrens und Kroemer,** *Mykologie der Weinbereitung in Lafars Handbuch der technischen Mykologie, Bd. 5, Jena 1913.* — **P. Kulisch,** *Anleitung zur sachgemäßen Weinverbesserung. Berlin 1909.* — **J. Löschnig,** *Die Obstweinbereitung. Wien und Leipzig 1911.* — **R. Meissner,** *Des Küfers Weinbuch. Stuttgart 1909.* — **Müller-Thurgau und Osterwalder,** *Die Bakterien im Wein und Obstwein. Jena 1913.* — **J. Nessler (K. Windisch),** *Die Bereitung, Pflege und Untersuchung des Weines. Stuttgart 1908.* — **Windisch,** *Die chemischen Vorgänge beim Werden des Weines. Stuttgart 1906.* — **J. Wortmann,** *Die wissenschaftlichen Grundlagen der Weinbereitung und Kellerwirtschaft. Berlin 1905.*

K. Kroemer.

b) Cellulosegärung.

1. Zersetzung typischer Cellulose durch Bakterien. 2. Charakter der Gärung. 3. Wasserstoff- und Methangärung der Cellulose und ihre Urheber. 4. Cellulase. 5. Chemische Charakteristik beider Cellulosegärungsprozesse. 6. Vergleichende Intensität der natürlichen und Laboratoriumsgärung der Cellulose. 7. Cellulosezersetzung in Pflanzengeweben. 8. Cellulosezersetzung durch Denitrifikationsmikroben, einige aerobe Bakterien und Schimmelpilze. 9. Humifikation und Karbonisation von organischen Ueberresten. 10. Die Rolle der die Cellulose zersetzenden Mikroben bei den Verdauungsprozessen von Pflanzenfressern. 11. Technische Anwendung des Prozesses.

1. Zersetzung typischer Cellulose durch Bakterien. Der Grundstoff von Pflanzenüberresten besteht aus Cellulose. Das Studium der verschiedenen Arten ihrer Zersetzung ist zweifellos von hohem wissenschaftlichem Wert und nicht geringerer praktischer Bedeutung. Ueberall, wo sich in großer Menge Pflanzenüberreste ansammeln, im Boden, Schlamm, Mist, im Darmkanal von Pflanzenfressern usw., findet auch energische Cellulosegärung statt. Man braucht nur den Schlamm am Boden eines Teiches ein wenig aufzuwühlen, um sofort Ausscheidung von Sumpfgas hervorzurufen, was den besten Beweis für die sich hier abspielenden Gärungsprozesse, vor allem die Cellulosegärung, abgibt.

2. Charakter der Gärung. Die chemische Charakteristik der Cellulose, des Grundelementes von Pflanzenmembranen, ist ziemlich unbestimmt. Neben typischer Cellulose, deren Repräsentant reines schwedisches Papier ist, sind in Zellenwandungen auch andere Cellulosen enthalten, die sich sowohl ihrer Natur, als auch ihrer verschiedenen Widerstandsfähigkeit gegen Mikrobenwirkung nach unterscheiden. So werden z. B. Hemicellulosen, die ein anderes Molekulargewicht aufweisen und bei der Hydrolyse auch andere Zuckerarten ergeben wie die Cellulose, durch Mikroben leichter zersetzt wie diese.

Die gegenwärtig zur Verfügung stehenden Ergebnisse beziehen sich hauptsächlich auf die Zersetzung der typischen Cellulose ($C_6H_{10}O_5$), die sich durch Einwirkung von Jod und Schwefelsäure, sowie von Chlorzinkjod blau färbt und sich in Schweizers Reagens (Ammoniaklösung von Kupferoxyd) ganz und gar löst.

Um Cellulosegärung hervorzurufen, infizierte Omeliansky mit Schlamm oder Mist langhalsige Kolben, die Stückchen von Filtrierpapier und Kreide enthielten und bis oben mit einer Lösung von folgender Zusammensetzung angefüllt waren: 1 g Ammoniumphosphat; 1 g Kaliumphosphat; 0,5 g Magnesiumsulfat; Kochsalz in Spuren; 1000 g destilliertes Wasser.

Nach einer oder zwei Wochen begann bei 35° C im Kolben Gärung mit Säurebildung und Gasausscheidung (CO_2 und H_2 oder CO_2 und CH_4). Die anfangs klare Lösung begann hierbei sich zu trüben, das am Kolbenboden liegende Filtrierpapier aber wurde weich, nahm gelbliche Färbung an, verwandelte sich an der Oberfläche in schleimige Substanz und wurde allmählich immer mehr und mehr durch Mikroben zersetzt, indem es in einzelne feine Fäserchen zerfiel. Nicht selten waren die Papierstreifen gleichsam wie von Würmern angefressen und mit kleinen runden Oeffnungen durchsetzt, den Stellen, wo sich hauptsächlich die Mikroben angesammelt hatten, entsprechend (Fig. 1). Schon nach zwei bis drei Ueberimpfungen



Fig. 1. Streifen von Filtrierpapier, welche durch Cellulosegärung durchlöchert worden sind. Natürliche Größe. Nach Omeliansky.

findet unter den erwähnten Bedingungen eine merkliche Anreicherung mit dem spezifischen Erreger des Prozesses statt: die Ueberbleibsel des zur Hälfte zersetzten Papiers sind allerseits mit ziemlich langen, dünnen, ein wenig ausgebogenen Bazillen übersät, die am einen Ende eine runde Spore aufweisen, deren Durchmesser den des Bazillus um ein Bedeutendes übertrifft (Trommelschlägerstäbchen).

3. Wasserstoff- und Methangärung der Cellulose und ihre Erreger. Um die Kultur von nicht sporentragenden Beimengungen zu befreien, erhitzt man sie im Laufe einer Viertelstunde auf 70—75° C. Hierbei macht sich ein interessantes Verhalten bemerkbar. Führt man unter den oben angegebenen Bedingungen die Ueberimpfungen ohne Erhitzen aus, so stellt sich gewöhnlich Methangärung der Cellulose ein, die Methan- und Kohlensäureausscheidung zur Folge hat. Wird jedoch eine der ersten Ueberimpfungen pasteurisiert (75°—15′), so findet in der Regel Wasserstoffgärung mit Wasserstoff- und Kohlensäureausscheidung statt.

Die Erreger beider Cellulosegärungen, die in den Figuren 2 und 3 in ihren charakteristischen Entwickelungsstadien abgebildet sind, stehen morphologisch einander sehr nahe, unterscheiden sich jedoch ein wenig in ihren Dimensionen: der Bazillus der Wasserstoffgärung, Bacillus cellulosae hydrogenicus, ist etwa $1\frac{1}{2}$ mal so groß, wie der Bazillus der Methangärung,

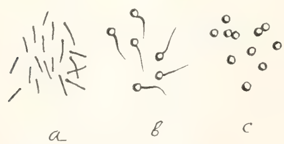


Fig. 2. Bacillus cellulosae hydrogenicus.

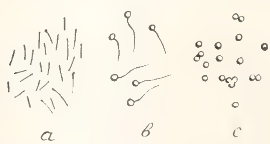


Fig. 3. Bacillus cellulosae methanicus.

Bacillus cellulosae methanicus. Der Durchmesser des Wasserstoffbazillus beträgt etwa 0,5 μ, der des Methanbazillus etwa 0,3 μ; die Sporen jenes messen etwa 1,5 μ, die dieses etwa 1 μ. Ueberaus typisch sind die sporenbildenden Zellen beider Bazillen in Form von Trommelschlägern. In keinem ihrer Entwickelungsstadien findet Blaufärbung der Bazillen durch Jod statt. Das Fehlen der Granulosereaktion unterscheidet sie aufs schroffste von dem Bacillus amylobacter, der früher fälschlich als der Erreger der Cellulosegärung angesehen wurde.

4. Cellulase. Beide beschriebenen Mikroben gehören zur Gruppe der Buttersäurebakterien, da sie eine anaerobe Cellulosezersetzung nach dem Typus der Buttersäuregärung hervorrufen. Dieser Prozeß beginnt wahrscheinlich mit Celluloselösung unter Einwirkung der durch diese Bakterien ausgeschiedenen Cellulase, d. h. eines die Cellulose saccharifizierenden Enzyms.

5. Chemische Charakteristik beider Cellulosegärungsprozesse. Der hierbei gebildete Zucker geht weiter in Buttersäuregärung über, wobei sich Butter- und Essigsäure entwickeln und Gase, Kohlensäure und Methan oder Kohlensäure und Wasserstoff, ausgeschieden werden.

Beide Gärungen gehen mit Wärmeentwickelung Hand in Hand, die ungefähr der bei der Alkoholgärung gleichkommt.

6. Vergleich der Intensität der natürlichen und der Laboratoriumsgärung der Cellulose. Die Intensität der Laboratoriumsgärung bleibt im Vergleich zu der Energie der Cellulosegärung unter natürlichen Bedingungen, z. B. im Misthaufen (Versuche von Schlösing) nicht nur nicht zurück, sondern übertrifft sie vielmehr, soweit man aus dem Vergleich der Methanquantitäten schließen kann, die im Laufe einer Stunde von 1 g Cellulose in beiden Fällen ausgeschieden werden. Die Wasserstoffgärung der Cellulose läuft etwas langsamer ab als die Methangärung.

7. Cellulosezersetzung in Pflanzengeweben. Die Mikroben der Cellulosegärung zersetzen die in Pflanzengeweben enthaltene Cellulose fast ebenso leicht wie die freie. Wirkt man mit dem Erreger der Methangärung auf Leinstroh ein, so beobachtet man vollständigen Schwund der Bastbündel (Fig. 4).

8. Cellulosezersetzung durch Denitrifikationsmikroben, einige aerobe Bakterien und Schimmelpilze. Van Iterson hat nachgewiesen, daß in Gegenwart von Nitraten die anaerobe Cellulosezersetzung unter Einwirkung von Denitrifikationsbakterien mit Stickstoff- und Kohlensäureausscheidung stattfinden kann. Die Cellulose wird auch durch einige aerobe Arten zersetzt, namentlich durch einen braunen Pigmentbazillus, den Bacillus

ferrugineus in Symbiose mit einer anderen Art, dem gelben Micrococcus (Van Iterson). Unter aeroben Bedingungen wird die Cellulose auch durch einige Schimmelpilze, namentlich Mycogone puccinioides und Botrytis vulgaris zersetzt.

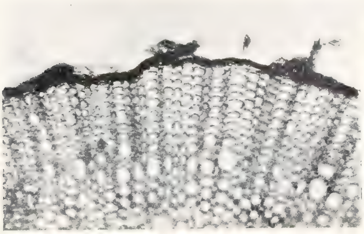


Fig. 4. Querschnitt durch einen Flachsstengel, welcher der Einwirkung von Cellulosebakterien ausgesetzt war und dadurch seine Bastfasern vollständig eingebüßt hat.

9. Humifikation und Karbonisation von organischen Ueberresten. In unmittelbarem Zusammenhang mit der Cellulosezersetzung steht der Prozeß der Humifikation von organischen Ueberresten, der für das gesamte organische Leben von größter Bedeutung ist, weil die humusreichen Bodenarten sich zugleich durch ihre große Fruchtbarkeit auszeichnen. Die Bildung braungefärbter Produkte von unbestimmtem Bestande — sie sind stets stickstoffhaltig — aus Stroh, Heu, welken Blättern usw. ist hauptsächlich unter Einwirkung von Oxydationsprozessen zu beobachten, die unter freiem Luftzutritt und unter Einwirkung von Schimmelpilzen und Bakterien ablaufen. Dieser Prozeß ist in bakteriologischer Beziehung bis jetzt wenig erforscht. Nach Beijerinck nimmt an der Humifikation organischer Substanzen das Streptothrix chromogena, ein Bakterium mit scharf ausgeprägter Oxydationsfähigkeit, regen Anteil, das dem Boden seinen charakteristischen Geruch verleiht. Die Karbonisation organischer Ueberreste, d. h. ihre Umwandlung in kohlenstoffreichere Verbindungen oder in fast reine Kohle, hatte gleichfalls Mikrobentätigkeit in geologischen Zeitabschnitten zur Grundlage. Man kann annehmen, daß die Cellulose von Pflanzenüberresten bei diesen Prozessen durch Bakterien unter Kohlenstoff-, Kohlensäure- und Methanausscheidung zersetzt wurde, und zwar nach folgender Gleichung:

$$2\,C_6H_{10}O_5 = 2\,C + 5\,CO_2 + 5\,CH_4.$$

10. Die Rolle der die Cellulose zersetzenden Mikroben bei den Verdauungsprozessen von Pflanzenfressern. Im Darmkanal von Pflanzenfressern, der sich durch seine bedeutende Länge auszeichnet, werden bis an 75 % der mit der Nahrung aufgenommenen Cellulose durch Bakterien zersetzt und von dem Organismus ausgenutzt. Auf die hierbei sich abspielenden Gärungsprozesse deutet die große Menge von ausgeschiedenen Gasen hin, die Methan und Wasserstoff enthalten. Die Cellulosezersetzung ist auch noch in der Beziehung für die Verdauung von Wert, als durch die Zersetzung der Zellenmembranen die in den Pflanzenzellen enthaltenen Eiweißsubstanzen der Einwirkung von Verdauungssäften zugänglich und für den Organismus ausnutzbar werden.

11. Technische Anwendung des Prozesses. Die technische Bedeutung der Cellulosegärung beschränkt sich fürs erste auf ihre Anwendung zur Stärkegewinnung aus Kartoffeln nach Völckers Methode, wobei die Zellenhäute durch Bakterien zersetzt werden. Diese Gärung spielt auch bei der Zubereitung von braunem Heu, sowie bei den Gärungsprozessen eine Rolle, die in den Fäulnisbassins (Septic-Tanks) bei biologischer Abwässerreinigung stattfinden. In all diesen Fällen benutzt man die auf natürlichem Wege entstehende Cellulosegärung.

Literatur: ***Hoppe-Seyler,*** *Ueber die Gärung der Cellulose mit Bildung von Methan und Kohlensäure. Z. f. physiol. Chemie. Bd.* **10**, *1886.* — ***van Jterson,*** *Zentralbl. für Bakt. 2. Abt., Bd.* **11**, *1904.* — ***W. Omeliansky,*** *Ueber die Gärung der Cellulose. Zentralbl. f. Bakt. 2 Abt., Bd.* **8**, *1902.* — ***Derselbe,*** *Ueber die Trennung der Wasserstoff- und Methangärung der Cellulose. Bd.* **11**, *1904 und Bd.* **12**, *1904.* — ***Schloesing,*** *Sur la fermentation forménique du fumier. C. r. de l'Ac. Bd.* **109**, *1889.* — ***van Senus,*** *Bijdrage tot de kennis der cellulosegisting, Leyden 1899 (Referat in Kochs Jahresb. Bd.* **1**, *1890).* — ***van Tieghem,*** *Bull. de la Soc. Bot. de France. Bd.* **24**, *1877; Bd.* **26**, *1879 und Bd.* **28**, *1881.* — ***Derselbe,*** *Sur la fermentation de la cellulose. C. r. de l'Ac. Bd.* **88**, *1879.* — ***Derselbe,*** *Identité du Bacillus Amylobacter et du Vibrion butyrique de M. Pasteur. Bd.* **89**, *1879.* — ***Zuntz,*** *Bemerkungen über die Verdauung und den Nährwert der Cellulose. Pflügers Archiv. Bd.* **49**, *1891.* — ***W. Omeliansky,*** *Die Cellulosegärung. Handb. d. techn. Mykologie. Bd.* **3**, *9. Kap., S. 245—68.*

W. Omeliansky.

c) Gärungen, welche Entwickelung organischer Säuren zur Folge haben.

Eines der gewöhnlichsten Produkte, welche sich bei Kohlehydrat- und Alkoholgärung bilden, sind organische Säuren — Essig-, Milch-, Buttersäure u. a. In einigen Fällen werden diese Säuren nur in verschwindender Quantität als sekundäres Reaktionsprodukt gebildet (z. B. Bernsteinsäure bei Alkoholgärung), dagegen erscheinen sie in anderen Fällen als quantitativ vorwiegendes Endprodukt. Zu derartigen Gärungsprozessen, welche ausgiebige Entwickelung organischer Säuren zur Folge haben, gehören die Essigsäure-, Milchsäure-, Buttersäuregärung und einige andere, weniger verbreitete Prozesse (die Oxalsäure-, Zitronensäuregärung). Diese Gärungsprozesse unterscheiden sich ihrem Grundtypus nach wesentlich voneinander. Während die Essigsäure-, Oxalsäure- und Zitronensäuregärung zum Typus der sogenannten Oxydationsgärungen, welche unter ausgiebigem Luftzutritt verlaufen, gehören, erscheint die Buttersäuregärung als typisches Beispiel eines streng anaeroben Prozesses, welcher nur bei Ausschluß von freiem Luftsauerstoff abläuft. Ein Zwischenglied zwischen diesen beiden Prozessen bildet die Milchsäuregärung, welche zu den bedingt anaeroben Prozessen gehört, d. h. sowohl unter Luftzutritt, als auch unter Luftabschluß verlaufen kann. Wir wollen nun alle diese hauptsächlichsten Gärungstypen im speziellen betrachten.

Oxydationsgärungen.

1. Die Essigsäuregärung. 2. Die Isolierung der Essigsäuregärungserreger und deren Eigenschaften. 3. Französischer und deutscher Modus der Essigproduktion. 4. Die Oxalsäuregärung. 5. Die Zitronensäuregärung.

Die Oxydation von Aethylalkohol zu Essigsäure und von Zucker zu Oxal- und Zitronensäure stellt Oxydationsgärungsprozesse, welche mit Wärmeproduktion Hand in Hand gehen und massenhafte Verarbeitung des Ausgangsproduktes als charakteristisches Merkmal aufweisen, dar. In sämtlichen drei Fällen dient die Oxydationsreaktion den Mikroben als Energiequelle und muß als ein eigenartig verlaufender Atmungsprozeß angesehen werden. Die hierbei entstehenden organischen Säuren erscheinen nur als intermediäre Oxydationsprodukte, welche bei weiter andauernder Mikrobeneinwirkung unter Kohlensäure- und Wasserbildung bis zu Ende verbrannt werden können.

1. Die Essigsäuregärung. Essigsäure wird bei verschiedenen Gärungsprozessen bald als Haupt-, bald aber als Nebenprodukt gewonnen. Kleine Mengen derselben entstehen bei Alkohol-, Milchsäure- und Buttersäuregärung, sowie bei Fäulnisprozessen. Die bei weitem ausgiebigste Produktion von Essigsäure ergibt sich bei der Essigsäuregärung, d. h. bei der Oxydation von Aethylalkohol durch eine besondere Gruppe von Oxydationsbakterien, die Essigsäurebakterien. Der Aethylalkohol wird durch dieselben anfangs zu Acetaldehyd, letzterer sodann zu Essigsäure oxydiert:

$$\underset{\text{Aethylalkohol}}{C_2H_6O} + O = \underset{\text{Acetaldehyd}}{C_2H_4O} + H_2O$$
$$\underset{\text{Acetaldehyd}}{C_2H_4O} + O = \underset{\text{Essigsäure}}{C_2H_4O_2}$$
$$C_2H_6O + O_2 = C_2H_4O_2 + H_2O$$

Die ersten Angaben über Essigsäuregärung kommen aus dem Altertum. Schon bei **Herodot** finden wir dieselbe erwähnt. Dem Augenmerk der Beobachter konnte die Säuerung schwacher Alkoholgetränke mit Essigentwickelung und der jedesmaligen Bildung einer besonderen Membran, welche in dem Prozeß unzweifelhaft eine Rolle spielt, an der Oberfläche der Flüssigkeit nicht entgehen.

2. Die Isolierung der Essigsäuregärungserreger und deren Eigenschaften. Die Erreger dieses Prozesses sind in der Natur sehr verbreitet, sie finden sich häufig im Staube und an der Oberfläche reifer Weintrauben, mit denen zusammen sie in den Weinmost, dessen Säuerung und Zersetzung sie hervorrufen, geraten. Als Verbreiter von Essigsäurebakterien dienen nicht selten Fliegen (*Musca cellaris*).

Essigsäuregärung entsteht gewöhnlich spontan, wenn man eine Zeit lang bei 30 bis 35° ein offenes Gefäß mit leicht angesäuerter alkoholischer Flüssigkeit, die nicht mehr als 14% Alkohol enthält, z. B. mit Bier oder verdünntem Weine, stehen läßt. Nach ein bis zwei Tagen bedeckt sich die Flüssigkeitsoberfläche mit einer weißgrauen dünnen Haut, welche aus Essigsäurebakterien besteht. Je mehr sich die Haut entwickelt, desto geringer wird der Alkoholgehalt der Flüssigkeit und desto mehr wächst diesem parallel die Essigsäurequantität an — die alkoholische Flüssigkeit verwandelt sich allmählich in Essig. **Pasteur**, welcher diese Haut mikroskopisch untersuchte, fand in ihr nur eine Art, das *Mycoderma aceti* (diesen Namen bekamen die Essigsäurebakterien schon im Jahre 1822 von **Person**). **Hansen** wies jedoch nach, daß diese Haut aus mehreren Arten besteht, am häufigsten aus *Bact. Pasteurianum* (Fig. 1), *Bact. Kützingianum* (Fig. 2) und *Bact. aceti* (Fig. 3). Außer diesen sind gegenwärtig auch noch viele andere Essigsäurebakterien festgestellt worden. Wir brauchen nur das *Bact. orleanense*, *Bact. xylinum*, *Bact. oxydans*, *Bact.*

rancens, Bact. acetosum, Bact. acetigenum und andere zu nennen. Ebenso wie auch in der Hefegruppe, gibt es hier

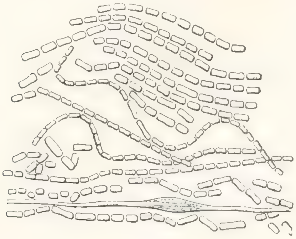


Fig. 1. Bact. Pasteurianum. Zellen einer jungen, bei 34° herangewachsenen Haut auf Doppelbier. — Vergrößerung 1000. Nach Hansen.

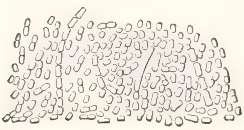


Fig. 2. Bact. Kützingianum. Zellen einer jungen, bei 34° auf Doppelbier gezüchteten Haut. — Vergrößerung 1000. Nach Hansen.

neben „Kulturarten" viele „wilde Arten", welche der Produktion Schaden bringen.

Die Gewinnung von Reinkulturen der Essigsäurebakterien bietet keine bedeutenden Schwierigkeiten. Zu diesem Zwecke werden Agar- und Gelatinenährböden mit Bierwürze oder einer glykosehaltigen Salzlösung und als Stickstoffquelle Pepton, Asparagin, Ammoniak- oder salpetersaure Salze verwandt. Die Essigsäurebakterien bilden auf diesen Nährböden große Kolonien, durch deren Ueberimpfung leicht Reinkulturen erzielt werden können.

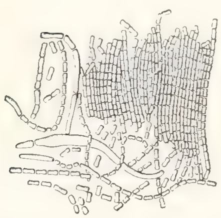


Fig. 3. Bact. aceti. Zellen einer jungen Haut auf Doppelbier. — Vergrößerung 1000. Nach Hansen.

Die einzelnen Arten unterscheiden sich sowohl morphologisch (durch die Zellengröße, die Art ihrer gegenseitigen Verbindung, ihre Bewegungsorgane usw.), als auch durch spezielle Wachstumserscheinungen auf Nährmedien und physiologische Eigenschaften (das Aussehen der Membran, Trübung der Flüssigkeit, maximale Alkohol- und Essigsäurekonzentration, Temperaturoptimum usw.) voneinander. In den meisten Fällen sind es kurze sporenlose Stäbchen, welche sich gewöhnlich zu langen, gewundenen Ketten aneinander reihen und sich durch mehr oder weniger unbedeutende Merkmale voneinander unterscheiden.

So nehmen z. B. die Hüllen des B. Pasteurianum und des B. Kützingianum unter Jodeinwirkung eine blaue, die des B. aceti eine gelbe Färbung an. Das B. Pasteurianum bildet auf flüssigen Nährböden eine trockene, faltige Membran, das B. Kützingianum aber eine glatte und schleimige, welche an den Wänden des Gefäßes emporsteigt, das B. aceti eine ebensolche Membran, die jedoch nicht an den Wänden emporsteigt. Das Bact. xylinum bildet an der Oberfläche alkoholischer Flüssigkeiten einen dicken lederartigen Belag und besitzt eine voluminöse Schleimhülle, welche Zellulosereaktion gibt. Die Entwickelung dieser Art, welche in der Flüssigkeit kolossale Zooglöenansammlungen bildet, hat einen bedeutenden Verlust an Alkohol zur Folge, und außerdem bekommt der hierbei gewonnene Essig einen unangenehmen Geruch.

Unter Einwirkung ungünstiger Bedingungen, z. B. bei zu hoher Temperatur, bilden die Essigsäurebakterien leicht Involutionsformen, in denen sie als lange Fäden wuchern, teilweise aber verzweigte und an verschiedenen Stellen aufgetriebene Zellen bilden (Fig. 4).

Die Essigsäuregärung ist ein aerober Prozeß, welcher ausgiebigen Zutritt von Luftsauerstoff erheischt.

Die Reaktionsfähigkeit der Essigsäurebakterien ist eine ziemlich mannigfaltige, jedoch behalten diese Bakterien konstant ihren Oxydationscharakter bei. Außer Aethylalkohol oxydieren sie Propylalkohol zu Propionsäure, Butylalkohol zu Buttersäure, Glykol zu Glykolsäure, Mannit zu Lävulose, Glykose zu Glykonsäure, schließlich die Essigsäure selbst zu Kohlensäure und Wasser. Bei Oxydation von Kohlehydraten bildet sich nicht selten auch Oxalsäure. Wie man annehmen darf, wird die Oxydationswirkung der Essigsäurebakterien durch die Gegenwart einer besonderen Oxydase, der Acetase, bedingt.

3. Französischer und deutscher Modus der Essigproduktion. Die Praxis der Essiggewinnung hat in verschiedenen Ländern besondere technische Handgriffe ausgearbeitet. So besteht z. B. die in Frankreich angewandte alte „Orleansmethode" in der bei 20 bis 30° stattfindenden Oxydation von leichtem Wein, welcher in flache Gefäße ausgegossen und mit Essigsäurebakterien infiziert wird. Die Oberfläche der Flüssigkeit

bedeckt sich rasch mit einer derben Essigsäurebakterienmembran (Essigmutter). Sobald der Alkohol oxydiert ist, wird neuer Wein hinzugegossen, der fertige Essig aber

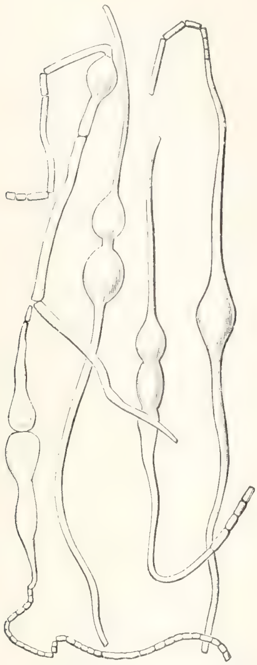


Fig. 4. Bact. Pasteurianum. Umwandlung der Langfäden in geschwollene Formen und in Ketten. Züchtung in Doppelbier bei 34° C. Zustand nach 7 Stunden. — Vergrößerung 1000. Nach Hansen.

in untergestellte Gefäße abgezapft. Dies muß sehr vorsichtig gemacht werden, um die Bakterienmembran nicht zu beschädigen. Ein besonders hochwertiges Produkt gewinnt man unter Einwirkung des Bact. orleanense. Ein angenehmes Aroma verleihen ihm komplizierte Ester der Wein- und Milchsäure, welche bei langandauernder Oxydation des Weines gebildet werden.

Bei der deutschen Methode („Schnellessigfabrikation") wird nicht Wein, sondern verdünnter Alkohol oxydiert; letzteren läßt man mehrmals in feinem Strahle durch Tonnen, welche zur Vergrößerung der Oxydationsoberfläche mit Sägespänen gefüllt sind, fließen (Fig. 5 und 6). Der in diesem Falle am häufigsten wirkende Mikroorganismus ist das Bact. aceti. Die deutsche Methode wirkt bedeutend rascher als die Orleansmethode, auch verläuft sie bei erhöhter

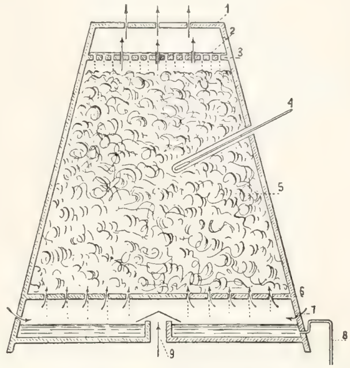


Fig. 5. Gefäß für die Alkoholoxydation nach der deutschen Methode. 1 Deckel. 2 Alkoholische Flüssigkeit. 3 Fehlboden. 4 Thermometer. 5 Sägespäne. 6 Fehlboden. 7 Lüftungsofen. 8 Siphon zum Abzapfen des gewonnenen Essigs. 9 Lüftungsöffnung.

Temperatur, jedoch in bezug auf die Qualität des gewonnenen Produktes steht sie der französischen bedeutend nach.

Der deutschen Methode steht die sogenannte Luxemburger Methode der Essigzubereitung, welche auch einiges mit der französischen gemein hat, nahe.

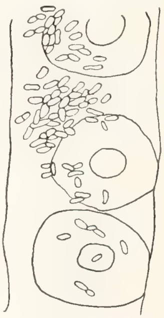


Fig. 6. Buchenspan aus einem Reinkulturessigbildner im Laboratorium mit Bacterium Schützenbachii. Vergrößerung 1000. Nach Henneberg.

Ist der gesamte Alkohol zu Essigsäure oxydiert, so verbrennen die Essigsäurebakterien letztere zu Kohlensäure und Wasser. Um einem Verlust an Essig vorzubeugen, muß man das gewonnene Produkt abzapfen und die Gefäße mit frischer alkoholischer Flüssigkeit nachfüllen.

Zu den gefährlichsten Feinden der Essigproduktion gehören die sehr verbreiteten Hefepilze Mycoderma vini (von welchen mehrere Arten bekannt sind), die sich an der Oberfläche nicht angesäuerter alkoholischer, viel organischen Stickstoff enthaltender

Flüssigkeiten entwickeln und den Alkohol rasch zu Kohlensäure und Wasser verbrennen. Das Mycoderma vini bildet zu Anfang eine kaum merkbare weißliche Haut, welche allmählich wuchert und sich zu falten beginnt, wobei sie die ganze Oberfläche der Flüssigkeit bedeckt („fleurs du vin"). Die beste Art der Bekämpfung des Mycoderma ist die Ansäuerung der alkoholischen Flüssigkeit mit Essigsäure bis zu 2%.

Reinkulturen haben fürs erste in der Praxis der Essiggewinnung keine ausgiebige Anwendung gefunden. Versuche in dieser Richtung hat Henneberg vorgenommen. Unter Einwirkung von Reinkulturen bildet sich die Membran sehr rasch, und die Alkoholoxydation schreitet unaufhaltsam fort. Man gewinnt hierbei einen klaren Essig, welcher ein angenehmes Aroma besitzt. Nur bei Anwendung von Reinkulturen kann man den Prozeß der Essigproduktion rationell durchführen und der Teilnahme vieler schädigender Lebewesen, zu denen z. B. die „Essigälchen" (Anguillula aceti) und andere gehören, vorbeugen. Letztere entwickeln sich im Essig, solange der Gehalt an Essigsäure in demselben 6% nicht übersteigt. Um sie zu vernichten, genügt es, den Essig bis auf 46° zu erwärmen.

4. Die Oxalsäuregärung. Einige charakteristische Oxydationsgärungen werden durch Schimmelpilze, welche bekanntlich energische Oxydationen hervorrufen, bewirkt. Wir wollen in kurzen Worten zwei dieser Gärungsprozesse, die Oxalsäure- und die Zitronensäuregärung, beschreiben.

Die Zuckeroxydation unter Bildung von Oxalsäure wird durch die Wirkung des Schimmelpilzes Aspergillus niger (Sterigmatocystis nigra), in schwächerem Grade aber auch durch die Einwirkung anderer Schimmelpilze: Aspergillus glaucus (Fig. 7), Penicillium glaucum, Botrytis cinerea und andere hervorgerufen. Dieser Oxydationsprozeß verläuft nach der Gleichung:

$$\underset{\text{Glykose}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{Sauerstoff}}{9\,O} = \underset{\text{Oxalsäure}}{3C_2H_2O_4} + \underset{\text{Wasser.}}{3H_2O}$$

Der Gehalt an Säure wächst im Laufe der ersten 2 Monate allmählich an, später aber vermindert er sich ebenso allmählich. Findet die Oxydation in Gegenwart von kohlensauren Salzen statt, so wird die Oxalsäure neutralisiert, und der Gewinn an dieser wächst bedeutend an. In Gegenwart von Ammoniaksalzen wird gar keine Oxalsäure gebildet, in Gegenwart von salpetersauren Salzen aber findet ihre Entwickelung sehr energisch statt. Da die Oxalsäure nur ein intermediäres Oxydationsprodukt ist, welches vermittels des nämlichen Schimmelpilzes auch weiter oxydiert werden kann, so darf man diesen Prozeß nicht unter Bedingungen der energischsten Oxydationswirkung von Schimmelpilzen verlaufen lassen. In Uebereinstimmung hiermit ist die Temperatur, bei welcher die Oxalsäuregärung am günstigsten verläuft (15 bis 20°), bedeutend niedriger als die Optimaltemperatur für die Entwickelung des gegebenen Schimmelpilzes (35°).

5. Die Zitronensäuregärung. Die Zitronensäuregärung des Zuckers verläuft nach folgender Gleichung:

$$\underset{\text{Glykose}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{Sauerstoff}}{3\,O} = \underset{\text{Zitronensäure}}{C_6H_8O_7} + \underset{\text{Wasser}}{2H_2O}$$

und wird durch den Schimmelpilz Citromyces Pfefferianus (Fig. 8), welcher einen grünen oder graugrünen Filz an der Oberfläche der Flüssigkeit bildet, sowie durch einige andere Schimmelpilzarten her-

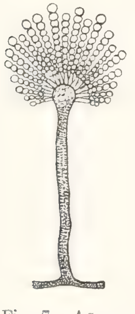


Fig. 7. Aspergillus glaucus. Konidienträger. Vergrößerung 30.

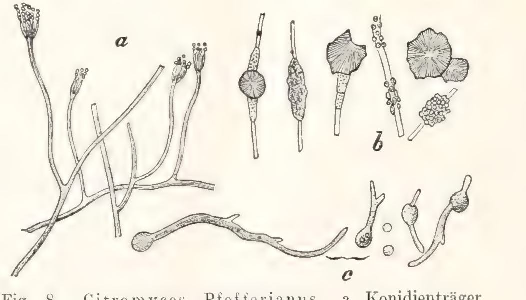


Fig. 8. Citromyces Pfefferianus. a Konidienträger, b Hyphen des Pilzes aus kalkhaltiger Nährlösung mit ansitzenden Calciumcitratbildungen als Sphärite, Körnchen, oder als kompakte Hülle. c Reife und keimende Konidien. Vergrößerung: a 240, b 400 und c 600. Nach Wehmer.

vorgerufen. Der Gewinn an Zitronensäure hängt ab: 1. von der Menge des Impfmaterials, 2. von dem Grade der Durchlüftung der Kultur (günstig ist der erschwerte Zutritt von Sauerstoff) und 3. von der Gegenwart von kohlensauren Salzen, welche die Zitronensäure neutralisieren. In den keine kohlensaure Salze enthaltenden Flüssigkeiten wächst der Gehalt an Zitronensäure bis zu einem Gehalte von 7% an, weiterhin nimmt ihr Gehalt allmählich bis zu vollkommenem Schwunde ab. In Gegenwart von Kreide bilden sich Kristalle von zitronensaurem Kalk, welche sich an den Wandungen und dem Boden des Gefäßes als körnige und nadelförmige Konkremente, sowie an den Pilzhyphen ablagern (Fig. 8b). Versuche, diese Methode zur technischen Gewinnung von Zitronensäure anzuwenden, haben bis jetzt keinen befriedigenden Erfolg gehabt.

Die Milchsäuregärung.

1. Die Grundformel der Gärung. 2. Die Verbreitung von Milchsäurebakterien in der Natur. 3. Das Temperaturoptimum und das Verhalten gegen freien Sauerstoff. 4. Die Mikroflora der Milch. 5. Das Bacterium lactis acidi, der Erreger der natürlichen Milchsäuerung. 6. Milchsäuregärung mit Gasausscheidung. 7. Das bulgarische Stäbchen und einige andere Milchsäurebakterien. 8. Der Wert der Milchsäurebakterien im praktischen Leben. 9. Die Zubereitung von saurer Milch und Rahmbutter. 10. Die Käsereifung. 11. Die Anwendung von Reinkulturen in der Milchwirtschaft. 12. Kefir, Kumys und Kwaß. 13. Das Grünpreßfutter.

Ebenso wie unter Einwirkung von Schimmelpilzen aus dem Zucker Oxal- und Zitronensäure gebildet werden, in gleicher Weise wird auch unter Einwirkung von Milchsäure- und Buttersäurebakterien aus ihm Milch- und Buttersäure gewonnen. Die beiden letzten Prozesse unterscheiden sich jedoch in wesentlicher Weise von den ersteren dadurch, daß bei ihnen die Säuren infolge von Zersetzung des Zuckers ohne Teilnahme von freiem Sauerstoff gebildet werden, während die Entwickelung von Oxal- und Citronensäure die Folge eines Oxydationsprozesses ist.

1. Die Grundformel der Gärung. Die Milchsäuregärung war der erste von Pasteur im Jahre 1857 studierte Gärungsprozeß, an welchem er das Gesetz der spezifischen Bakterienwirkung feststellte. Eine Reinkultur von Milchsäurebakterien ist zum ersten Male von Lister im Jahre 1877 gewonnen worden. Diese Gärung besteht in der Zersetzung von Hexose zu zwei Milchsäuremolekülen:

$$C_6H_{12}O_6 = 2C_3H_6O_3.$$

Werden Di- oder Polysaccharide der Gärung unterworfen, so müssen sie vorher unter Bildung von Hexose hydrolysiert werden.

Bei der Milchsäuregärung bildet sich Aethylidenmilchsäure $CH_3.CH(OH).COOH$, welche ein asymmetrisches Kohlenstoffatom enthält. Diese Säure ist in drei optischen Varietäten bekannt: einer rechten, linken und inaktiven, welch letztere durch gegenseitige Sättigung der rechten und linken Isomeren gewonnen wird. Bei der Milchsäuregärung entsteht augenscheinlich zuerst eine optisch inaktive Säure, später aber, sowie die eine der Isomeren zersetzt wird, beginnt die Säure die Polarisationsebene nach der einen oder anderen Seite zu drehen. In Abhängigkeit von den Kulturbedingungen kann ein und dasselbe Milchsäurebakterium vorwiegend eine rechts oder links drehende Isomere hervorbringen.

Durchaus nicht eine jede Milchsäuregärung entspricht dem oben angeführten einfachen Schema. Nicht selten hat sie Bildung von Nebenprodukten und sogar Gasen — Wasserstoff und Kohlensäure — zur Folge. Es ist also richtiger, wenn man nicht von einer Milchsäuregärung, sondern von verschiedenen Typen derselben redet.

2. Die Verbreitung von Milchsäuregärung und von Milchsäurebakterien in der Natur. Die Milchsäuregärung ist in der Natur sehr weit verbreitet. Einer Zersetzung unter Entwickelung von Milchsäure unterliegen: Hexosen (Glykose, Lävulose, Galaktose), Disaccharide (Rohr- und Milchzucker), Pentosen (Arabinose), vielatomige Alkohole (Glycerin, Mannit, Dulcit), vielbasische Säuren (Aepfelsäure) und sogar Eiweißsubstanzen.

Der weiten Verbreitung der Milchsäuregärung entsprechend, finden sich auch deren Erreger weit verbreitet in der Natur. Sie zeichnen sich jedoch nicht durch Einförmigkeit ihrer Gärungsfähigkeit aus. Einige von ihnen produzieren Milchsäure nur in sehr beschränkter Quantität, wie z. B. der Choleravibrio und der Milzbrandbazillus. Deutlicher ist diese Funktion beim Bact. coli, Proteus vulgaris, Bac. prodigiosus und anderen ausgeprägt. Im höchsten Grade kommt sie der Gruppe der wahren Milchsäurebakterien zu.

3. Das Temperaturoptimum und das Verhalten gegen freien Sauerstoff. Am besten fördert eine Temperatur von 30 bis 37° die Gärung. Nach Beijerinck gedeihen Stäbchenformen („Laktobazillen") besser bei einer Temperatur von 37 bis 40°, kokkenförmige Milchsäurebakterien („Laktokokken") aber bei einer Temperatur von 20 bis 30°. Bei noch tieferen Temperaturen entwickeln sich schleimbildende Arten (Bac. aromaticus).

Die Frage nach der Wirkung von freiem

Sauerstoff auf den Gang der Milchsäuregärung diente zu wiederholten Malen als Gegenstand von Untersuchungen. Augenscheinlich herrscht hierin kein einförmiges Verhalten in der ganzen Gruppe: während die Tätigkeit einiger Milchsäurebakterien in Gegenwart von freiem Sauerstoff verstärkt wird, wird sie bei anderen unter diesen Bedingungen angehalten. Im allgemeinen jedoch kann man die Milchsäurebakterien unter die fakultativen Anaerobien, welche sowohl bei Luftzutritt, als auch ohne diesen gedeihen, einreihen.

4. Die Mikroflora der Milch. Als gewöhnliches Substrat, in welchem Milchsäuregärung entsteht, dient die Milch, welche eine Lösung von mineralischen Salzen, Kasein (im Verein mit Calcium) und Milchzucker mit gleichmäßig in derselben verteilten Fetttröpfchen darstellt. Die Milch enthält also sämtliche für die Bakterienernährung erforderlichen Verbindungen, und hierdurch erklärt sich der Umstand, daß sie so schwer zu konservieren ist. Die im Euter einer gesunden Kuh enthaltene Milch ist nur in seltenen Fällen bakterienfrei, gewöhnlich jedoch enthält sie verschiedene Bakterien in ziemlich bedeutender Menge. Schon die frischgemolkene Milch enthält viele Bakterien, welche beim Durchgang durch die Milchkanäle derselben beigemengt werden. In 1 ccm eben gewonnener Milch fand Freudenreich 2 bis 3 Tausend Keime, nach 24 Stunden enthielt bei 25° ein gleiches Volumen bereits über 500 Millionen derselben, und unter diesen findet sich eine enorme Quantität von Milchsäurebakterien (Fig. 9). Unter Einwirkung der durch letztere gebildeten Milchsäure scheidet sich schon bei einem Gehalt von 0,2% dieser letzteren aus der Milch das Kaseingerinnsel aus und es entsteht auf diese Weise saure Milch. Milchsäurebakterien geraten in die Milch aus der Luft, dem Fell der Kühe, den Milchkanälen und von der Zitzenoberfläche, am häufigsten wird jedoch die Milch durch die Hände der Melker und schlecht gereinigte Aufbewahrungsgefäße verunreinigt. Nicht selten dient die Milch als Verbreitungsquelle von Infektionskrankheiten (Tuberkulose, Cholera, Typhus, Scharlach und andere), wenn unter dem Personal von Molkereien sich von diesen Krankheiten Befallene befinden.

5. Das Bacterium lactis acidi. Als Ursache der natürlichen Milchsäuerung wirkt am häufigsten ein kurzes, sporenloses, unbewegliches Stäbchen (0,5 bis 0,7 × 0,8 bis 1,2 μ), welches gewöhnlich zu Gruppen von je 2 Exemplaren oder zuweilen auch zu Ketten vereinigt ist, das Bact. lactis acidi (Streptococcus Güntheri; Fig. 10). Es färbt sich leicht mit den gewöhnlichen Anilinfarben und nach Gram und bildet eine rechts drehende Milchsäure. Es ruft eine typische Gärung von Milchzucker fast ohne Bildung von Nebenprodukten und ohne Gasausscheidung hervor. Die Gärung stockt, sobald der Säuregehalt 6 bis 7 g pro Liter erreicht, denn hierbei wird die Tätigkeit dieser Art paralysiert. Eine Zersetzung des gesamten Milchzuckers kann man erzielen, wenn man zwecks Neutralisation der gebildeten Säure Kreide zur Milch hinzufügt.

Um das Bact. lactis acidi zu isolieren, geht man am besten von saurem Rahm aus. Eine kleine Quantität desselben wird in einem mit sterilisiertem Wasser beschickten Probiergläschen ausgeschüttelt, und von diesem aus infiziert man durch Erwärmung verflüssigte Fleischpeptongelatine oder Agar mit 4% Milchzucker. Es werden mit dem Nährmedium Petrische Schälchen beschickt; den Agar läßt man bei 30°, die Gelatine aber bei Zimmertemperatur stehen. Besonders charakteristisch sind Gelatinekulturen: sie sind gelblich, körnig, haben gleichmäßig verlaufende Ränder; oberflächliche Kolonien erinnern an Wassertröpfchen. Aus den Kolonien nimmt man Ueberimpfungen auf schräge Agar- oder Gelatineflächen von demselben Bestande vor, und sobald der Bazillus sich entwickelt, wird sterilisierte Milch (ca. 300 ccm) mit einer geringen Quantität des Materials infiziert. Ist die Rasse des Milch-



a b c d

Fig. 9. Mikroskopisches Bild des Zentrifugensedimentes. a von keimarmer Milch, b von gewöhnlicher, an Milchsäure-Streptokokken reicher Marktmilch, c von verschmutzter Marktmilch mit viel Stäbchenkonglomeraten, d von Mastitismilch mit viel Leukozyten und Mastitis-Streptokokken. Vergrößerung 1000. Nach Löhnis.

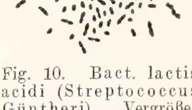


Fig. 10. Bact. lactis acidi (Streptococcus Güntheri). Vergrößerung 1000.

säurebazillus eine aktive, so gerinnt die Milch binnen 12 bis 14 Stunden.

6. Milchsäuregärung mit Gasausscheidung. Der beschriebenen Art morphologisch sehr nahe stehend und in der Natur fast ebenso stark verbreitet ist der Bac. acidi lactici, welchen man früher für den Erreger der natürlichen Milchsäuerung hielt. Häufig finden sich auch der unbewegliche Bac. aerogenes, welcher von Emmerich aus den Exkrementen von Säuglingen ausgeschieden worden ist, und das gewöhnliche Bact. coli, welches sich durch rege Beweglichkeit auszeichnet. Sämtliche drei erwähnten Bakterien, welche den Zucker vergären, scheiden Wasserstoff und Kohlensäure aus und bilden flüchtige Fettsäuren. Die hierbei gewonnene Milchsäure ist rechtsdrehend.

An der natürlichen Milchsäuerung nehmen auch solche Arten teil, welche eine linksdrehende Säure ergeben, wie z. B. der Micrococcus laevolactici. Die Gärungsmilchsäure ist gewöhnlich optisch inaktiv, weil sich gleiche Quantitäten beider optischen Isomeren bilden.

7. Das bulgarische Stäbchen und einige andere Milchsäurebakterien. In letzter Zeit erfreut sich das „bulgarische Stäbchen", der Bac. bulgaricus, ein Milchsäurebakterium, welches aus der bulgarischen sauren Milch „Yoghurt" und aus der ägyptischen „Leben" ausgeschieden worden ist, besonderen Interesses. Es ist dieses ein sehr großer, sporenloser, unbeweglicher Bazillus (Fig. 11), welcher zuweilen 20 μ lang wird und häufig zu zwei Exemplaren oder zu kurzen Ketten verbunden ist. Unter anaeroben Bedingungen gedeiht der Bac. bulgaricus besser, als bei Luftzutritt, indem er in der Milch bis zu 32 g Milchsäure pro Liter, d. h. fünfmal mehr derselben bildet, als wie alle übrigen Milchsäurebakterien. Durch diese Eigenschaft, sowie durch die Fähigkeit des Bac. bulgaricus, sich im Darme anzusiedeln, wobei die Entwickelung von Fäulnisbakterien unterdrückt wird, erklärt sich die Bedeutung der bulgarischen sauren Milch als eines ausgezeichneten diätetischen Mittels.



Fig. 11. Bacillus bulgaricus. Vergrößerung 1000.

Zur Kultur des Bac. bulgaricus wendet man Milchagar an. $1\frac{1}{2}$ g Agar werden unter Erhitzen auf Siedetemperatur in 100 ccm abgerahmter Milch gelöst. Nachdem mit Wasser vermengtes Eiweiß zu diesem Gemisch hinzugefügt worden ist, erwärmt man die Milch, bis die Eiweißstoffe geronnen sind. Hierauf filtriert man die Flüssigkeit in heißem Zustande (im Autoklaven), gießt sie in Probiergläschen und sterilisiert bei 110°. Die oberflächlichen Kolonien des Bac. bulgaricus besitzen auf derartigem Agar ein sehr charakteristisches Aussehen von Wattebäuschchen, die über die Oberfläche hin zerstreut sind.

Verhältnismäßig seltener findet sich in der Milch die schleimbildende Art Streptococcus hollandicus, welcher zuerst von Weigmann aus der holländischen schleimigen Milch (Lange Wei) ausgeschieden worden ist und auf Milchagar gut gedeiht, indem er bei 30 bis 35° dunkle, körnige, scharf abgegrenzte Kolonien bildet. Die Lange Wei wird in Holland zur Gewinnung des Edamkäses verwandt.

Eine der Milchsäurebakterien, der Bac. bifidus (Fig. 12) spielt nach Untersuchungen



Fig. 12. Bacillus bifidus. Links 10-tägige, rechts 15-tägige Kultur. Vergrößerung 1000.

von Tissier bei der Verdauung von Säuglingen eine hervorragende Rolle, weil er die Entwickelung von Fäulnisbakterien im Darm verhindert.

In der Weinproduktion säuert man nicht selten, um die Entwickelung von Buttersäurebakterien zu verhindern, den Most mit einem besonderen Milchsäurebakterium, dem Bac. acidificans longissimus, welcher auf keimenden Gerstenkörnern vorkommt, an. Es ist dieses ein langes Stäbchen, welches sich bei 45 bis 50° ausgiebig entwickelt und folglich zu den thermophilen Bakterien gehört. Diese Art, welche Glykose, Lävulose und Maltose unter Entwickelung von linksdrehender Milchsäure oxydiert, ruft keine Milchsäuerung hervor.

Da die Milchsäurebakterien zu den sporenlosen Arten gehören, so werden sie durch Pasteurisation der Milch (Erhitzen bis auf 75° im Laufe von 20 Minuten und rasch darauffolgendes Abkühlen bis zu 7°) abgetötet. Das Sauerwerden von pasteurisierter Milch findet gewöhnlich nach Einwirkung von sporenhaltigen Buttersäurebakterien statt.

Auf festen Nährböden wachsen die Milchsäurebakterien schwach und bilden hier nur kleine Kolonien.

Charakteristisch ist das Wachstum der Milchsäurebakterien auf Agar, welcher Milchserum und Kreide enthält. Das Nährmedium wird auf folgende Weise angefertigt. Abgerahmte Milch wird vermittels Labferment bei 35° zum Gerinnen gebracht. Nachdem das Kaseingerinnsel mit Hilfe eines Glasstäbchens in feine Stücke zerrieben worden ist, wird das Gemisch im Wasserbade bis auf 70° erwärmt. In dem durch ein Leinentuch filtrierten Serum setzt man 1% Pepton und 0,5% NaCl hinzu, erhitzt im Laufe 1 Stunde im Kochschen Siedeapparat und filtriert durch ein Papierfilter. Dem Filtrate fügt man 2% Agar hinzu. Das auf diese Weise zubereitete Nährmedium wird in Petrische Schälchen ausgegossen, auf deren Boden ein wenig sterilisierte Kreide ausgestreut worden ist. Der Agar wird innig mit der Kreide vermengt und sodann mit Milchsäurebakterien infiziert: Die ausgewachsenen Kolonien erkennt man an hellen Oreolen an ihrer Peripherie infolge von Lösung der Kreide durch Milchsäure (Fig. 13).

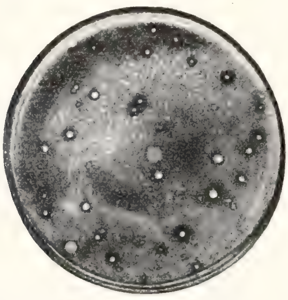


Fig. 13. Kreideagar mit Kolonien von Milchsäurebakterien. Nach Löhnis.

Uebergießt man die mit Milchsäurebakterienkolonien übersäte Platte mit einer 3-prozentigen Wasserstoffsuperoxydlösung, so gewahrt man keine Sauerstoffausscheidung an den den Kolonien entsprechenden Stellen. Dieses Fehlen von Katalase stellt ein charakteristisches Merkmal der Milchsäurebakterien dar. Kolonien anderer Arten bedecken sich unter diesen Bedingungen mit Schaum infolge von Sauerstoffausscheidung.

Die Mannigfaltigkeit der Arten von Milchsäurebakterien ist eine außerordentliche. Auf Figur 14 sieht man einige von ihnen, welche von Freudenreich und Storch ausgeschieden worden sind. Hier finden sich sowohl vereinzelte Kokken, als auch Streptokokken, kurze Diplobazillen und lange Stäbchen. Die Klassifikation der Milchsäurebakterien ist fürs erste infolge der außerordentlichen Schwierigkeiten, mit welchen man in diesen Fällen zu rechnen hat, schwach

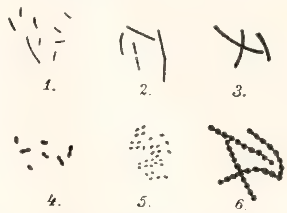


Fig. 14. Die aus Emmentalerkäse stammenden Milchsäurebakterien (Freudenreich): 1 Bac. casei α, 2 Bac. casei δ, 3 Bac. casei ε. — 4 bis 6 die von V. Storch beschriebenen und mit 5, 8 u. 18 bezeichneten Milchsäurebakterien. — Vergrößerung 1000.

ausgearbeitet, obgleich Versuche in dieser Richtung häufig gemacht worden sind (Löhnis).

8. Der Wert der Milchsäurebakterien im praktischen Leben. Was die Bedeutung der Milchsäurebakterien bei natürlichen Prozessen anbetrifft, so stehen sie den Hefepilzen, welche Alkoholgärung hervorrufen, durchaus nicht nach. Mit den Ergebnissen ihrer Lebenstätigkeit hat man es fortwährend im praktischen Leben zu tun. Die Zubereitung von saurer Milch, saurem Brotteig, saurem Kohl und Gurken, die Käsereifung, die Zubereitung einiger saurer alkoholischer Getränke, wie Kefir und Kumys, alles dieses sind Prozesse, denen die Tätigkeit von Milchsäurebakterien zugrunde liegt.

9. Die Zubereitung von saurer Milch und Rahmbutter. Zur Zubereitung von saurer Milch verfährt man am rationellsten, wenn man abgekochte Milch benutzt und sie mit Reinkulturen von Milchsäurebakterien infiziert. Diese Vorsichtsmaßregel ist unter den Bedingungen des Stadtlebens unumgänglich notwendig, um der Verbreitung von Infektionskrankheiten durch die Milch vorzubeugen (in Paris sind z. B. 40% sämtlicher Kühe tuberkulös).

Bei Zubereitung von Rahmbutter fördern die Milchsäurebakterien das Freiwerden des Fettes und das Zusammenkleben der Fetttröpfchen und schützen die Butter vor weiterer Zersetzung. In einer rationell geführten Wirtschaft bedient man sich zur Butterproduktion der Reinkulturen von Bakterien; in diesem Falle gewinnt man ein (was Geschmack und Dauerhaftigkeit anbetrifft) viel hochwertigeres Produkt, und

auch der Gewinn an Butter ist ein ausgiebigerer. Um der Butter ihr besonderes Aroma zu verleihen, fügt man dem Rahm Kulturen von spezifischen Bakterien hinzu.

10. Die Käsereifung. Milchsäurebakterien spielen in dem Prozesse der Reifung von Käse, bei welchem er seinen spezifischen Geschmack und sein Aroma gewinnt, eine hervorragende Rolle. Auf die Güte des gewonnenen Produktes wirken außer den Bakterien selbst auch die mittlere Zusammensetzung der Milch, die Methode der Kaseingerinnung (vermittels Säure oder Labfermentes) und die allgemeinen Bedingungen der Käsereifung ein. Ueber die Teilnahme der Mikroben an der Käsereifung bestehen verschiedene Meinungen. Freudenreich räumt in diesem Prozesse den Milchsäurebakterien, Duclaux den peptonisierenden und das Kasein zersetzenden Bakterien, Rodella aber den Buttersäurebakterien die Hauptrolle ein. Nicht ganz unbeteiligt an dem Prozesse sind auch Bakterien, welche Fettzersetzung hervorrufen. Am allerwahrscheinlichsten ist es, daß an der Käsereifung verschiedene Bakteriengruppen teilnehmen — zuerst die Milchsäurebakterien, sodann die peptonisierenden, fettzersetzenden und andere (Weigmann). In der Reifung einiger Käsesorten (Rocquefort, Gorgonzola) spielen Schimmelpilze (Penicillium glaucum) die Hauptrolle.

Die Produkte der Kaseinzersetzung, welche bei der Käsereifung entstehen, erinnern zum Teil an die Produkte der Fäulniszersetzung; sogar Skatol, Indol und Schwefelwasserstoff findet man in einigen weichen Käsesorten, z. B. dem Limburger Käse. Die Höhlenbildung im Käse erklärte man früher durch die gasförmigen Zersetzungsprodukte des Milchzuckers. In Wirklichkeit aber ist zu einer Zeit, wo sich im Käse „Höhlen" bilden, der Milchzucker schon längst durch Bakterien zersetzt. Die Ursache der Höhlenbildung ist die Kohlensäure, welche bei der Zersetzung späterer Destruktionsprodukte (milchsaure Salze) entsteht.

11. Die Anwendung von Reinkulturen in der Milchwirtschaft. Ein eifriger Vorkämpfer der Idee einer Anwendung von Reinkulturen in der Milchwirtschaft und bei der Käsezubereitung ist Weigmann. Er hat eine bequeme Methode der Zubereitung von Kulturen in Form von trockenem Pulver, wodurch ihr Transport bedeutend erleichtert wird, ausgearbeitet. Außer Milchsäurebakterien wendet man auch Bakterien, welche dem Käse und der Butter ihr angenehmes Aroma verleihen, an. Hierher gehört z. B. eine Oidiumart und Bakterien, welche von Conn aus der südamerikanischen Milch ausgeschieden worden sind und der Butter ein prachtvolles Aroma verleihen.

Aus dem berühmten Emmenthaler Schweizerkäse hat Adametz eine Art isoliert, welche zur Gruppe der Heubakterien gehört, den Bac. nobilis, dessen Kultur den spezifischen Geruch des Emmenthaler Käses hervorruft und dazu angewandt wird, um dem Käse dieses Aroma zu verleihen.

Nach Weigmanns Methode wird die Reinkultur der Bakterien mit fein zerkleinertem Reißmehl vermengt und dieses Gemenge, nachdem es getrocknet ist, zu einem Pulver verrieben, welches man sodann in Portionen zu 300 g versendet. Zur Vorkultur nimmt man 20 bis 30 g dieses Pulvers und setzt es zu 1 Liter frisch gekochter Milch, welche bis auf 60° langsam, dann aber bis auf 37° rasch abgekühlt worden ist. Diese Milch läßt man im Laufe von 24 Stunden bei 20 bis 25° stehen und infiziert mit der so gewonnenen Vorkultur den zur Säuerung bestimmten Rahm (welcher gleichfalls zuvor durch Erhitzen desinfiziert wird). Auf diese Weise bereitet man Butter von sehr hohem Wert, welche beim Gebrauch durchaus ungefährlich ist, da die Sterilisation der Milch die in ihr enthaltenen Bakterien abtötet.

Gießt man in das Gefäß, in welchem die Vorkultur sich befand, frische Milch nach, so kann man je nach dem Reinlichkeitsgrade der Arbeit ein und dieselbe Kultur im Laufe von 2 bis 4 Monaten erneuern.

In Deutschland gibt es spezielle Laboratorien, welche Reinkulturen für den Bedarf von Milchwirtschaften verabfolgen. Der Nutzen der Anwendung dieser Kulturen ist so augenscheinlich, daß die Laboratorien ein gedeihliches Fortkommen haben, und ihre Tätigkeit durch eine stets anwachsende Nachfrage nach den von ihnen gelieferten Produkten gesichert ist.

12. Kefir, Kumys und Kwaß. Durch die Tätigkeit von Milchsäurebakterien und Hefe gewinnt man einige moussierende saure alkoholische Getränke und Nahrungsmittel, wie z. B. Kefir, Kumys, Kwaß, Masun, Leben, Yoghurt u. a.

Kefir wird durch Infektion der Milch mit einem besonderen Ferment — den sogenannten „Kefirkörnern" (Fig. 15) gewonnen. Die Gärung findet bei niedriger Temperatur (12 bis 15°) statt. Unter Einwirkung von Milchsäurebakterien (Bac. caucasicus) säuert die Milch und aus ihr werden feinste, leicht verdauliche Kaseinflocken ausgeschieden, die Hefe Torula Kephir aber ruft Alkoholgärung des Milchzuckers hervor. Es ergibt sich ein ziemlich dickflüssiges, schäumendes und sehr wohlschmeckendes Getränk, welches ein ausgezeichnetes diätetisches Mittel darstellt.

Nicht weniger verbreitet, zum mindesten in Rußland, ist ein anderes schäumendes,

saures, alkoholisches Getränk, der Steppen-Kumys, welcher von Kalmücken, Baschkiren und Kirgisen in den Oststeppen Rußlands aus Stutenmilch präpariert wird und als heilbringendes Getränk berühmt ist (er enthält bis zu 2% Alkohol und ca. 1% Milchsäure). Der Kumys war bereits den alten Skythen bekannt und wird von Herodot erwähnt[1]). Als wirksame Arten sind bei der Kumysreifung beteiligt: 1. ein Milchsäurebazillus, welcher augenscheinlich mit dem Bac. bulgaricus identisch ist und 2. die Hefe Torula Kumys.

Zu derselben Gruppe gehört auch das nationale russische Getränk Kwaß. Er wird aus getrocknetem Brot, Mehl und Malz bereitet, welche unter Einwirkung von Hefe und Milchsäurebakterien in Gärung übergehen.

Auch bei der Zubereitung von Berliner Weißbier nehmen neben Hefe auch Milchsäurebakterien an der Gärung teil.

Die Säuerung von Kohl und Gurken wird durch einen Milchsäurebazillus, welcher dem Bact. coli nahe steht, hervorgerufen.

13. Grünpreßfutter. In Ländern mit feuchtem Klima wird das Pflanzenfutter (Gras, Mais und andere) nicht getrocknet, wie bei uns, sondern einer Gärung in feuchtem Zustande, der sogenannten Ensilage, unterworfen. Das frisch gesammelte Futter wird in Gruben fest verpackt, oben mit Erde bedeckt und gepreßt. In ihm entstehen stürmische Gärungsprozesse, vor allem Milchsäuregärung, welche mit starker Temperatursteigerung Hand in Hand geht. Ist der Silo regelrecht angefertigt, so erhält man bereits nach Verlauf von einigen Monaten ein ausgegärtes Produkt in Form einer saftigen Masse, welche von dem Vieh gern gefressen wird und einen hohen Nährwert besitzt.

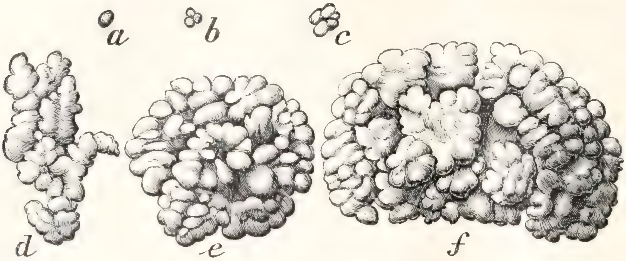


Fig. 15. Kefirklümpchen, oben in eingetrocknetem und unten in gequollenem Zustande. Natürliche Größe. Nach Kern.

[1]) Augenscheinlich stammt die Bezeichnung des Getränkes von dem Namen des Volkes der „Kumanen", welche von Xenophon erwähnt werden und von den Tataren im Jahre 1215 besiegt wurden.

Die Buttersäuregärung.

1. Die Entwickelung von Buttersäure bei anaeroben Prozessen. 2. Der Begriff der Buttersäuregärung. 3. Die Verbreitung der Gärung in der Natur. 4. Buttersäurebakterien.

1. Die Entwickelung von Buttersäure bei anaeroben Prozessen. Die Entwickelung von normaler Buttersäure wird sehr häufig bei anaerober Zersetzung stickstoffhaltiger, sowie stickstofffreier organischer Stoffe beobachtet. Unter Buttersäuregärung im engeren Sinne versteht man jedoch gewöhnlich nur einen solchen Zerfall von Kohlehydraten, höheren Alkoholen und milchsauren Salzen, bei welchem Buttersäure in überwiegender Menge entsteht und welcher mit energischer Ausscheidung von Gasen, Kohlensäure und Wasserstoff (zuweilen Methan), Hand in Hand geht.

2. Der Begriff der Buttersäuregärung. Die Buttersäuregärung der Kohlehydrate ist ein anaerober Prozeß, welcher nach folgender Gleichung verläuft:

$$\underset{\text{Glykose}}{C_6H_{12}O_6} = \underset{\text{Buttersäure}}{C_4H_8O_2} + \underset{\text{Kohlensäure}}{2CO_2} + \underset{\text{Wasserstoff.}}{2H_2}$$

Die Gärung findet am ausgiebigsten bei 35° statt und verläuft unter Bildung von Nebenprodukten: Essigsäure, Milchsäure, zuweilen Propionsäure und fast stets normalem Butylalkohol. In einigen Fällen überwiegt letzterer sogar.

Nach der alten Vorschrift von Gélis und Pelouze infiziert man zur Einleitung der Buttersäuregärung eine 10-prozentige Zuckerlösung, mit welcher ein mit einem Kreidebodensatz versehener Kolben bis zum Rande gefüllt wird, mit einem Stückchen faulen Käses. Wie Pasteur nachgewiesen hat, entsteht hierbei zu Anfang eine Milchsäuregärung des Zuckers, dann aber wird das hierbei entstandene milchsaure Calcium

durch Buttersäuregärungsbakterien zersetzt. Gegenwärtig nimmt man zur Einleitung der Buttersäuregärung gewöhnlich eine 1- bis 3-prozentige Zuckerlösung mit Zusatz von 0,1 bis 0,2 % Pepton und infiziert dieselbe mit Düngererde, Erbsen oder Brotkorn. Dieselbe Gärung entsteht gewöhnlich, wenn man pasteurisierte Milch an warmem Orte bei behindertem Luftzutritte (in einem bis oben gefüllten Gefäße) stehen läßt. Die Milch schäumt hierbei und erhält den Geruch von Buttersäure.

3. Die Verbreitung der Gärung in der Natur. Die Buttersäuregärung ist sehr verbreitet und entsteht überall, wo eine stickstofffreie organische Substanz ohne Luftzutritt zersetzt wird. Sie hat zweifellos auch in früheren Erdperioden bestanden: das typische Buttersäuregärungsbakterium — das Clostridium butyricum (Fig. 16) — hat van Tieghem in den fossilen Ueberresten von Pflanzen der Steinkohlenperiode gefunden. Die Erreger dieser Gärung finden sich häufig in den oberen Bodenschichten, im Dünger, in verunreinigtem Wasser, im Käse, im Staube, in der Milch und an der Oberfläche von Kornsamen, Bohnen und Erbsen.

Da die meisten Buttersäurebakterien zu den sporentragenden Arten gehören, so ist es von Nutzen, wenn man bei Impfung von Nährlösungen mit dem erwähnten Material

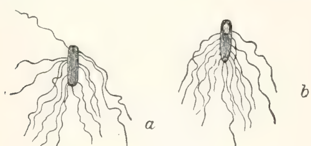


Fig. 16. Clostridium butyricum. a ohne. b mit Sporen. Vergrößerung 1000. Nach Alfr. Fischer.

dieselben vorerst pasteurisiert, um alle sporenlosen Arten abzutöten und auf diese Weise die Entwickelung von Buttersäurebakterien zu erleichtern. Aus diesem Grunde entsteht denn auch in pasteurisierter Milch gewöhnlich Buttersäuregärung.

4. Die Buttersäurebakterien. In systematischer Beziehung ist die Gruppe der Buttersäurebakterien ebensowenig verarbeitet, wie diejenige der Milchsäurebakterien. Beijerinck faßt die hauptsächlichsten Repräsentanten dieser Gruppe zu der Gattung Granulobacter zusammen, welche durch granulöse Reaktion des Protoplasmas[1]) und Spindelform der Zellen in der Periode der Sporenbildung charakterisiert ist.

Zu dieser Gattung gehören nach Beijerinck 4 Arten.

1. Das Gr. saccharobutyricum — ein typisches Buttersäureferment, bei welchem die Fähigkeit, Glykose und zum Teil Maltosegärung hervorzurufen, sehr stark ausgeprägt ist. Es findet sich stets in Gartenerde und an der Oberfläche von Kornsamen und Bohnen.

2. Das Gr. butylicum — zersetzt Maltose unter Entwickelung von normalem Propylbutylalkohol, Kohlensäure und Wasserstoff. Buttersäure entwickelt es überhaupt nicht. Findet sich häufig an der Oberfläche von Gerstenkörnern.

3. Das Gr. lactobutyricum — zersetzt milchsaure Salze unter Entwickelung von Buttersäure.

4. Das Gr. polymyxa (Bac. asterosporus?) — eine anaerobe Art, welche nur Spuren von Buttersäure ohne Wasserstoffausscheidung bildet. Die Zugehörigkeit dieser Art zu den Buttersäurebakterien ist jedoch zweifelhaft.

Schattenfroh und Graßberger fassen sämtliche nicht pathogene Buttersäurebakterien zu zwei Typen, den beweglichen und unbeweglichen (Fig. 17 und 18) zusammen.



Fig. 17. Beweglicher Buttersäurebazillus. Vergrößerung 1000.

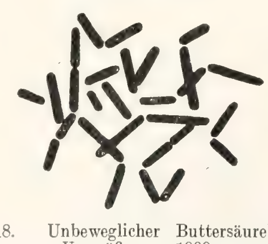


Fig. 18. Unbeweglicher Buttersäurebazillus. Vergrößerung 1000.

[1]) Jedoch ergeben nicht alle Buttersäurebakterien die Granulosereaktion, wie z. B. der von Grimbert beschriebene Bac. orthobutylicus. Andererseits zeigen einige Bakterien, welche augenscheinlich nicht zu den Buttersäurebakterien gehören, bei Jodeinwirkung Blaufärbung, z. B. der Bac. maximus buccalis.

Unter die Buttersäurebakterien sind auch die Erreger der Gärung von Pektinstoffen, derZellulose, die anaeroben Stickstoff-fixierenden Bakterien (Clostridium Pasteurianum), vielleicht auch einige Fäulnisbakterien (Bac. putrificus) u. a. einzureihen.

Von den pathogenen Buttersäurebakterien wollen wir den Bac. botulinus, sowie die Bazillen des malignen Oedems und den Rauschbrandbazillus nennen. Die zwei letzten Arten gehören zugleich zu den Fäulnisbakterien.

Der von Hüppe beschriebene Bac. butyricus zersetzt Eiweißstoffe und milchsaure Salze, wobei sich Buttersäure bildet.

Literatur. ***Hansen,*** *Recherches sur les bactéries acétifiantes. Ann. de Micrographie, 1894.* — ***Henneberg,*** *Gärungsbakt. Praktikum. Betriebsuntersuchungen und Pilzkunde. Berlin 1909.* — ***Jorgensen,*** *Mikroorganismen der Gärungsindustrie, 1892.* — ***Lafar,*** *Handbuch der technischen Mykologie, Bd.* 2 *und* 4. — ***Derselbe,*** *Physiologische Studien über Essiggärung und Schnellessigfabrikation. Centr. f. Bakt., 2. Abt., Bd.* 1, *1895.* — ***Wehmer,*** *Oxalsäurebildung durch Bakterien. Ber. d. deutsch. bot. Ges.,* 18, *1900.* — ***Derselbe,*** *Liebigs Ann., Bd.* 269, *1892.* — ***Mazé,*** *Note sur la production d'acide citrique par les citromyces. Ann. Past., t.* 23, *1909.* — ***Wehmer,*** *Beiträge zur Kenntnis einheimischer Pilze. Hannover und Leipzig 1892.* — ***Derselbe,*** *Ueber zwei weitere, freie Zitronensäure bildende Pilze. Chemiker-Zeitung, Bd.* 21, *1897.* — ***Henneberg,*** *Zur Kenntnis der Milchsäurebakterien der Brennereimaische, der Milch und des Bieres. Zeitschr. f. Spiritusindustrie, 1901.* — ***Weigmann,*** *Versuch einer Einteilung der Milchsäurebakterien des Molkereigewerbes. Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., Bd.* 5, *1899.* — ***Beijerinck,*** *Ueber die Butylalkoholgärung und das Butylferment. Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., Bd.* 15, *1894.* — ***Grimbert,*** *Fermentation anaérobie produite par le Bac. orthobutylicus. Ann. Post., t.* 7, *1893.* — ***Schattenfroh und Grossberger,*** *Ueber Buttersäuregärung. Arch. f. Hyg., Bd.* 37, *1900.*

W. Omeliansky.

d) Milch, Butter, Käse.

1. Vorkommen von Bakterien usw. in Milch. 2. Gewinnung bakterienarmer Milch. 3. Abtötung der Bakterien in Milch durch chemische und physikalische Mittel: Milchpasteurisierung, Milchsterilisierung. 4. Uebertragung krankheiterregender Bakterien durch Milch. 5. Milchsäurebakterien der Milch. 6. Butterbereitung. 7. Käsebereitung.

1. Vorkommen von Bakterien in Milch. Das Vorkommen von Bakterien, Hefen und Schimmelpilzen in Milch und den daraus hergestellten Molkereiprodukten ist aus verschiedenen Gründen von großem Interesse. Erstens ist die Haltbarkeit der Milch von der Zahl und den Entwickelungsbedingungen der darin enthaltenen Milchsäurebakterien abhängig, welche die Milch sauer machen und dadurch zum Gerinnen bringen. Zweitens bedingen die genannten niederen Organismen das Butteraroma, die Reifung und das Aroma des Käses, die besonderen Eigenschaften gewisser moderner Milchpräparate, wie Kefir, Yoghurt u. a. Drittens überträgt die Milch leicht Krankheitsbakterien wie die der Tuberkulose, des Typhus auf den Menschen und auch nicht eigentlich pathogene Bakterien, welche durch ihre aus Milch gebildeten Umsetzungsprodukte schwere Ernährungs- und Verdauungsstörungen bei Säuglingen hervorrufen.

Endlich sind niedere Organismen zu erwähnen, welche allerlei Fehler des Geschmackes, der Farbe usw. in Milch und Molkereiprodukten hervorrufen und daher in der Milchwirtschaft bekämpft werden müssen.

Deshalb ist zunächst wichtig zu wissen, wie überhaupt Bakterien und ähnliche Organismen in die Milch gelangen. Normalerweise sezerniert die Drüse bakterienfreie Milch, nur bei manchen Krankheiten findet ein Uebertritt von Bakterien aus der Blutbahn in die Milch statt. Dementsprechend ist bei gesunden Kühen z. B., als den naturgemäß in dieser Richtung am meisten untersuchten Tieren, die Milch im Euter ziemlich bakterienfrei oder bakterienarm. Im Zitzenkanal und der darin enthaltenen Milch finden sich viel mehr Bakterien, die wohl von außen einwandern. Die zuerst ermolkene Milch ist deshalb viel bakterienreicher als die aus dem Hauptraum des Euters stammende. Viele Bakterien gelangen dann nach dem Melken in die Milch, wenn nicht besonders vorsichtig und reinlich vorgegangen wird.

2. Gewinnung bakterienarmer Milch. Danach ist zu ersehen, wie man zu verfahren hat, um möglichst bakterienarme und dementsprechend haltbarere und für Säuglinge bekömmlichere Milch zu erzielen. Vor dem Melken muß die melkende Person die Hände sauber reinigen, dann das Euter der Kuh gründlich waschen und auch die umgebenden Teile der Bauchhaut des Tieres. Vorteilhaft ist es auch, das Euter des Tieres und die Hände der melkenden Person einzufetten, weil dadurch weniger Bakterien sich loslösen und in die Milch fallen. Alle stauberzeugenden Arbeiten, wie Heuaufstecken, Herrichten der Streu sind während des Melkens zu vermeiden. Die ersten Milchpartien sind, weil sie bakterienreicher sind, gesondert aufzufangen.

Da die Kühe beim Liegen in der Streu das Euter mit Kot beschmutzen, ist für den Bakterienreichtum der Milch und überhaupt die Sauberkeit derselben die Beschaffenheit des Kotes und sein Bakteriengehalt von Bedeutung. Bei Trockenfütterung enthält der Kot der Kühe viel mehr Bakterien als bei Grasfütterung und Weidegang, am größten ist er bei reiner Heufütterung. Fütterung mit Abfällen des Zuckerrübenbaues, also Rübenblättern und -köpfen, Schnitzeln, mit angeschimmeltem Heu, sauren Biertrebern, Schlempe etc. bewirkt leicht Entleerung von dünnflüssigem Kot, wodurch das Euter sehr beschmutzt wird. Die Kotmengen, die auf solche Weise in die Milch gelangen, sind nicht gering; z. B. fand man 50 gr frischen Kuhkot in 100 Liter Milch, die dem Verkehr entnommen war. Wenn die Milch einige Zeit ruhig steht, beobachtet man nicht selten dunkle Schmutzteile am Boden des Glases und kann sich so leicht selbst von der größeren oder geringeren Reinheit der Milch überzeugen. Eine Abtrennung dieses Schmutzes kann vorteilhaft im milchwirtschaftlichen Betriebe durch Wattefilter oder mit Hilfe der Zentrifuge erfolgen. Natürlich ist auch die Reinheit der Melkgefäße und das Material sowie die Form derselben wichtig für die Reinhaltung der Milch von Bakterien, weil in schwer zu reinigenden Fugen und Rissen der Melkgeräte sich leicht massenhaft Bakterien entwickeln, die beim Gebrauch des Gefäßes in die Milch gelangen. Metallene Milchgefäße sind daher den hölzernen vorzuziehen.

Nach dem Melken soll die Milch stark gekühlt werden und möglichst auf niederer Temperatur bis zum Verkauf bleiben, weil die Bakterien sich bei niederer Temperatur viel langsamer vermehren. Wie stark Kühlung in dieser Beziehung wirkt, zeigt folgende Versuchsreihe von Freudenreich, der Milch bei verschiedenen Temperaturen hielt, welche bei Ankunft im Laboratorium 2½ Stunden nach dem Melken die übrigens sehr geringe Zahl von 9300 Bakterien per ccm enthielt. Dieselbe Milch zeigte folgende Anzahl von Bakterien per ccm, aufbewahrt bei:

	15°	25°
3 Stunden später	10000	18000
6 ,, ,,	25000	172000
9 ,, ,,	46500	1000000
24 ,, ,,	5700000	577500000.

Kühlung ist also ein vorzügliches Mittel, um die Bakterienvermehrung in Milch niederzuhalten.

Peinliche Beobachtung aller dieser Vorsichtsmaßregeln führt in der Tat zur Gewinnung sehr reiner, sehr bakterienarmer und deshalb sehr lange haltbarer Milch. Ein glänzendes Beispiel dieser Art erzählt Martiny. Danach liefert eine holsteinische Musterwirtschaft derartig sauber gemolkene Milch an die Hamburg-Amerikadampfer in Flaschen, daß diese Milch in rohem Zustand den Hin- und Rückweg dieser Schiffe ohne zu verderben zurücklegt.

Eine Kontrolle für saubere Milchgewinnung, zweckentsprechende Fütterung und gute Kühlung nach dem Melken, bietet demnach die Zählung der Bakterien in der Milch. Da diese aber umständlich ist und mehrere Tage Zeit beansprucht, ist für den praktischen Gebrauch ein anderes Verfahren zu empfehlen, welches sich auch im Haushalt anwenden läßt und darauf beruht, daß die vorhandenen Milchbakterien reduzierende Enzyme ausscheiden, welche aus Methylenblau einen farblosen Körper machen. Dementsprechend setzt man zu 10 ccm Milch ein wenig Methylenblaulösung in einem Reagensglase, schichtet zur Abhaltung des Sauerstoffs der Luft ein wenig flüssiges Paraffin auf die Milch und hält den Versuch bei 38° C. Die Zeit, in der die Entfärbung der Milch eintritt, gibt dann die Bakterienzahl in der Milch an:

Entfärbungszeit		Anzahl der Bakterien im ccm
bis 15	Minuten	250 000 000 — 25 000 000
bis 1½	Stunden	25 000 000 — 2 000 000
bis 7	Stunden	2 000 000 — 60 000
mehr als 7	Stunden	60 000 — 6000

Danach kann man die Milch in vier Gruppen teilen:

1. Gute Milch hält die Farbe 7 Stunden und länger.
2. Mittelgute Milch hält die Farbe 2—7 Stunden.
3. Schlechte Milch entfärbt sich nach ¼ bis 2 Stunden.
4. Sehr schlechte Milch entfärbt sich in weniger als ¼ Stunde.

Auf diese Weise kann man z. B. sehr gut kontrollieren, ob der Milchhändler im heißen Sommer genügend Eis in seinem Milchwagen führt oder daran spart.

3. Abtötung der Bakterien in Milch durch chemische und physikalische Mittel. Durch chemische Mittel kann man ebenso wie in andern Fällen auch in Milch die Bakterienentwickelung niederhalten. Doch muß hier immer im Auge behalten werden, ob das Konservierungsmittel in der in Betracht kommenden Menge nicht gesundheitsschädlich ist, da die Milch ja zum großen Teile frisch genossen wird; besondere Sorgfalt ist auf diesen Punkt zu verwenden, wenn es sich um Milch handelt, die zur Säuglingsernährung bestimmt ist. Bemerkenswert ist vor allem das Verfahren von Budde in dieser Richtung, welcher die Milch mit Wasserstoff-

superoxyd sterilisiert. Die Milch wird dabei auf 50 bis 52° vorgewärmt, mit Wasserstoffsuperoxid versetzt und 3 Stunden auf besagter Temperatur gehalten. Das Wasserstoffsuperoxyd soll bei dieser Anwendung sehr kräftig bakterienvernichtend wirken und nicht giftig für Mensch und Tier sein. Den in der Milch verbleibenden Rest von Wasserstoffsuperoxyd hat man vorgeschlagen mit Hilfe des Enzyms Katalase aus Blut zu zerlegen.

Die Anwendung von Formaldehyd, des als Formalin bekannten Konservierungsmittels hat v. Behring zur Haltbarmachung der Milch empfohlen, besonders auch um die Tuberkulosebakterien in für Säuglingsernährung bestimmter Milch unschädlich zu machen.

Auch durch Anwendung von Wärme kann man in Milch Bakterien töten, d. h. die Milch pasteurisieren oder sterilisieren. Zu unterscheiden ist dabei, ob man nur die pathogenen und die Hauptmenge der sonstigen Bakterien abtöten will oder vollständige Sterilisation anstrebt. Erstere Prozedur wird als Pasteurisieren bezeichnet. Im Haushalt wird bekanntlich die Milch einfach aufgekocht, um ihre Haltbarkeit zu erhöhen. Dabei gehen pathogene und milchsäurebildende Bakterien zugrunde, eine vollständige Sterilisation kann aber nicht erreicht werden, weil sporenbildende Bakterien bekanntlich oft eine Erwärmung auf 100° lebend überstehen. Schon die Temperatur von 100° verleiht aber der Milch einen vielen Personen unangenehmen Kochgeschmack und setzt den Nährwert der Milch besonders für Kinder herab. Deshalb und wegen der Ersparnis an Heizmaterial ist man bestrebt die Milch im Großbetrieb der Molkereien bei möglichst niedriger Temperatur zu pasteurisieren, dadurch die pathogenen Bakterien zu töten und die Haltbarkeit der Milch durch Abtötung der meisten anderen Bakterien zu erhöhen, ohne vollständige Sterilität zu erreichen. Für den Großbetrieb sind hierfür der Ersparnis an Zeit und Brennmaterial wegen nur kontinuierlich wirkende Apparate brauchbar. In solchen werden, auch wenn die Milch nur wenige Minuten eine Temperatur von 85° annimmt, alle pathogenen Bakterien, auch die Tuberkelbakterien abgetötet. In nicht kontinuierlich wirkenden Apparaten bei Erhitzung in Flaschen genügt zur Abtötung der pathogenen Bakterien schon eine niedrigere Temperatur von 65 bis 70° C.

Um Milch vollständig zu sterilisieren, hat das im Laboratorium bei sonstigen Materialien fast völlig sichere Resultate gebende Verfahren der diskontinuierlichen Sterilisation, wobei an 3 aufeinanderfolgenden Tagen je einmal auf 100° erhitzt wird, um die Keimlinge, welche aus den in den Zwischenpausen zwischen den einzelnen Sterilisationen ausgekeimten Sporen hervorgingen, zu töten und auf diese indirekte Weise die bei 100° nicht sterbenden Sporen zu vernichten, sich in der Praxis wohl wegen seiner Umständlichkeit nicht bewährt. Statt dessen wendet man einmal Temperaturen von 102 bis 105° an. Aus den Untersuchungen über Hitzeresistenz der Bakteriensporen und aus den Erfahrungen über sonstige Nahrungsmittelkonservierung ist bekannt, daß man auf diese Weise keine absolut sicher sterile Milch erhalten kann, wenn auch viele Flaschen der so hergestellten sterilen Milch bei geeigneter Aufbewahrung sich dauernd halten. Besser ist es auf längere Aufbewahrung sterilisierter Milch überhaupt zu verzichten und bei niederer Temperatur pasteurisierte, von pathogenen Bakterien befreite Milch bei möglichst niedriger Temperatur aufzubewahren und möglichst schnell zu verbrauchen. Dasselbe gilt für die im Haushalt auf 100° erhitzte, also auch nicht völlig sterile Milch. Für Kinderernährung ist außer der Abtötung der eigentlich pathogenen Bakterien auch die der milchsäurebildenden Bakterien wichtig, weil sauer werdende Milch zu schweren Verdauungsstörungen der Kinder führt. Hierauf und auf die Schwächung des kindlichen Organismus durch die Hitze sind viele Erkrankungen der Kinder im Sommer zurückzuführen. Tötet man aber die Milchsäurebakterien der Milch durch kurzes Erhitzen derselben ab, so keimen am Leben gebliebene Bakteriensporen aus und die Keimlinge vermehren sich nun um so stärker, weil die ihre Entwickelung sonst verhindernde Milchsäure in der Milch infolge Abtötung der milchsäurebildenden Bakterien fehlt. Diese in solcher pasteurisierter Milch sich entwickelnden Bakterien produzieren nun Stoffwechselprodukte, die für den kindlichen Verdauungsapparat sehr gefährlich sind. Deshalb darf pasteurisierte oder im Haushalt aufgekochte Kindermilch nicht lange, besonders nicht in hoher, die Bakterienvermehrung fördernder Temperatur aufbewahrt werden.

Selbstverständlich wird die Sterilisierung und Pasteurisierung der Milch ganz wesentlich durch eine möglichst saubere Gewinnung derselben erleichtert und unter Berücksichtigung dieses Umstandes und der bakteriologischen Untersuchungen über Sterilisation gelingt es doch sicher sterilisierte Milch herzustellen. So berichtet Flügge in seinen Untersuchungen über Milchsterilisation, daß die Molkerei Waren in Mecklenburg sicher sterilisierte Milch herzustellen verstehe und auch Milch, der er absicht-

lich besonders schwer durch Hitze abzutötende Bakterien eingeimpft habe, sicher sterilisiert habe.

Um zu erkennen, ob eine Milch gekocht wurde oder nicht, bezw. ob sie auf 80° erhitzt wurde oder nicht, benutzt man die Zerstörung der in der Milch enthaltenen Enzyme durch die angegebene Temperatur, wobei man die Enzyme durch Farbenreaktionen nachweist. So entsteht nach Storch auf Zusatz von Paraphenylendiamin und Wasserstoffsuperoxyd in ungekochter oder nicht auf 80° erhitzter Milch eine blaue Färbung. Du Roi und Köhler empfehlen ein billigeres und haltbareres Mittel für denselben Zweck, nämlich Jodkaliumstärkekleister. Dieser wird in ungekochter Milch tiefblau gefärbt, weil die Milchenzyme aus dem zugesetzten Wasserstoffsuperoxyd Sauerstoff frei machen und dieser Jod in Freiheit setzt. Auch Guajaktinktur wird zur Unterscheidung roher und gekochter Milch empfohlen.

Da die völlige Sterilisierung der Milch schwierig und unsicher ist, empfiehlt sich zur dauernden Aufbewahrung mehr die kondensierte Milch, welche durch Eindampfen im Vakuum hergestellt wird. Sie erhält meist einen Zuckerzusatz, worauf das Produkt ohne weiteres haltbar ist, weil in so konzentrierten Medien Bakterien und ähnliche Organismen nicht gedeihen. Unterläßt man den Zuckerzusatz, so ist die kondensierte Milch nur nach erfolgter Sterilisation haltbar.

4. Krankheiterregende Bakterien in Milch. Sehr wichtig ist die Uebertragung von menschlichen und tierischen Krankheiten durch die ungekocht genossene Milch und die daraus hergestellten Produkte. Von tierischen Krankheiten sind in dieser Richtung gefährlich: Maul- und Klauenseuche, Euterentzündung (Mastitis), Enteritis und vor allem Tuberkulose, bezüglich welcher letzteren Krankheit allerdings R. Koch die Ansicht aufgestellt hat, daß die tierische Tuberkulose und ihr Erreger mit der menschlichen nicht identisch sei und also keine Gefahr der Ansteckung des Menschen mit tierischer Tuberkulose bestehe. Demgegenüber behauptet von Behring, daß die Hauptursache der weiten Verbreitung der Tuberkulose, auf welche Krankheit etwa der 7. Teil aller menschlichen Todesfälle zurückzuführen ist, in der Säuglingsmilch liege, welche Rindertuberkelbakterien enthalte.

Ehe diese Streitfrage völlig entschieden ist, ist es ratsam Vorsicht walten zu lassen und besonders Kinder nur mit abgekochter oder wenigstens auf 80° erhitzter Milch zu ernähren. Einer Verunreinigung der Milch durch Tuberkelbakterien wird dadurch vorgebeugt, daß man mittels Impfung mit Tuberkulin die tuberkulösen Kühe, welche auf solche Impfung reagieren, heraussucht und unschädlich macht, die Kälber aber mit pasteurisierter und deshalb tuberkelbakterienfreier Magermilch aufzieht.

Von menschlichen Krankheiten werden besonders Diphtherie, Scharlach, Typhus und Tuberkulose leicht durch Milch und Molkereiprodukte übertragen, wenn im Haushalt des Milchproduzenten oder unter den Personen, welche mit der Milch beschäftigt sind, eine der genannten Krankheiten herrscht. Sorgfältige Ueberwachung auch des Wassers, welches zum Spülen der Milchbehälter dient, ist in solchen Fällen sehr nötig. Zu beachten ist auch, daß in Sammelmolkereien eine Milchportion, welche pathogene Bakterien enthält, die ganze Milchmenge, welche in der Molkerei gemischt wird, infizieren kann. Eine Pasteurisierung solcher Mischmilch, auch der von den Molkereien abgegebenen Magermilch, ist deshalb sehr nützlich.

Unter den pathogenen Bakterien sind am häufigsten in Milch die Tuberkelbakterien entsprechend der großen Verbreitung der Tuberkulose unter dem Rindvieh, von dem nach der Schlachthofstatistik etwa 20% der erwachsenen Tiere tuberkulös befunden wurden. Deshalb ist der Nachweis dieser Bakterien in Milch von Interesse. Die Tuberkelbakterien unterscheiden sich von den meisten anderen Bakterien dadurch, daß sie Anilinfarben schwer aufnehmen und diese nachher selbst an saure Entfärbungsmittel schwer wieder abgeben. Solche Säurefestigkeit kommt aber auch einigen anderen, in Milch vorkommenden Bakterien zu, so daß nicht der Färbeversuch, sondern nur der Impfversuch sicher entscheidet, ob eine Milch Tuberkelbakterien enthält.

5. Milchsäurebakterien der Milch. Der wichtigste und regelmäßigste Bestandteil der Flora gewöhnlicher Milch sind die Milchsäurebakterien, welche aus dem Milchzucker der Milch Milchsäure bilden und die Milch dadurch sauer machen, worauf dann ein Dickwerden der Milch durch Ausscheidung des Caseins durch die Milchsäure folgt. Näher wird auf die Einzelheiten der Milchsäuregärung in einem anderen Abschnitt dieses Artikels (S. 519) eingegangen. Hier sei nur erwähnt, daß in Milch zahlreiche verschiedene Arten oder Abarten von Milchsäurebakterien aufgefunden wurden, die sich nach ihrem Luftbedürfnis, der Art der gebildeten Milchsäure und den Temperaturansprüchen unterscheiden. Wichtig ist vor allem das von Leichmann sehr regelmäßig in saurer Milch beobachtete, Rechtsmilchsäure pro-

duzierende Bacterium lactis acidi, welches in den tieferen Schichten der Milch gefunden wird, auch bei völligem Luftabschluß noch gärt und durch reichlichen Luftzutritt in der Milchsäurebildung stark geschädigt wird. In den oberen, dem Luftzutritt besser ausgesetzten Milchschichten findet man dagegen andere Milchsäurebakterien, welche für die Milchsäurebildung in Milch weniger wichtig sind. Die Erklärung für die Beobachtung von Günther und Thierfelder, daß in spontan säuernder Milch meist inaktive Milchsäure vorkommt, während das erwähnte Bacterium lactis acidi, die wichtigste Milchsäurebakterie der sauren Milch, Rechtsmilchsäure macht, gab Leichmann durch die Auffindung eines Micrococcus in spontan säuernder Milch, welcher Linksmilchsäure bildet. Hält man Milch bei höherer Temperatur (44 bis 52° C), so tritt Milchsäurebildung durch morphologisch von den Milchsäurebakterien der spontan säuernden Milch verschiedene schlanke Stäbchen ein.

6. Butterbereitung. Außer für das Sauerwerden der Milch haben die milchsäurebildenden Bakterien Bedeutung für die Herstellung der Sauerrahmbutter, welche zum Unterschied von der in Süddeutschland verbreiteten Süßrahmbutter aus durch Milchsäurebildung gesäuertem Rahm hergestellt wird. Um die Säurebildung im süßen Rahm zu sichern, setzt man schon lange einen Säurewecker in Form von Buttermilch oder saurer Milch zu. Jetzt verwendet man zu diesem Zwecke besser Reinkulturen ausgewählter Milchsäurebakterien, die im Handel zu haben sind. Solche Reinkulturen erteilen der Butter einen reineren Geschmack und größere Haltbarkeit. Deshalb werden sie von großen Molkereien vielfach, so nach Weigmann in Dänemark und Schweden ziemlich allgemein, in Schleswig Holstein in etwa 80% aller Molkereien, bei der Butterfabrikation angewandt, weil sie die Herstellung eines gleichmäßigen Produktes sichern und vor Butterfehlern, d. h. dem Auftreten von Geschmacksfehlern, die durch Ausbreitung schädlicher Organismen hervorgerufen werden, schützen. Hand in Hand mit der Anwendung dieser Reinkulturen muß die Pasteurisierung des Rahmes gehen, um ungünstig wirkende Bakterien aus dem Rahm zu entfernen. Gleichzeitig wird dabei die Abtötung pathogener Bakterien im Rahm erreicht, welche nicht unwichtig ist, weil z. B. Tuberkelbakterien beim Zentrifugieren der Milch zum großen Teile in den Rahm gehen. Als Pasteurisiertemperatur für den Rahm kann man bei der Butterbereitung unbedenklich 95° wählen, weil ein etwa auftretender leichter Kochgeschmack nachher bei der Säuerung des Rahmes verschwindet.

Diese Anwendung von ausgewählten Milchsäurebakterien sichert also einen reinen Geschmack, sie erzeugt aber nicht das eigenartige Aroma vorzüglicher Butter, welches sich durch Buttermilch und andere Säurewecker aus vorzüglichen Molkereien erreichen läßt. Dieses Aroma wird ebenfalls durch Bakterien und ähnliche niedere Organismen hervorgebracht, von denen man schon eine ganze Anzahl kennt. Man konnte aber noch nicht durch Anwendung einzelner solcher Bakterien oder Hefen das volle Butteraroma im praktischen Betriebe hervorbringen. Vielleicht muß man zu diesem Zwecke erst die richtige Kombination verschiedener aromabildender Organismen finden. Das von niederen Organismen in Butter gebildete Aroma setzt sich jedenfalls aus verschiedenen Teilen zusammen. Und zwar soll es sich dabei einerseits um eine Bildung von Alkohol durch Bakterien oder Hefen aus dem Milchzucker, zweitens um damit zusammenhängende Esterbildung durch Bakterien, dann aber auch um Tätigkeit eiweißspaltender Bakterien und möglicherweise auch um fettspaltende Prozesse handeln. Schließlich ist auch nicht zu vergessen, daß das Butterfett auch ein von der Fütterung und anderen Umständen abhängendes Eigenaroma besitzt. Die Verhältnisse liegen also ähnlich wie beim Wein, dessen Bouquet in erster Linie von der Rebe stammt und von deren Standort, Rasse usw. wesentlich bedingt ist. Zweitens beeinflussen aber auch die den Most vergärenden Hefen das Bouquet des Weins in gewisser Beziehung.

Einer der bekanntesten Butterfehler ist das Ranzigwerden, wobei die Butter den bekannten, schlechten Geschmack annimmt. Diese Geschmacksveränderung scheint von dem Freiwerden von Säure aus den Glyceriden des Butterfettes oder Bildung von Buttersäureäthylester abzuhängen, jedoch geht die Stärke des ranzigen Geschmackes nicht mit der Menge der freien Säure parallel. Früher schrieb man der Luft und dem Licht große Bedeutung für das Ranzigwerden der Butter zu. Jetzt hat man festgestellt, daß das Licht der Butter nicht einen ranzigen, sondern einen talgigen Geschmack bei Luftzutritt durch Oxydation der Fettsäuren verleiht, während die Luft nur dadurch, daß sie Mikroorganismen das Leben möglich macht, die Butter ranzig werden läßt. Zahlreiche fettspaltende Organismen sind aus ranziger Butter gezüchtet worden.

7. Käsebereitung. Zum Zwecke der Käsebereitung läßt man das Casein der Milch entweder durch Milchsäurebildung

koagulieren und ausscheiden. So entstehen die bekannten Sauermilchkäse, wie Harzkäse, Mainzer Käse usw., oder man fällt das Casein aus süßer Milch mit Lab, einem in der Magenschleimhaut der Tiere und Menschen vorkommenden, auch von vielen Pflanzen, sowie Bakterien gebildeten Enzym. So entstehen Weichkäse, wie Camembert, Brie usw., und Hartkäse, wie Schweizer, Holländer, Tilsiter usw. Je nach der Art des Käses wird er aus Magermilch, Vollmilch oder mit Rahm versetzter Vollmilch bereitet. Das durch Milchsäure oder Lab gefällte Casein stellt eine weiße, bröckelnde Masse dar, die als Käse erst einen Reifungsprozeß durchmachen muß, in dessen Verlaufe sie gelblich durchscheinend wird, schließlich auch in manchen Fällen zerfließt.

Die Ausfällung des Caseins durch Milchsäure erfolgt in anderer Weise wie durch Lab. Das Casein ist in der Milch als Säure an Kalk gebunden; entsteht in der Milch Milchsäure, so wird die Verbindung zwischen Casein und Kalk gelöst und das Casein scheidet sich aus, wobei es ebenfalls Milchsäure bindet. Durch das Labenzym wird der Caseinkalk der Milch in Paracaseinkalk übergeführt und dieses fällt dann sekundär aus, weil es in den Kalksalzlösungen, die einen Bestandteil der Milch bilden, unlöslich ist. Hier sei auch erwähnt, daß das Erhitzen der Milch, wie es beim Pasteurisieren und Sterilisieren geübt wird, die Labungsfähigkeit der Milch beeinträchtigt, was entweder mit einer Ueberführung löslicher in unlösliche Calciumsalze speziell Calciumphosphate oder einer Abnahme des Säuregrades der Milch durch Austreibung der Kohlensäure oder mit einer Veränderung des Caseins zusammenhängen soll. Jedenfalls kann die Labungsfähigkeit erhitzter Milch wieder hergestellt werden durch Zuführung von Kohlensäure oder Phosphorsäure oder von löslichen Kalksalzen, z. B. Chlorcalcium. Diese Mittel sind denn auch benutzt worden, um in der Käsereipraxis durch Erhitzen pasteurisierte Milch laben und zur Käsebereitung verwenden zu können.

Die Reifung des Quarkes, aus dem der Käse bereitet wird, erfolgt entweder von außen nach innen, wobei in der Mitte längere Zeit noch ein weißer unveränderter Kern bemerkbar ist, wie bei Sauermilchkäsen, z. B. Harzkäse, oder bei Labweichkäsen, z. B. Camembert. Oder die Reifung erfolgt z. B. bei Emmentaler Käsen durch die ganze Käsemasse hindurch gleichzeitig. Hiergegen sprechen freilich Versuche von Schaffer, der Emmentaler Käse mit Röntgenstrahlen durchleuchtete und die Bildung der Löcher im Käse, die gleichzeitig mit der Zunahme der Lichtdurchlässigkeit infolge von Reifung auftreten, vom Rande des Käses her zuerst nachweisbar und dann erst nach der Mitte zu fortschreitend fand. Andererseits spricht aber für die Unabhängigkeit der Hartkäsereifung vom Luftzutritt der Umstand, daß nach Freudenreich Emmentaler Käse auch bei Luftabschluß reifen.

Die Reifung ist natürlich im wesentlichen eine Umwandlung des Caseins zuerst in Albumosen und Peptone, dann in Aminosäuren usw., folgt also im wesentlichen dem Gang der Proteinverdauung oder Proteinfäulnis, wie sie Eiweißstoffe des Pflanzen- oder Tierreiches überhaupt unter dem Einfluß von Enzymen, die von höheren oder niederen Wesen gebildet werden, bei ihrem Abbau durchmachen. Dabei spielt auch die Entstehung von allerhand Geruch- und Geschmackstoffen, die für das Aroma der betreffenden Käsesorte von Belang sind, eine große Rolle; auch Spaltungsprozesse des Milchfettes sind hierbei beteiligt.

Typische Produkte weitergehender Fäulnis, wie Indol, Ammoniak, Schwefelwasserstoff, kommen in manchen Käsesorten wie Limburger vor, denen sie dann ihren charakteristischen Geruch verleihen. In seltenen Fällen enthält Käse wohl auch einmal gefährliche Fäulnisgifte.

Verschiedene Ansichten sind über die Herkunft der caseinlösenden Enzyme im reifenden Käse geäußert worden. Man glaubte, daß die in der Milch vorkommende Galaktase und das im Lab enthaltene Pepsin die Käsereifung bewirkten. Mehr und mehr ist man aber dann zur Ueberzeugung gelangt, daß niedere Organismen, Pilze, Hefen und Bakterien sowohl durch Enzymbildung wie durch andere Umsetzungen die Hauptrolle bei der Käsereifung spielen. Dafür sprach schon die Beobachtung, daß Käse aus gekochter oder infolge reinlicher aseptischer Gewinnung sehr bakterienarmer Milch nicht oder sehr langsam reifen.

Wichtig für den Gang und das Tempo der Caseinumwandlung im reifenden Käse ist die Milchsäure, welche in den aus saurer Milch bereiteten Sauermilchkäsen schon vorhanden ist, in allen Labkäsen zu Beginn der Käsereifung aus dem Milchzucker der im Käse eingeschlossenen Molke durch Gärung entsteht. Diese Milchsäure ist sehr wichtig für die Käsereifung, weil viele Bakterien durch diese Säure wie überhaupt durch saure Reaktion des Nährbodens in ihrer Entwickelung niedergehalten werden. Deshalb hindert die Milchsäure in der Käsemasse die Ausbreitung der

Bakterien, welche Fehler des Geschmackes und des Aussehens im Käse erzeugen; sie sorgt außerdem dafür, daß der Abbau des Caseins durch Bakterien nicht zu weit geht und bis zu den letzten Stadien der Fäulnis vorwärtsschreitet. Die Gegenwart der Milchsäure fördert andererseits auch die Tätigkeit mancher caseinabbauender Enzyme, für welche eine gewisse Wasserstoffionenkonzentration günstig ist.

Die Menge der im Käse entstehenden Milchsäure ist abhängig von der Milchzuckermenge, welche die Käsemasse bei Bereitung des Käses einschließt. Weichkäse enthalten davon mehr, weil die Masse, aus denen sie geformt werden, molkenreicher ist. Bei Herstellung von Hartkäsen wird das Casein, der „Bruch“, durch Anwendung höherer Labtemperatur und größerer Labmengen als festeres Koagulum ausgeschieden und nachher durch Zerkleinern und Nachwärmen noch zum weitergehenden Ausscheiden der Molke und damit des Milchzuckers veranlaßt. Deshalb entsteht im Hartkäse weniger Milchsäure.

Neben Milchsäuregärung geht auch Buttersäurebildung durch Bakterien in den Käsen her, die sich bei der Geruchs- und Geschmacksbildung und an der Lösung des Caseins beteiligt. Auch der milchsaure Kalk im Käse wird unter Bildung flüchtiger Fettsäuren, durch Bakterien weiter umgewandelt, was ebenfalls von Bedeutung für die Bildung des Aromas und des Geruchs im Käse ist.

Die Caseinlösung und die damit verbundene sichtbare Reifung des Käses hat nach dem Obengesagten zur Vorbedingung eine Zerstörung oder Neutralisation der Milchsäure. Diese wird bewirkt durch Pilze, welche die Milchsäure veratmen und durch ammoniakbildende Bakterien, welche sie neutralisieren. Die betreffenden Pilze sehen wir z. B. als das bekannte Penicillium glaucum, den gewöhnlichen grünen Schimmel, und als Oidium lactis, den weißen Schimmel, der so häufig die Rahmschicht von Sauermilch überzieht, auf Käsen, besonders Weichkäsen, auftreten. Diese Pilze verzehren, als luftbedürftige Organismen von außen nach innen vordringend, die Milchsäure im Käse und deshalb folgen in derselben Richtung die caseinlösenden Reifungsbakterien und der Käse reift, wie oben besprochen, von außen nach innen. In den Hartkäsen ist diese Verzehrung der Milchsäure von geringerer Bedeutung für den Gang der Reifung, weil in diesen Käsen, wie bemerkt, wegen ihrer Molkenarmut weniger Milchsäure sich bildet. Deshalb reifen diese Käse in der ganzen Masse ziemlich gleichmäßig und nicht von außen nach innen. Immerhin ist die Einhaltung der richtigen Säurebildung in der Emmentaler Käserei z. B. doch von großer Bedeutung, weil bei zu hoher Säure die Käsemasse weiß bleibt und nicht reift, bei zu geringer Säure Caseinfäulnis eintreten kann.

Auch die Pilze beteiligen sich manchmal in nicht geringem Grade an der Caseinlösung. Oidium lactis zeigt dieses Peptonisierungsvermögen auf Gelatinekulturen auch sehr deutlich und verrät sich als Käsereifungsorganismus durch den käseartigen Geruch solcher Kulturen. Besonders bei Camembertkäse wird dem Oidium starke Beteiligung an der Aroma- und Geschmacksbildung nachgesagt. Penicillium glaucum machte nach Teicherts Versuchen 77% der Milchproteinstoffe löslich, wovon 70% Amidsubstanzen waren. Ein scharf ammoniakalischer Geruch tritt bei Kultur dieses Pilzes auf Milch auf. Auch auf das Fett wirken die Schimmelpilze und machen Fettsäuren frei, bilden Ester und beeinflussen so das Käsearoma.

Sehr bekannt ist das regelmäßige Vorkommen des Penicillium glaucum im Roquefortkäse, dessen scharfen Geschmack er verursacht. Der Pilz wird in diesem Käse absichtlich gezüchtet. Vielleicht verleiht dem echten Roquefort eine besonders leistungsfähige Spielart dieses Pilzes seinen hohen Wert, ähnlich wie man in edlen Weinen oder besonders berühmten Weinbergen besonders gute Hefen findet. Der eigenartige Geschmack des Roquefort tritt erst auf, wenn sich die grünen Sporen des Pilzes gebildet haben. Sehr gefördert wird die Aromaproduktion dieses Pilzes im Roquefortkäse, die auf der Bildung von Amyl- und Aethylestern beruht, durch gleichzeitiges Wachstum von Oidium. Auch Hefen, die man in Milch, Butter und Käse oft sehr häufig und zwar besonders in milchzuckervergärenden Varietäten findet, sollen den Geschmack von Käse beeinflussen. So berichten Eckles und Rahn, daß eine Hefe mit Oidium zusammen den Harzkäsegeruch erzeuge. Aehnliches ist für Weichkäse angegeben worden. Aus dem Gesagten folgt, daß Reifung und Aromabildung im Käse das Werk einer größeren Anzahl zusammen arbeitender niederer Organismen ist. Je nach der Zusammensetzung dieser Gesellschaft von Organismen, die an Orten, wo berühmte Käsequalitäten erzeugt werden, vielleicht eine besonders günstige ist und je nach den Lebensbedingungen derselben, die von der Bereitung des betreffenden Käses und seinen Rohmaterialien abhängt, entstehen die geschmacklich verschiedenen Käse.

Literatur. *A. Koch, Jahresbericht über die Fortschritte in der Lehre von den Gärungsorganismen und Enzymen. Leipzig seit 1890.* — ***Lafar,*** *Handbuch der technischen Mykologie, Bd. 2. Jena 1905 bis 1908.* — ***Löhnis,*** *Handbuch der landwirtschaftlichen Bakteriologie. Berlin 1910.*

A. Koch.

e) Eiweißgärung.

1. Umgrenzung des Begriffes der Eiweißgärung. Eine Definition der Bezeichnung „Gärung" ist schon häufig versucht worden; nie ist man jedoch bisher zu einem einheitlichen Standpunkte gelangt. Der Laie versteht unter Gärung eine unter starker Gasabgabe vor sich gehende Zersetzung organischer Substanz, die nach dem heutigen Stande der Wissenschaft immer durch Mikroorganismen veranlaßt sein muß; er denkt zuerst an die alkoholische Gärung, bei der die stürmische Entwickelung von Gasen am augenfälligsten zutage tritt. Auch bei der Buttersäuregärung (und Zellulosegärung) macht sich noch eine deutliche Gasabgabe bemerkbar. Anders liegen die Verhältnisse schon bei der „Fäulnis", die keineswegs immer mit einer, schon ohne experimentelle Hilfsmittel wahrnehmbaren, Gasentwicklung einhergehen muß. Immerhin verlaufen zahlreiche Fäulnisprozesse auch unter Gasabgabe, während bei anderen wenigstens geeignete Apparaturen zu beweisen gestatten, daß im Fäulnisprozeß immer Gase gebildet werden. Man ist daher völlig berechtigt die Eiweißzersetzung durch Mikroorganismen als Eiweißgärung zu bezeichnen, ohne der landläufigen Auffassung, über das, was eine Gärung sein soll, Gewalt anzutun. Die Wahl des Ausdruckes Eiweißgärung hat vor der Bezeichnung Fäulnis noch den Vorteil, daß sie allgemeiner ist, besonders da auch über die Definition der Fäulnis viel gestritten worden ist. Auf die Fäulnis werden wir noch eingehend zu sprechen kommen.

2. Allgemeines über den derzeitigen Stand der Forschung. Das Gebiet der Eiweißzersetzung durch Mikroorganismen gehört zu den verworrensten der biologischen Forschung. Es ist schwer unter den vielen sich widersprechenden Tatsachen die Wahl zu treffen, und man darf sich daher nicht wundern, wenn trotz der Forderungen dieses Wörterbuchs noch vieles als problematisch hingestellt wird, da wir nur so falsche Angaben vermeiden können. Der Grund für den verhältnismäßigen Tiefstand der Fäulnisforschung ist vielfältiger Natur. Ohne Frage setzt sich eine normale Eiweißgärung stets aus der Wechselwirkung verschiedener Mikroorganismen zusammen. Die gegenseitige Einstellung dieser muß nun von den verschiedensten Faktoren, wie Temperatur, Luftzutritt, Verdünnung, Anwesenheit von Kohlenhydraten usw. bedingt sein. Die Folge dieser Einflüsse ist, daß je nach Ueberhandnehmen der einen oder der anderen Art ein verschiedener Verlauf der Zersetzung des Eiweiß die Folge ist, bei dem dann ohne Frage auch verschiedene Abbauprodukte gebildet werden. Durch die Anwendung von Reinkulturen läßt sich diese Fehlerquelle ausschalten. Wir gelangen dann aber zu keiner natürlichen, sondern zu einer künstlichen Fäulnis, die auf diese Weise einen einseitigen Weg nehmen muß. Immerhin ist dieser Ausweg noch der am meisten versprechende. Bisher verfügen wir nur über eine geringe Anzahl von Fäulnisversuchen mit Reinkultur, und bei einigen sind wir nicht imstande zu sagen, ob die Bedingungen der Reinkultur in Wahrheit während der ganzen Dauer der Versuche innegehalten worden sind. Eiweißaufschwemmungen sind nämlich besonders schwer steril zu machen.

Ein anderer Faktor hat jedoch noch weit mehr dazu beigetragen, die Ergebnisse der Eiweißgärungsforschung zu komplizieren. Er ist bedingt durch den Mangel der Einheitlichkeit der angewandten Eiweißsubstanzen. Wie bekannt ist erst durch die neueste Eiweißforschung ein einheitliches Bild von der Zusammensetzung dieser hochmolekularen Naturprodukte erlangt worden. Man hat gelernt, Eiweißstoffe genügend zu reinigen und sie von anderen ihnen im natürlichen Zustand anhaftenden Substanzen zu befreien. Dieser Forderung ist von den Forschern, welche sich diesem komplizierten Gegenstande zuwandten, fast ausnahmslos nicht entsprochen worden. Man begnügte sich damit natürliches Material der Fäulnis auszusetzen und z. B. in gefaultem Fleisch nach den Zersetzungsprodukten zu fahnden. Die Ergebnisse einer derartigen Versuchsanstellung mußten ganz naturgemäß sehr wechselnde sein. Es bleibt also auf diesem Gebiet noch vieles zu tun übrig, bis wir zu einem einheitlichen Bilde gelangen können.

Trotz alledem kann es uns gelingen, aus

der Fülle der Forschungsergebnisse ein Paar einheitliche Gesichtspunkte herauszuschälen. Wir wissen, daß das Eiweiß sowohl durch die rein chemische wie durch die fermentative Hydrolyse in ganz bestimmte, chemisch einheitliche Stoffe zerlegt wird, und wir haben alle Veranlassung anzunehmen, daß auch die hydrolytischen Fermente der Fäulnisbakterien den gleichen Abbau vollziehen. Die erste Phase der Eiweißgärung ist demnach eine Proteolyse des Eiweiß, auf deren Wege Albumosen, Peptone und schließlich Aminosäuren als Endprodukte des rein hydrolytischen Zerfalls gebildet werden. Je nach der Energie und der Dauer des Eiweißzerfalls lassen sich diese Produkte in größerer oder geringerer Menge nachweisen. Bei fortschreitender Gärung werden sie weiter zerlegt und je nach ihrer Resistenz von den Fäulnisorganismen schneller oder langsamer angegriffen. — Die zweite Phase des Vergärungsprozesses dürfte ebenfalls fermentativer Natur sein. Bisher ist es jedoch nicht gelungen, sie von den lebenden Zellen der Gärungserreger abzutrennen (ein Paar Versuche von Nawiasky halte ich nicht für beweiskräftig) und unsere Annahme, daß hier rein katalytische Prozesse im Spiele sind, ist etwas theoretischer Natur. Meist geht mit diesen Vergärungen der Aminosäuren eine Gasabgabe Hand in Hand, da unter Verkleinerung des Moleküls Kohlensäure abgespalten wird, häufig erfolgt auch Desamidierung, so daß teilweise stickstoff-freie Endprodukte resultieren. Oxydationen wechseln mit Reduktionen, wodurch schließlich eine Absprengung der Seitenketten an Benzolderivaten erfolgt, und als Resultat bleiben Phenol, Indol usw. zurück. Diese Phase des Prozesses ist in Parallele zur Einwirkung von schmelzendem Alkali auf Eiweißstoffe gestellt worden. Gerade ihr müssen wir ein besonderes Interesse zuwenden, da es sich hier um einheitliche Prozesse handelt, deren Verlauf in letzter Zeit auf Grund einer festen chemischen Basis erschlossen worden ist. Da nun aber die Vergärung der Eiweißabbauprodukte auch in unser Gebiet fällt, so dürfen wir hier nicht stehen bleiben, sondern wir müssen sie auch bei denjenigen Mikroorganismen verfolgen, die in der Natur Eiweiß selbständig zu hydrolysieren weit weniger Gelegenheit haben, denen aber Eiweißabbauprodukte zur Verfügung gestellt werden. Wir denken hier vornämlich an die gärenden Hefen, denen wir zum Vergleich noch die Wirkung von Schimmelpilzen an die Seite stellen.

3. Begriff der Fäulnis. Wir haben uns im gesagten schon mehrfach des Ausdruckes Fäulnis bedient, um der Allgemeinheit des Eiweißzerfalles gerecht zu werden. Hierbei sind wir von der Annahme ausgegangen, daß man jeden energischen Eiweißzerfall als Fäulnis bezeichnen dürfe. Dem kann jedoch verschiedenes entgegengehalten werden: Einige haben die Bezeichnung Fäulnis für die Zersetzung tierischer Produkte reserviert und für die pflanzlicher „Vermoderung“ vorgezogen. Das Wesen der Erscheinung ist jedoch, soweit es sich auf die prinzipiell ja nicht verschiedenen Eiweißstoffe der Tier- und Pflanzenwelt bezieht, nicht unterscheidbar. Pflanzenreste sind im allgemeinen reicher an Kohlehydraten als tierischer Abfall und daher muß ihre Zersetzung in anderer Weise verlaufen, weil aus den Kohlehydraten Produkte saurer Natur gebildet werden. Die Zerlegung des Pflanzeneiweiß als solche kann aber sehr wohl als Fäulnis bezeichnet werden. Ferner hat man von der Fäulnis den Begriff der „Verwesung“ abgetrennt, die bei Luftzutritt und ohne die für die Fäulnis als charakteristisch erachtete Verbreitung bestimmter Gerüche vor sich gehen soll. Doch greifen diese beiden Prozesse ineinander ein. Die aeroben Fäulniserreger bahnen häufig den Weg für die energischer wirkenden Anaeroben, indem sie das Medium für die luftscheuen Mikroorganismen vorbereiten; sie zerlegen die Eiweißstoffe in hochmolekulare Spaltungsprodukte, die dann von den Anaeroben weiter hydrolysiert und vergoren werden. Es arbeiten hier also zwei Prozesse ineinander, die sich der Verdauung der Proteine im Magen und im Darm der Fleischfresser vergleichen lassen.

4. Allgemeines über die Bildung der Fäulnisprodukte. Wenn eine Fäulnis sich in einem noch nicht stark fortgeschrittenen Stadium befindet, so wird man in ihr immer noch die rein hydrolytischen Spaltungsprodukte des Eiweißes, Peptone und Aminosäuren, antreffen. Wir stellen uns aber auf den Standpunkt, diese hydrolytischen Produkte noch nicht als Fäulnisprodukte anzusehen. Fäulnisprodukte sind nach unserer Auffassung erst Körper, die aus den Hydrolyseprodukten durch weitere Spaltung hervorgehen.

Beim Fäulnisabbau der Aminosäuren kommen zwei prinzipiell verschiedene Wege in Betracht:

1. Die Bildung des um ein C-Atom ärmeren Amins. Dabei wird das endständige C-Atom abgespalten und zwar entweder in Form von Kohlensäure:

$$\begin{array}{l} R \\ \dot{C}H.NH_2 \\ \dot{C}OOH \end{array} = \begin{array}{l} R \\ \dot{C}H_2.NH_2 + CO_2 \\ \end{array}$$

oder als Ameisensäure:

$$\begin{array}{l} R \\ \dot{C}H.NH_2 \\ \dot{C}OOH + 2H \end{array} = \begin{array}{l} R \\ \dot{C}H_2.NH_2 + HCOOH \\ \end{array}$$

Im zweiten Falle handelt es sich um einen reduktiven Prozeß. Die Aminbildung dürfte teils nach der ersten, teils nach der zweiten Formel erfolgen, denn sowohl CO_2 wie $HCOOH$ gehören zu den regelmäßigen Produkten der Fäulnis. Die Aminbildung ist bei fast allen Aminosäuren beobachtet worden, besonders bevorzugt wird sie beim Abbau der Diaminosäuren: Entstehung von Kadaverin und Prutescein (vgl. unten Fäulnisbasen). Sie wird im allgemeinen begünstigt durch die Anwesenheit einer anderen Stickstoffquelle wie Pepton, wenn die reinen Aminosäuren zur Vergärung gelangen.

2. Die Bildung der entsprechenden Fettsäure durch Abspaltung von NH_3 unter gleichzeitigem Eintritt von Wasserstoff: reduktive Desamidierung.

$$\begin{array}{l} R \diagup H \\ C.NH_2 + 2H \\ | \\ COOH \end{array} = \begin{array}{l} R \diagup H \\ CH + NH_3 \\ | \\ COOH \end{array}$$

Aus den Aminosäuren der Fettreihe entstehen auf diese Weise die einfachen Fettsäuren: Essigsäure, Propionsäure, Isovaleriansäure, Isocapronsäure; auch die optisch aktive Capronsäure (d-Methyläthylpropionsäure) ist gefunden worden. Aus den aromatischen Aminosäuren entstehen aromatische Säuren: Phenylpropionsäure, Oxyphenylpropionsäure, Indolpropionsäure.

Die analoge Zerlegung der zweibasischen Aminosäuren führt zur Entstehung von Dikarbonsäuren: die Bildung von Bernsteinsäure aus Asparaginsäure ist tatsächlich nachgewiesen. Dagegen wird Glutarsäure aus Glutaminsäure nicht gebildet. Die Zerlegung geht hier weiter bis zur Buttersäure.

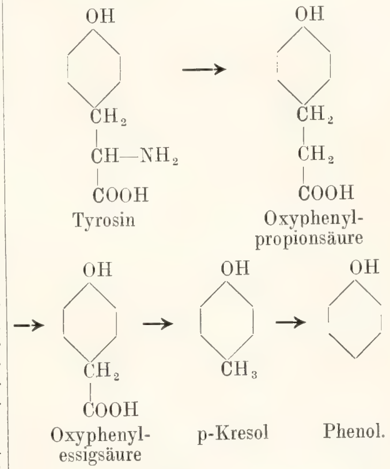
Die Bedingungen, von denen es abhängt, welcher der beiden Wege (Aminbildung oder Fettsäurebildung) bei der Fäulnis eingeschlagen wird, sind noch nicht genügend geklärt. Es kann das sowohl von der Art der betreffenden Mikroorganismen wie vom Nährboden abhängen.

Sehr häufig kombinieren sich beide Arten des Abbaues, wobei NH_3-Abspaltung, Reduktion und Verkürzung der Kette erfolgt. Ein Beispiel dafür ist die Methanbildung aus Glykokoll:

$$\begin{array}{l} CH_2.NH_2 + 2H = CH_4 + NH_3 + CO_2 \\ \dot{C}OOH \end{array}$$

Aus zweibasischen Aminosäuren entstehen hierbei Fettsäuren, worauf wir noch im einzelnen eingehen.

Bei Luftzutritt, resp. bei Mitwirkung von aeroben Mikroorganismen (nicht aber bei der echten anaeroben Fäulnis) treten in der Regel zu dieser kombinierten Desamidierung und CO_2-Abspaltung auch noch oxydative Prozesse hinzu, die zu einer weiteren Verkürzung der C-Kette, zum Auftreten niederer Fettsäuren führen. Am besten studiert sind diese Vorgänge bei den aromatischen Aminosäuren. Aus Phenylalanin entsteht so die Phenylessigsäure. Noch weiter geht der Abbau beim Tyrosin, bei welchem der fortgesetzte Abbau der Seitenketten schließlich zur Bildung von Phenol führt:



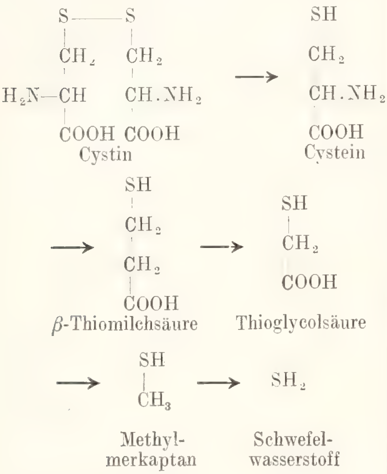
Vollständig analog verläuft der Abbau des Tryptophans zum Skatol und Indol und des Cystins zum Merkaptan und Schwefelwasserstoff, worauf wir noch zurückkommen.

4a) Fäulnisgase. Bisweilen hat man den fauligen Geruch als charakteristisch für die Fäulnis angesehen. Ganz abgesehen aber von der Tatsache, daß der Fäulnisgestank bisher chemisch nicht scharf charakterisiert ist, kann er auch bei tiefgreifender Spaltung der Eiweißstoffe fehlen und im Gegensatz dazu bei unerheblicher Eiweißgärung auftreten. Auch die Charakterisierung der Fäulnis durch bestimmte Endprodukte ist keine scharfe. Von gasförmigen Substanzen werden immer Kohlensäure, Wasserstoff, Ammoniak und Schwefelwasserstoff gebildet. Die Umwandlung des Aminostickstoffs in den Ammoniakstickstoff kann je nach der Anwesenheit verschiedener Gärungserreger mit wechselnder Intensität verlaufen. In

einzelnen Fällen wurden mehr als 50% des vorhandenen Stickstoffs in Ammoniak verwandelt, so z. B. durch einen Stamm des Bac. mycoides.

Der Schwefelwasserstoff wird aus dem organisch gebundenen Schwefel des Eiweißmoleküls gebildet, der zuerst in Form schwefelhaltiger Aminosäuren (Cystin) abgespalten werden dürfte. Daneben entsteht bisweilen in geringer Menge das Merkaptan.

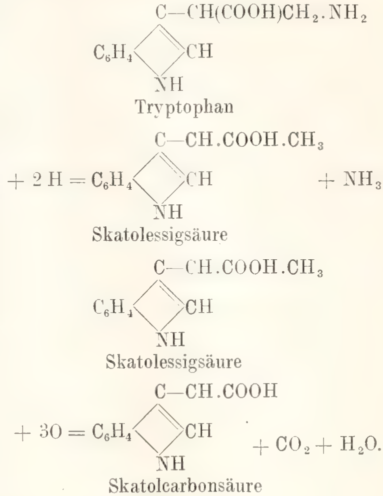
Der Abbau verläuft dem im allgemeinen Teil geschilderten analog:



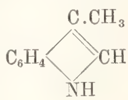
Methan tritt bisweilen auf; es entsteht, wie angeführt, aus dem Glykokoll. Freier Stickstoff wird nur bei Gegenwart von Nitraten gebildet.

4b) Indol- und Skatolbildung. Besonders charakteristisch für die Wirkung einiger Fäulnis erregenden Bakterien ist die Indolbildung, die deshalb zur Differentialdiagnose herangezogen wurde. So ist der Vibrio cholerae ein starker Indolbildner; auch der Coli-Bacillus bildet Indol, während vom Typhusbazillus, wenigstens in verdünnter Peptonlösung, kein Indol abgespalten wird. Ermöglicht wird die Differentialdiagnose dadurch, daß das Indol mit salpetriger Säure zu einem roten Farbstoff, dem Nitroindol, zusammentritt, der häufig schon auf bloßen Zusatz von verdünnter Schwefelsäure auftritt, weil in den gewöhnlichen Nährlösungen von vielen Bakterien salpetrige Säure gebildet wird.

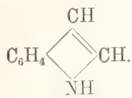
Das Indol nimmt seinen Ursprung von einem Eiweißspaltungsprodukt, dem Tryptophan (ß-Indol-α-aminopropionsäure). Es wird auf Grund folgender Reaktionen gebildet:



Aus der Skatolkarbonsäure entsteht durch CO_2-Abspaltung das Skatol:



und daraus durch Oxydation das Indol:



Dadurch erklärt sich, daß das Indol häufig mit dem Skatol vergemeinschaftet erscheint, so besonders bei der Fäulnis des Gehirns. Beide Substanzen riechen ekelhaft und verleihen dem Kote seinen Geruch. — Meist aber fehlen diese Produkte bei der echten Fäulnis.

4c) Aromatische Fäulnisprodukte. Die aromatischen Fäulnisprodukte gehen, soweit bisher bekannt, aus dem Tyrosin und dem Phenylalanin hervor. Der Weg ihrer Entstehung ist im allgemeinen Teil angegeben worden. Ebenso wie aus Tyrosin Oxyphenylpropionsäure und Oxyphenylessigsäure, entstehen aus Phenylalanin Phenylpropionsäure und Phenylessigsäure.

Phenyläthylamin und Oxyphenyläthylamin entstehen aus den entsprechenden Aminosäuren unter Kohlensäureabspaltung. Neuestens ist noch die Bildung von β-Imid-

azoläthylamin und Imidazolpropionsäure aus Histidin beschrieben worden.

4d) Aliphatische Fäulnisprodukte. Besonders gut sind wir über den Ursprung der bei der Fäulnis entstehenden Fettsäuren informiert. Es sind das neben der Ameisensäure die Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure, Valeriansäure und Capronsäure. Die Buttersäure wird in Gestalt der n-Buttersäure unter gleichzeitiger reduktiver Desamidierung und Kohlensäure-Abspaltung aus Glutaminsäure gebildet:

$$\begin{array}{l} COOH \\ \cdot \\ CH_2 \\ \cdot \\ CH_2 \\ \cdot \\ CH.NH \\ \cdot \\ COOH \end{array} \quad + 2H \longrightarrow \quad \begin{array}{l} COOH \\ \cdot \\ CH_2 \\ \cdot \\ CH_2 \\ \cdot \\ CH_3 \end{array} \quad + CO_2 + NH_3.$$

Glutaminsäure n-Buttersäure.

Die n-Buttersäure entsteht ebenso aus optisch-aktiver Glutaminsäure wie aus der razemischen Glutaminsäure, die hierbei nicht asymetrisch angegriffen wird.

Auf demselben Wege wird aus der Asparaginsäure und ihrem Amid, dem Asparagin, die Propionsäure gebildet, die auch durch einfache Desamidierung aus dem Alanin entstehen kann. Gleichzeitig ist die Asparaginsäure die Quelle für die Bernsteinsäure, die aus ihr gebildet wird, wenn der Prozeß des Abbaus bei der Desamidierung anhält. Gerade die Bernsteinsäure wurde von manchen als ein sehr charakteristisches Fäulnisprodukt angesehen, da sie verhältnismäßig bequem nachzuweisen ist.

Die Valeriansäure liegt in Fäulnisgemischen in Form der d-Methyläthylessigsäure vor, deren Ursprungssubstanz das Isoleucin ist. Fernerhin kann die Isovaleriansäure aus dem Valin gebildet werden. Das Isoleucin ist auch die Ursubstanz für die optisch aktive Capronsäure der Fäulnis, die d-Methyläthylpropionsäure. Von besonderem Interesse ist nun auch die Bildung der normalen Valeriansäure; denn diese Säure mit unverzweigter Kette geht aus dem Prolin (α-Pyrrolidincarbonsäure) unter Ringsprengung hervor:

$$\begin{array}{c} CH_2.CH_2.CH_2.CH.COOH \\ \cdot NH \\ \text{Prolin} \end{array}$$

$$\begin{array}{c} CH_3.CH_2.CH_2.CH_2.COOH \\ \text{n-Valeriansäure} \\ NH_2CH_2.CH_2.CH_2.CH_2.COOH, \\ \delta\text{-Aminovaleriansäure} \end{array}$$

welche Reaktion wohl die erste klar erforschte Ringsprengung auf mikrobiellem Wege sein dürfte.

In obiger Formel haben wir angedeutet, daß die Aminogruppe auch erhalten bleiben kann, wobei die δ-Aminovaleriansäure als Fäulnisprodukt entsteht. Auf demselben Wege kann die Gegenwart von Pepton die Spaltung der Glutaminsäure in γ-Aminobuttersäure veranlassen. Aehnlich wird unter Abspaltung der Aminogruppe und Dekarboxylierung aus dem Valin das Isobutylamin und aus dem Leucin das Isoamylamin gebildet, während die Herleitung des Methylamins aus dem Glykokoll etwas zweifelhaft ist.

4e) Fäulnisbasen im speziellen. Letztere Substanzen gehören schon zu den Fäulnisbasen. Doch ist dieser Name im speziellen für die Ptomaine genannten Diamine reserviert worden, die vor allem durch das Cadaverin und das Putrescein repräsentiert werden.

Das Cadaverin stammt aus dem Lysin, aus dem es durch Dekarboxylierung hervorgeht.

$$\begin{array}{c} CH_2.CH_2.CH_2.CH_2.CH.COOH \\ NH_2 \qquad\qquad\qquad NH_2 \\ \text{Lysin} \end{array}$$

$$\longrightarrow \begin{array}{c} CH_2.CH_2.CH_2.CH_2.CH_2 \\ NH_2 \qquad\qquad\qquad NH_2 \\ \text{Cadaverin.} \end{array} + CO_2$$

Die Ursubstanz des Putresceins ist das Arginin. Dieses wird durch ein Ferment, die Arginase, in Harnstoff und Ornithin gespalten:

$$\begin{array}{c} NH = C.NH.CH_2.CH_2.CH_2.CH.COOH \\ NH_2 \qquad \text{Arginin} \qquad NH_2 \end{array}$$

$$+ H_2O = \begin{array}{c} H_2N \\ H_2N \end{array}\!\!>CO \quad \text{Harnstoff}$$

$$+ \begin{array}{c} NH_2.CH_2.CH_2.CH_2.CH.COOH \\ NH_2 \\ \text{Ornithin.} \end{array}$$

und aus dem Ornithin entsteht, in der gleichen Weise wie bei der Fäulnis von Lysin das Cadaverin, das Putrescein:

$$\begin{array}{c} CH_2.CH_2.CH_2.CH.COOH \\ NH_2 \qquad\qquad NH_2 \\ \text{Ornithin} \end{array}$$

$$= \begin{array}{c} CH_2.CH_2.CH_2.CH_2 \\ NH_2 \qquad\qquad NH_2 \\ \text{Putrescein.} \end{array} + CO_2$$

Bei letzterem Vorgange kann auch die δ-Aminovaleriansäure gebildet werden, der wir schon als Produkt der Fäulnis des Prolins

begegnet sind. Die beiden bisher genannten Fäulnisbasen sind im Gegensatze zu früheren Angaben kaum als giftig zu bezeichnen. Diese Eigenschaft kommt jedoch einigen aus Lecithin stammenden Fäulnisprodukten zu. Die Spaltungsprodukte des Lecithins sind Fettsäuren, Glyzerinphosphorsäure und eine Base, das Cholin $CH_2(OH).CH_2.N.(CH_3)_3OH$. Letzteres wird durch Oxydation in das Muscarin $(CH_3)_3OH.N.CH_2.CH(OH)_2$ und das Betain $COOH.CH_2.N(CH_3)_2.OH$ verwandelt. Dem Muscarin kommen giftige Eigenschaften zu, ebenso wie dem aus dem Cholin unter Wasserabspaltung entstehendem Neurin $CH_2.CH.N(CH_3)_3OH$.

5. **Fäulnisorganismen.** An der Fäulnis der Eiweißstoffe können sich zahlreiche Mikroorganismen beteiligen; es ist ja bekannt, daß z. B. die Fähigkeit, die Gelatine zu spalten und zu verflüssigen, einem großen Teil der Kleinlebewesen zukommt. Jedoch lassen sich aus diesem Gewirr einzelne Arten absondern, die vornehmlich als Fäulniserreger in Frage kommen. Im allgemeinen zersetzen die Anaeroben die Proteine schneller und energischer als die Aeroben. Wir haben aber schon gesagt, daß diese beiden Klassen häufig zusammenwirken. In welcher Weise das geschehen kann, wird bei der Beschreibung der Fäulnis verschiedener Stoffe erörtert werden. Neben den echten Fäulnisbakterien, die die Eiweißstoffe mit Hilfe ihres hydrolytischen Fermentes angreifen, kennen wir noch solche, welche zwar die Proteine nicht direkt angreifen, die aber auf die proteinartigen Spaltungsprodukte, die Albumosen und Peptone, weiter spaltend einwirken. Doch dürfte sich, ebenso wie zwischen den Anaeroben und Aeroben, eine scharfe Grenze nicht ziehen lassen: die Angaben verschiedener Forscher haben hier im einzelnen widersprechende Resultate gezeitigt. Besonders unbefriedigend sind auch die Unterscheidungen zwischen Bakterien, welche nur Endoenzyme besitzen und solchen, die ihre tryptischen Fermente an das Außenmedium abgeben sollen! Hier fehlt noch eine scharfe experimentelle Grundlage, und bisweilen wird es gelingen einen Mikroorganismus, dem man die Fähigkeit, native Eiweißstoffe anzugreifen, absprach, doch auf solchen Medien zum Wachstum zu bringen. So geschah es z. B. mit dem Streptococcus pyogenes und nach einer Angabe auch mit dem Coli-Bazillus. Geeignete Wachstumsbedingungen sind mitunter schwer zu schaffen; gewiß werden manche der für den Angriff der Eiweißstoffe selbständig ungeeignet befundenen Bakterien die Zerlegung der Proteine doch vornehmen, wenn man ihnen durch die Beigabe von Pepton das anfängliche Wachstum ermöglicht. Bisher kann man die Fäulniserreger jedenfalls nicht scharf in proteolytische und peptolytische trennen. Die Prüfung gegenüber den synthetischen Polypeptiden wird auch hier, wie bei sonstigen fermenthaltigen Produkten, der Ausweg sein, um eine Neueinteilung vornehmen zu können.

5a) Anaerobe Fäulniserreger. Der wichtigste der anäroben Fäulniserreger ist der im Jahre 1899 von Bienstock entdeckte Bacillus putrificus. Er ist in Erde, faulendem Dünger und Kloakenjauche stets anzutreffen, fehlt nie bei der Fäulnis des Fleisches und ist der wichtigste Erreger der Leichenfäulnis. Der Bac. putrificus wächst in 5 bis 6μ breiten, 0,8μ langen, schlanken Stäbchen mit vielen, peritrich angeordneten langen Geißeln; in Flüssigkeiten entstehen auch lange Zellfäden. Bei 30 bis 40° bildet er ovale Endosporen, die in den Sporangien so angeordnet sind, daß Trommelschläger entstehen; sie können ohne Schädigung 3 Minuten lang in kochendem Wasser erhitzt werden. Bei Luftabschluß wächst das Bakterium in zuckerhaltigen und zuckerfreien Medien unter starker Gasabgabe; jedoch vergärt es in Zucker nicht. Gelatine verwandelt es in eine faulig riechende Flüssigkeit. Das von ihm abgeschiedene tryptische Ferment wirkt kräftig und verdaut die Proteine bis zu den Aminosäuren.

Pathogene Eigenschaften kommen dem Bac. putrificus im allgemeinen nicht zu Dasselbe kann man von dem ebenfalls Sporen bildenden Bac. perfringens sagen, der gleicherweise im Besitze eines energischen tryptischen Fermentes ist. Dagegen gehören die ebenfalls Fäulnis hervorrufenden Bazillen des Oedems und des Rauschbrandes zu den Pathogenen. Unter den Anaeroben kommt noch der Bac. gracilis putidus als sporenloser Fäulniserreger in Frage, während sich der Diplococcus magnus anaerobicus zwar an der Fäulnis beteiligt, Eiweiß selbst aber nicht angreifen kann.

5b) Bakterien der Proteusgruppe. Die Bakterien dieser Gruppe können sowohl bei Anwesenheit wie bei Abschluß der Luft gedeihen. Sie haben ihren Namen wegen der Wandelbarkeit ihrer Zellformen erhalten, durch die sie sich besonders auszeichnen. Aus diesem Grunde ist auch die Arteinteilung schwierig. Der Hauptvertreter der Gruppe ist der Proteus vulgaris, jetzt meist als Bacterium vulgare bezeichnet. Seine Zellen haben meist eine Länge von 0,9 bis 1,2μ und eine Breite von 0,4 bis 0,6μ. Meist sind sie zu Paaren vereinigt. Neben diesen Kurzzellen kommen auch solche von gestreckter Gestalt vor, die häufig eine Länge von 3,7μ erreichen. Besonders kräftige Zellen können auch bis zu einer Länge von 6μ und einer Breite von 0,9μ auswachsen.

Das Bakterium ist mit zahlreichen peri-

trichen Geißeln behaftet, die nicht nur schwimmend vorwärts streben, sondern auch eine Drehung um die Längsachse vermitteln. Stäbchenpaare beschreiben Doppelkegel, deren Scheitel an der Stelle des Zusammenhanges liegt. Bezüglich der Bewegungsgröße übertrifft der Proteus alle anderen bekannten Bakterienarten. Selbst 5-prozentige Gelatine leistet den Schwärmern keinen genügenden Widerstand. Außer den genannten Zellformen kommen auch andere vor, wie Spindeln mit 2 bis 4 Windungen, Fadenzellen von einer Länge bis zu 100 μ, und endlich Spirulien, zu einer Schleife gebogene Fäden, deren beide Hälften zopfartig verflochten sind. Involutionsformen besonders ausgeprägter Art werden häufig beobachtet. Sporen werden nicht gebildet.

Der Proteus zerlegt nicht nur Eiweißarten, er vergärt auch Zucker, wie Glukose, Saccharose und Milchzucker zu organischen Säuren. Doch kommen auch Zucker nicht vergärende Stämme vor und andere, die zwar Glukose und Saccharose. nicht aber Milchzucker vergären. Bei den durch Proteus veranlaßten Fleischvergiftungen vermehren sich die Bakterien im Darmkanal und erzeugen Toxine, welche die entiritischen Erscheinungen bewirken.

5c) Aerobe Fäulniserreger. α) Farbstoffbildende Bakterien. Unter den aeroben Fäulnisbakterien sind zuerst die farbstoffbildenden Arten zu nennen. Die wichtigsten sind hier der Bac. prodigiosus, Bac. fluorescens liquefaciens und pyocyaneus.

Die blutroten Zooglöen des Bac. prodigiosus sind für das „Blutigmachen“ der Speisen verantwortlich. Sie haben so das „Wunderblut“ der Hostien veranlaßt, dem im Mittelalter viele Menschen geopfert wurden. Aehnlich dem Bac. vulgare zeigt auch dieser Pilz eine ausgesprochene Variabilität der Formengestaltung; in den üblichen schwach alkalischen Nährmedien treten kurze, fast kokkenartige Zellen auf, die jedoch beim Uebertragen in schwach saure Nährlösungen in langgestreckte Zellen und Zellfäden übergehen. Junge Zellen zeigen lebhafte Schwärmzustände. Gelatine wird verflüssigt. Doch ist das Peptonisierungsvermögen großen Schwankungen unterworfen. Ebenso inkonstant ist die Fähigkeit Zucker zu vergären und Gase zu bilden. Die Koagulation des Caseins der Milch wird besser auf die Säurebildung als auf Labproduktion zurückgeführt. Auch bezüglich des Farbstoffbildungsvermögens waltet eine ausgesprochene Variabilität, die in bestimmter Weise durch die Ernährung beeinflußt werden kann. Pathogen wird das Bakterium nur bei künstlicher Einverleibung. Auf gekochten Nährmedien aller Art wächst es in roten Zooglöen, die sich im Sommer oft unangenehm bemerkbar machen.

Die Farbstoffbildung kommt nur bei niederer Temperatur vor, während das nahe verwandte B. kiliense auch bei 37 bis 39° Farbstoff bildet.

Der häufig in faulenden Stoffen aufgefundene Bac. fluorescens liquefaciens führt seinen Namen, weil er in Laboratoriumsnährböden einen grün fluoreszierenden Farbstoff bildet und Gelatine verflüssigt. Er ist in der Natur weit verbreitet und ein beständiger Bewohner des Wassers und des Bodens. Er wächst in schlanken Stäbchen und längeren Fäden von 0,4 μ Breite und 1,4 bis 6 μ Länge. Die Bewegung wird durch eine polare Geißel veranlaßt. Sporen werden nicht gebildet. Das Milchcasein peptonisiert der Pilz, ohne es vorher zu fällen. Zucker wird nicht vergoren, dagegen Harnstoff.

Sehr ähnlich ist ihm der Bac. pyocyaneus, der jedoch in der Natur weit weniger verbreitet ist, im Gegensatz zum Fluoreszens aber ausgesprochen pathogene Eigenschaften hat. Dementsprechend gedeiht der Pyocyaneus auch besser bei 37°, der Fluoreszens bei niederer Temperatur. Seine Gestalt und seine chemische Wirksamkeit sind sonst die gleichen. Neben dem fluoreszierenden Farbstoff bildet er noch ein blaues Pigment, das durch Ausschütteln mit Chloroform in Gestalt eines kristallisierenden Farbstoffes, des Pyocyanins, dargestellt werden kann. Da man den Fluoreszens durch Züchtung bei erhöhter Temperatur ebenfalls zur Abscheidung des blauen Farbstoffes bringen kann, darf man annehmen, daß der Pyocyaneus eine angepaßte pathogene Rasse des Fluoreszens ist.

Neben diesen gibt es noch zahlreiche andere farbstoffbildende und Gelatine verflüssigende Bakterien, die hier jedoch nicht alle aufgezählt werden.

β) Bakterien der Coli-Gruppe. Der hauptsächlichste Darmbewohner des Menschen und der Tiere ist das Bacterium coli commune, das auch in faulenden Stoffen häufig vorkommt. Gelatine wird von ihm nicht verflüssigt und der Coli-Bazillus gehört überhaupt nicht zu den Vergärern unpeptonisierten Eiweißes. Jedoch kennen wir eine Angabe, daß das Bact. coli Casein in lösliche Produkte zersetzen soll. Für gewöhnlich greift er jedoch nur Eiweißabbauprodukte an, wie sie ja im Darm vorhanden sind. Glukose und Saccharose werden unter kräftiger Gasbildung vergoren, während die Fähigkeit Milchzucker zu vergären auf laktosehaltigen Nährböden erworben werden kann. Man spricht dann vom Bact. coli mutabile, wegen seiner mutierenden Eigenschaft.

Das Coli-Bakterium ist der Hauptrepräsentant einer Gruppe darmbewohnender Bakterien, zu deren weiteren Ausläufern auch der Paratyphus und schließlich der Typhus-Bazillus gehören. Der Paratyphusbazillus ist wegen der akuten Fleischvergiftungen bemerkenswert, die durch seine giftigen Stoffwechselprodukte veranlaßt werden. Er gehört in gewissem Sinne also auch zu den Fäulniserregern.

In der Coli-Bazillusgruppe handelt es sich um plumpe an den Ecken abgerundete Kurzstäbchen von 1,4 μ Länge und einer durchschnittlichen Breite von 0,5 μ. Auf Nährböden tritt zuweilen Fadenbildung ein, nie dagegen Sporenbildung. Einige Arten sind schwach beweglich und besitzen wenige kurze peritriche Geißeln, die meisten sind unbeweglich und geißellos. Das Wachstum ist aerob oder anaerob, in letzterem Falle unter Gasbildung. Für Tiere ist beim Coli-Bacillus Pathogenität nur bei künstlicher Einverleibung zu beobachten, beim Menschen kann er der Erreger von Eiterungen, Darmkatarrhen und Entzündungen der Gallenwege sein. Auch er kann Fleischvergiftungen erregen. Weit gefährlicher ist jedoch hierbei der Bacillus botulinus, der sich in Fleischwaren, besonders Würsten, bei Luftabschluß entwickelt, im Körper aber keine Vermehrung erfährt.

6. Fäulnis verschiedener Substanzen. Auf den Verlauf einer Fäulnis können hauptsächlich zwei Umstände von Einfluß sein, der größere oder geringere Luftzutritt und die Reaktion des Mediums. Nach dem vorher Gesagten wird man sich über die Bedeutung des Sauerstoffzutritts schon ein einigermaßen klares Bild machen können. Selbst wenn die Luft von vornherein nicht abgeschlossen ist, was ja in der Natur selten vorkommen wird, können größere Mengen von Eiweißstoffen doch mit der Zeit von innen heraus in anaerobe Fäulnis versetzt werden, nachdem die aeroben Fäulniserreger den Sauerstoff an sich gerissen haben. — Alle fäulniserregenden Bakterien sind gegen Säuren empfindlich, saure Reaktion hemmt auch die Wirkung der proteolytischen Fermente. Sie verzögert deshalb den Eintritt der Fäulnis, die erst energisch werden kann, nachdem sie Säuren durch die Fäulnisbasen, besonders das Ammoniak, neutralisiert worden sind. Aus diesem Grunde wirkt auch die Gegenwart von Kohlehydraten, selbst in so geringer Menge wie sie im Fleisch vorhanden sind, fäulnishemmend. Denn die Kohlehydrate werden gleich im Anfang angegriffen und ihre Gärprodukte sind im Gegensatz zu denen der Eiweißstoffe saurer Natur. Milchsäure und Buttersäurebakterien sind in Gesellschaft der Fäulnisbakterien stets vorhanden und sie überwuchern die letzteren, wenn sie durch die Anwesenheit von Zucker Gelegenheit dazu finden. Nicht hindernd wirken die Säuren auch auf die Entwickelung von Hefen und Schimmelpilzen. Erstere werden allerdings nur in stark zuckerhaltigen Medien eine Entwickelungsmöglichkeit finden. Die Schimmelpilze jedoch spielen eine große Rolle bei der Zerlegung von Pflanzenresten, die ja kohlehydrathaltiger als tierisches Material sind. Doch werden sie sich auf die Dauer gegen den Ansturm der Bakterien nur halten können, wenn für letztere der Wassergehalt zu gering ist. Dann erfolgt die sogenannte Verschimmelung, eine Art der Verwesung, die häufig bei Früchten die Oberhand gewinnt.

6a) Fleisch- und Milchfäulnis. Bei der Fleischfäulnis treten anfangs nur Aerobe auf, die gleichzeitig den im Fleisch vorhandenen Zucker und die Proteinstoffe anzugreifen anfangen. Im Fleisch ist etwa 1% Zucker vorhanden. Man findet anfangs Bact. vulgare, Bact. coli, Mikrococcus pyogenes, Streptococcus pyogens und andere Kokken. Sie verzehren den Sauerstoff und fangen den Zucker zu vergären an, wobei saure Spaltungsprodukte teilweise durch Ammoniak neutralisiert werden. Nach 3 bis 4 Tagen erscheinen die ersten Anaeroben und zwar solche, die auch Zucker vergären, wie Bac. perfringens und Bac. bifermentans sporogenes. Nach 8 bis 10 Tagen ist der Zucker vergoren und die Reaktion alkalisch geworden, und nun setzt die eigentliche Fäulnis der säureempfindlichen Anaeroben ein. Der Bac. putrificus putidus gracilis und der die Peptone abbauende Diplococcus magnus anaerobicus vollenden den Vorgang, wobei sie die Zucker vergärenden Bakterien schließlich gänzlich verdrängen. — Bei ursprünglichem Luftabschluß bleiben die Aeroben aus, die Anaeroben entwickeln sich aber in derselben Folge.

Die Milchfäulnis muß naturgemäß infolge der Anwesenheit der höheren Zuckerkonzentration (4% Milchzucker) einen anderen Verlauf nehmen, da weit größere Mengen von Gärungssäuren beseitigt werden müssen. In roher Milch überwiegen zuerst die reinen Milchsäurebakterien und der Coli-Bazillus. Neben ihnen können die stets vorhandenen Heubazillen und Kartoffelbazillen wie auch die Staphylokokken, welche das Casein angreifen würden, wegen der Säurebildung nicht zur Entwickelung kommen. Durch die Milchsäurebakterien wird ein so hoher Säuregrad erreicht, daß die Bakterientätigkeit nach und nach zum Abschluß kommt. Bei Luftmangel ist damit die Zersetzung beendet. Bei Luftzutritt erscheinen dagegen nach 3 bis 4 Tagen Eumyceten, meist Oidium lactis, seltener Rhizopus nigrans. Durch diese wird die Milchsäure verbrannt und der Säuregehalt so vermindert, daß die Milchsäurebakterien wieder zur Ent-

wickelung kommen können, während die eigentlichen Fäulnisbakterien noch zurückgehalten werden. Dauernd findet auch schon ein Abbau der Proteine statt. Gleichzeitig mit dem zweiten Aussetzen der Milchsäurebakterien setzt nun die Tätigkeit der anaeroben Buttersäurebakterien ein, welche die bei der Hydrolyse des Milchzuckers entstandenen Monosaccharide zu Fettsäuren, hauptsächlich Buttersäure, verbrennen und ebenfalls Peptone abbauen. Der Säuregrad der Milch steigt von neuem und erreicht nach 2 Wochen sein Maximum. Die Bakterientätigkeit setzt nochmals aus und die Eumyceten verbrennen die Säure von neuem, so daß nach etwa 2 Monaten die proteinzersetzenden Bakterien, besonders Proteus Zenkeri und die Bakterien der Coli-Gruppe die Fäulnis zu Ende führen. Der Bac. putrificus spielt in der Milchfäulnis kaum eine Rolle, da seine Kraft durch die Säuren zu sehr geschwächt ist.

6b) Darmfäulnis. Die Darmfäulnis der Fleischfresser findet im Dick- und Mastdarm statt. Der in den Dünndarm gelangende Speisebrei zeigt noch saure Reaktion, welche durch die hier vor sich gehende Milchsäuregärung der Kohlehydrate aufrecht erhalten wird, bis im unteren Teile des Dünndarms Neutralisation der Säuren durch den alkalischen Darmsaft stattfindet. Bei Eintritt in den Dickdarm ist der Speisebrei neutral und enthält noch den 7. Teil des für den Körper verwendbaren Nahrungsproteins, das nun durch Fäulnis verloren geht. Im Dickdarm findet dabei eine ungeheure Vermehrung von Bakterien statt, wobei aber nicht die in den Speisen enthaltenen zur Entwickelung gelangen. Sie werden vom Coli-Bazillus überwuchert, der sich dauernd im Darm hält und zu den Schleimzellen des Blinddarms in einem symbiotischen Verhältnis stehen soll. Neben den Coli-Bakterien finden sich noch andere Arten in der Darmflora, deren Klassifizierung jedoch schwierig ist. Auch sie gehen in den Stuhl über, der zum großen Teil aus Bakterien besteht.

Die Darmfäulnis soll nach der Anschauung von Metschnikoff eine allmähliche Ansammlung giftiger Produkte im Körper bewirken, die den Lebensprozeß schließlich zum Stillstand bringen. Man soll sie daher durch die Einnahme von energischen Milchsäurebakterienkulturen zurückdrängen, weshalb der Genuß von Kefir und in neuerer Zeit besonders von Yoghurt empfohlen wird. Wie dem auch sei, auf alle Fälle hat man beobachtet, daß sehr hochalterige Personen meist unter keiner Störung der Peristaltik zuleiden hatten. Die Regulation dieser durch die anregende Milchsäure kann jeden Falles von Nutzen sein.

Die Frage, ob die Darmbakterien für das Leben absolut entscheidend sind, kann definitiv noch nicht beantwortet werden, da Versuche über die sterile Aufzucht von Hühnern und Meerschweinchen zu widersprechenden Ergebnissen führten. Man kann jedoch annehmen, daß Bakterien für das Leben höherer Tiere nicht unbedingt erforderlich sind, wenigstens soweit es sich um die Ausnutzung verdaulicher Nahrungsstoffe handelt. Auf alle Fälle ist jedoch eine Mitwirkung von Bakterien für die Zerlegung und Ausnutzung der Zellulose erforderlich, die im Leben der Pflanzenfresser eine sehr bedeutende Rolle spielt.

Native Eiweißstoffe werden, wie wir gesehen haben, von den Coli-Bakterien nicht angegriffen; doch sind im Darm ja schon gespaltene Proteine vorhanden. Die Peptone zerfallen auch hier in Aminosäuren, deren weitere Verarbeitung im Darm analog der bei der gewöhnlichen Fäulnis verlaufen dürfte. Die für den Körper giftigen Produkte der Fäulnis aromatischer Substanzen, wie Indol, Phenol, Skatol usw. werden im Darm durch die Paarung mit Schwefelsäure entgiftet und dann im Harn ausgeschieden. Das Harnindikan, das indoxylschwefelsaure Natrium, ist daher bei gesteigerter Eiweißfäulnis im Darm deutlich vermehrt. Der Darm der Pflanzenfresser ist im allgemeinen viel länger als der der Fleischfresser. Die reichliche Aufnahme von holzhaltigen Stoffen, deren Verdauung nur mit Hilfe von Bakterien erfolgen kann, erfordert eine größere Fläche und eine längere Dauer des Verdauungsprozesses. Für die Ausnutzung der Zellulose spielt auch das Wiederkauen eine Rolle. Jedoch ist die Verwertung der Eiweißstoffe im Verdauungskanal der Pflanzenfresser eine weniger günstige als im Körper der Fleisch- oder gemischte Nahrung aufnehmenden Tiere.

6c) Harnfäulnis. Zum Uebertritt in den Darm wird der Stickstoff der Eiweißstoffe in Harnstoff, Harnsäure und Hippursäure umgewandelt. Die Harnsäure macht den Hauptbestandteil des Kotes der Vögel und Schlangen aus, während die Hippursäure hauptsächlich im Harn der Pflanzenfresser eine Bedeutung hat. Bei der Fäulnis des Harns wird der Harnstoff durch die überall verbreiteten, aeroben Harnstoffbakterien in kohlensaures Ammoniak umgewandelt, ein Vorgang, der auch auf fermentativem Wege, ohne die Mitwirkung der lebenden Harnstoffbakterien erreichbar ist. Auf die einzelnen Arten harnstoffvergärender Bakterien kann hier nicht eingegangen werden. Manche von ihnen sind gegen die alkalische Reaktion des kohlensauren Ammoniaks sehr widerstandsfähig, so daß einer völligen Vergärung des Harnstoffs nichts im Wege steht. Durch

die Nitrifikation wird der Ammoniakstickstoff im Boden dann in salpetersaure Salze verwandelt und so einer guten Ausnutzung durch die grünen Pflanzen zugeführt. Die Harnsäure wird durch die Fäulnis in kohlensaures Ammon und Kohlensäure umgewandelt, wobei Harnstoff und Tartronsäure als Zwischenprodukte entstehen. Hippursäure kann fermentativ in Benzoesäure und Glykokoll gespalten werden, und letzteres unterliegt dann einer Umwandlung, die die Ausnutzung seines Stickstoffes durch die Pflanzen ermöglicht, deren Einzelheiten aber noch unbekannt sind.

7. Vergärung der Aminosäuren durch Hefen und Schimmelpilze. Einen anderen Weg als bei der Zerlegung durch Fäulnisbakterien nimmt der Abbau der Aminosäuren durch gärende Hefe. Bedingung für diese hier zu schildernde Vergärung der Aminosäuren ist die Wirkung gärender, lebender Hefe. Die Umwandlung ist daher an die Gegenwart von Zucker gebunden. Auch abgetötete gärende Hefe, wie die Acetondauerhefe, oder auch gärender Hefepreßsaft kann die Zerlegung nicht vollziehen; sie ist offenbar an den Aufbau des Eiweißes der Hefe gebunden, bei dem die Stickstoffnahrung aus der Aminogruppe bestritten wird. Daher findet auch niemals eine Anhäufung von Ammoniak, wie bei der Fäulnis statt: die Reaktion bleibt im Gegenteil neutral, oder, wie für das Wohlbefinden der Hefe besser, schwach sauer. Ohne die Anwesenheit einer besonderen Kohlenstoffquelle gelingt keine Entwickelung von Hefe auf Aminosäuren, bei der ein sehr weitgehender Abbau die Folge sein müßte. Jedenfalls wird ein solcher durch Schimmelpilze bewirkt, die sich auf Aminosäuren als gleichzeitiger Kohlen- und Stickstoffquelle besser entwickeln. Bei Gegenwart gesonderter Kohlenstoffnahrung tritt durch Schimmelpilze eine andere Spaltung als durch gärende Hefe ein, auf die wir im speziellen zurückkommen. Hier sei noch bemerkt, daß die Gärfähigkeit der Hefe an die Darbietung von Aminosäuren als Stickstoffquelle gebunden ist und daß sich auf anderen Stickstoffmedien in Gegenwart von Zucker eine „nichtgärfähige Hefe" heranziehen läßt.

Die alkoholische Gärung der Aminosäuren verläuft nach folgendem Schema:

$$\begin{array}{l}R\\ |\\ CH.NH_2\\ |\\ COOH\end{array} + H_2O = \begin{array}{l}R\\ |\\ CH_2.OH\end{array} + NH_3 + CO_2$$

Der Weg dieser Zerlegung ist verschieden gedeutet worden. Doch darf man jetzt annehmen, daß sie über die Ketosäuren verläuft, wie folgendes Schema darstellt:

I. Oxydation
$$\begin{array}{c}R\\ |\\ C\genfrac{}{}{0pt}{}{H}{NH_2}\\ |\\ COOH\end{array} + O = \begin{array}{c}R\\ |\\ C\genfrac{}{}{0pt}{}{OH}{NH}\\ |\\ COOH\end{array}$$
Aminosäure — Hydrat der Iminosäure

II. Desamidierung
$$\begin{array}{c}R\\ |\\ C\genfrac{}{}{0pt}{}{OH}{NH_2}\\ |\\ COOH\end{array} = \begin{array}{c}R\\ |\\ CO\\ |\\ COOH\end{array} + NH_3$$
Ketosäure

III. CO_2-Abspaltung
$$\begin{array}{c}R\\ |\\ CO\\ |\\ COOH\end{array} = \begin{array}{c}R\\ |\\ CHO\end{array} + CO_2$$
Aldehyd

IV. Reduktion
$$\begin{array}{c}R\\ |\\ CHO\end{array} + 2H = \begin{array}{c}R\\ |\\ CH_2OH\end{array}$$
Alkohol.

In ähnlicher Weise dürfte auch die alkoholische Vergärung der zweibasischen Aminosäuren verlaufen, bei der aus der Glutaminsäure die bei der Gärung stets entstehende Bernsteinsäure gebildet wird:

$$\begin{array}{c}COOH\\ CH_2\\ CH_2\\ CH.NH_3\\ COOH\end{array} \longrightarrow \begin{array}{c}COOH\\ CH_2\\ CH_2\\ CO\\ COOH\end{array} \longrightarrow \begin{array}{c}COOH\\ CH_2\\ CH_2\\ CHO\end{array} \longrightarrow \begin{array}{c}COOH\\ CH_2\\ CH_2\\ COOH\end{array}$$

Glutaminsäure — α-Ketoglutarsäure — Halbaldehyd der Bernsteinsäure — Bernsteinsäure.

Aus der Asparaginsäure entsteht keine Bernsteinsäure, wie man ursprünglich hätte annehmen können; ihr Abbau ist noch nicht aufgeklärt.

Zuerst ist die Vergärung des Leucins durch Hefe studiert worden:

$$\genfrac{}{}{0pt}{}{CH_3}{CH_3}\rangle CH.CH_2.CH(NH_2)COOH + H_2O =$$
Leucin

$$\genfrac{}{}{0pt}{}{CH_3}{CH_3}\rangle CH.CH_2.CH_2.OH + CO_2 + NH_3$$
Isoamylalkohol

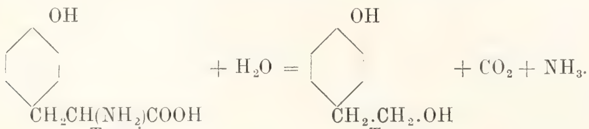
$$\genfrac{}{}{0pt}{}{CH_3}{C_2H_5}\rangle CH.CH(NH_2)COOH + H_2O =$$
Isoleucin

$$\begin{matrix} CH_3 \\ C_2H_5 \end{matrix} > CH.CH_2OH + NH_3$$

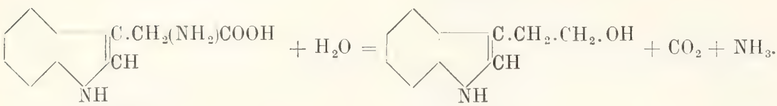
d-Amylalkohol.

Bei der Vergärung razemischer Aminosäuren wird stets zuerst die in der Natur vorkommende optisch-aktive Komponente angegriffen. Es war daher ein guter Beweis für die Richtigkeit der Annahme der Fuselölbildung (das hauptsächlich aus Amylalkohol besteht) aus dem Eiweißabbauprodukte, daß, wie nach der Theorie zu schlußfolgern, aus dem Leucin unter Verschwinden des einen asymmetrischen Kohlenstoffatoms ein inaktiver Amylalkohol hervorging, während aus dem Isoleucin mit seinen zwei asymetrischen Kohlenstoffatomen, unter Erhaltung des einen, der rechtsdrehende Amylalkohol entstand.

Der Isobutylaklohol des Fuselöls dürfte aus dem Valin, α-Aminoisovaleriansäure $(CH_3)_2.CH.CH(NH_2)COOH$, einem ständigen Hydrolyseprodukt des Eiweiß, herstammen, während die mögliche Quelle des n-Propylalkohols, die α-Aminobuttersäure, noch nicht mit Sicherheit als Eiweißspaltungsprodukt nachgewiesen ist. Ferner sind folgende Umwandlungen durch die alkoholische Gärung festgestellt worden:



Tyrosin Tyroson



Tryptophan Tryptophol

die zur Entdeckung der beiden Alkohole führten und sonst unter den gleichen Bedingungen verlaufen.

Doch können Alkohole bei der alkoholischen Gärung auch aus den Aminen gebildet werden: so das Tyrosol aus dem p-Oxyphenyläthylamin und der Isoamylalkohol aus dem Isoamylamin.

Die Intensität der Reaktion wird durch steigende Konzentration der Aminosäuren gefördert; sie ist am Anfang der Gärung am stärksten, so lange sich die Hefe am raschesten vermehrt. Durch hohe Leucinkonzentration und geringe Zuckergabe kann man so zu einem an Fuselöl hochprozentigen Aethylalkohol (bis zu 7%) gelangen. Andererseits hindert die Anwesenheit einer anderen N-Quelle die Vergärung der Aminosäuren. Durch die Zugabe von schwefelsaurem Ammoniak ließ sich auf diese Weise die Fuselölbildung in einer natürlichen Maische auf mehr als die Hälfte vermindern.

Auch gärende Schimmelpilze können die Aminosäuren in Gegenwart von Zucker im geschilderten Sinne verändern. Durch nicht gärende Schimmelpilze werden dagegen α-Oxysäuren gebildet:

$$\begin{matrix} R \\ CH.NH_2 \\ COOH \end{matrix} + H_2O = \begin{matrix} R \\ CH.OH \\ COOH. \end{matrix} + NH_3$$

Man gelangt auch so zu optisch aktiven Produkten, die zum Teil auf diese Weise am bequemsten zugänglich sind. So wurden erhalten: aus l-Tyrosin die d-p-Oxyphenylmilchsäure, aus d-l-Phenylalanin die d-Phenylmilchsäure und aus l-Tryptophan die l-Indolmilchsäure.

Diese Umwandlungen wurden besonders durch das Oidium lactis erzielt. Bemerkenswert ist jedoch, daß Kahmhefen und ihnen nahestehende Heferassen, wie Willia anomala, auch Tyrosol und Tryptophol bilden können, wenn ihnen statt Zucker als C-Quelle Alkohol geboten wird.

Literatur. ***Lafar***, *Handbuch der technischen Mykologie, Bd.* 5. *Jena 1904 bis 1906.* — ***W. Kruse***, *Allgemeine Mikrobiologie. Leipzig 1910.* — ***W. Bennecke***, *Bau und Leben der Bakterien. Leipzig und Berlin 1912.* — ***O. Neubauer***, *in: Biochemisches Handlexikon, Bd.* 4. *Berlin 1911.* — ***A. Koch***, *Jahresberichte über die Fortschritte in der Lehre von den Gärungsorganismen. Leipzig 1890 bis 1909.* — ***E. Abderhalden***, *Neuere Ergebnisse der experimentellen Eiweißforschung. Jena 1909.* — ***H. Pringsheim***, *Methodik der Stoffwechseluntersuchung bei Mikroorganismen. Handbuch der Biochemischen Arbeitsmethoden, Bd.* 5, *Teil 2. Berlin und Wien 1912.* — *Originalarbeiten über Fäulnis der Aminosäuren:* ***Neuberg***, *Biochemische Zeitschrift.* — ***Ackermann***, *Zeitschrift für physiologische Chemie.* — *Originalarbeiten über Vergärung der Aminosäuren durch Hefe:* ***F. Ehrlich***,

Berichte der Deutschen chemischen Gesellschaft und Biochemische Zeitschrift.

H. Pringsheim.

Gasanalyse.

Sieheim Artikel „Chemische Analyse“.

Gasbewegung.

Unter dem Worte „Gas“ sollen in diesem Artikel alle stark zusammendrückbaren („elastischen“) Flüssigkeiten inbegriffen werden, also außer der atmosphärischen Luft und anderen Gasen auch die Dämpfe von Flüssigkeiten; selbst Gemische von Dämpfen und Flüssigkeit können mit inbegriffen werden, wenn die Flüssigkeit in Form von fein verteiltem Nebel in der Gasmasse enthalten ist.

I. Allgemeine Darlegungen.

1. Einleitende Bemerkungen. a) Abgrenzung des Gegenstandes. Gegenüber der viel verbreiteten Vorstellung, daß die Gase sich „wegen ihrer Zusammendrückbarkeit“ bei ihren Bewegungen wesentlich anders verhalten als die tropfbaren Flüssigkeiten, ist festzustellen, daß auch bei einem Gase Volumenänderungen nur im Zusammenhang mit Druckkräften auftreten können, und daß diese Druckkräfte bei einem Gase von Atmosphärendruck gar nicht so sehr klein sind. Wenn keine Wärmezu- und -abfuhr erfolgt, regelt sich (bei einem vollkommenen Gase) der Zusammenhang von Druck und Volumen nach dem Adiabatengesetz

$$pv^k = \text{const.},$$

wo k das Verhältnis der spezifischen Wärmen c_p und c_v (vgl. den Artikel „Energielehre“, Abschnitt 1b und 2a) ist, und für Luft den Wert 1,405 hat. Für kleine Druck- und Volumenänderungen folgt hieraus, daß z. B. einer Volumenänderung von 1% einer Druckänderung von 1,405% entspricht. Bei Luft von 760 mm Barometerstand gibt dies 10,7 mm QS oder 145 kg/qm. Wo die Druckänderungen bei der Bewegung unter dieser Grenze bleiben, wird die Volumenänderung unter 1%, und daher meist praktisch vernachlässigbar sein.

In solchen Fällen unterscheidet sich die Bewegung eines Gases in keinem wesentlichen Punkte von der einer volumbeständigen Flüssigkeit; die bezüglichen Gesetze sind also durch die Darlegungen des Artikels „Flüssigkeitsbewegung“ bereits mit zur Darstellung gelangt.

Gegenstand des vorliegenden Artikels bilden daher lediglich diejenigen Gasbewegungen, bei denen erhebliche Volumenänderungen vorkommen. Die hierzu erforderlichen Druckunterschiede finden sich bei Bewegungen in der freien Atmosphäre vor, wenn die Gasmassen bei der Bewegung größere Höhen durchmessen; da der Luftdruck in der Höhe abnimmt (vgl. den Artikel „Luftdruck“), ergeben sich in auf- und absteigenden Luftströmen große Volumenänderungen. Diese Art von Bewegungen, die in das Gebiet der Meteorologie fallen, sind jedoch bisher noch wenig quantitativ untersucht (ein Anfang ist in dem Werk von Bjerknes, „Dynamische Meteorologie und Hydrographie“ gemacht, von dem bisher 2 Bände erschienen sind). Genauer untersucht sind die Gasbewegungen, die durch künstlich geschaffene größere Druckunterschiede in Maschinen und Rohrleitungen hervorgebracht werden. Einen dritten hier in Betracht zu ziehenden Fall bilden die Bewegungen der Geschosse, bei denen Verdichtungen der Luft um mehrere Atmosphären vorkommen.

Um einen Maßstab dafür zu gewinnen, bei welchen Höhen und Geschwindigkeiten die Volumenänderungen noch unberücksichtigt bleiben können, mag erwähnt werden, daß der obengenannten Volumenänderung von 1% bei 0° bezw. 20° C eine Höhendifferenz h = 113 bezw. 120 m entspricht (vgl. den Artikel „Luftdruck“ Abschnitt 7 u. 8). Die der gleichen Volumen- und Druckänderung entsprechende Strömungsgeschwindigkeit ergibt sich nach dem Torricellischen Theorem (vgl. den Artikel „Flüssigkeitsbewegung“ II, 1 a) zu $w = \sqrt{2gh} = 47{,}5$ bis 49 m/sec. Bei Höhen und Geschwindigkeiten

unter diesen Grenzen bewegt sich also die Luft praktisch wie eine volumbeständige Flüssigkeit.

1b) Indifferentes Gleichgewicht. Eine wichtige Frage ist nun: Was entspricht bei einem Gase dem indifferenten Gleichgewichtszustand, in dem sich eine unzusammendrückbare Flüssigkeit befindet, wenn die Dichte überall dieselbe ist. Der Zustand von überall gleicher Dichte, der sich durch geeignete Wahl der Temperaturverteilung mit dem nach oben hin abnehmenden Druck in Einklang bringen lassen würde, ist es offenbar nicht; denn würde man einen Teil einer solchen Gasmasse in ein höheres Niveau bringen (oder aber abwärts führen), so würde er sich unter dem geringeren Druck ausdehnen (bezw. unter dem höheren zusammengedrückt werden), und so leichter (schwerer) sein als die von Anfang an dort befindlichen Gasmassen; er würde deshalb seine Bewegung in dem angefangenen Sinn von selbst fortsetzen, und es müßte so zu einem völligen Umsturz kommen.

Die richtige Forderung ist offenbar die, daß, wohin man auch eine Gasmasse führt, sie immer unter dem dort herrschenden Druck dieselbe Dichte annimmt, wie die sie umgebenden Gasmassen. Wenn Wärmeleitung ausgeschlossen sein soll (nur für diesen Fall hat die Fragestellung einen bestimmten Sinn), dann wird sich die auf- oder abwärts geführte Gasmasse adiabatisch verhalten. Das Gleichgewicht, das obiger Forderung entspricht, bei dem also Druck und Dichte der übereinander geschichteten Gasmassen miteinander durch das Adiabatengesetz verknüpft sind, heißt adiabatisches Gleichgewicht. Da sich Gase durch adiabatische Ausdehnung unter sinkendem Druck abkühlen, muß hier mit zunehmender Höhe nicht nur der Druck und die Dichte abnehmen, sondern auch die Temperatur.

Ist die Dichteabnahme gerade 1%, so ist die Druckabnahme k% ($k = 1{,}405$ bei Luft), die Temperaturabnahme $(k-1)$% der absoluten Temperatur (0,405% bei Luft). Die Temperaturabnahme nach der Höhe erfüllt hier ein besonders einfaches Gesetz: sie ist gleichförmig. Bei trockener Luft ergibt sich auf je 100 m Höhe eine Abnahme um 0,985° C, also rund 1° C. Eine geringere Temperaturabnahme mit der Höhe (oder Temperaturgleichheit oder Zunahme) bedeutet stabile Schichtung (analog dem Zustand bei volumbeständigen Flüssigkeiten, wo leichtere über schwerere Flüssigkeiten geschichtet sind; eine größere Temperaturabnahme als 1° pro 100 m bedeutet Labilität (der obigen labilen Schichtung mit überall gleicher Dichte entspricht eine Temperaturabnahme von 3,4° pro 100 m; vgl. den Artikel „Atmosphäre“, S. 590).

1c) Rolle der Schallgeschwindigkeit. Für die raschen, unter großen Druckunterschieden vor sich gehenden Gasbewegungen spielt die Schallgeschwindigkeit eine fundamentale Rolle. Die Geschwindigkeit des Schalles (vgl. den Artikel „Schall“, Abschnitt 8) ist nämlich auch die Geschwindigkeit, mit der sich alle Druckänderungen, und somit auch alle Aenderungen des Bewegungszustandes, in einer Gasmasse fortpflanzen. Eine momentane punktförmige Störung an einer Stelle A (Fig. 1) breitet sich in einer gleichförmigen Gasströmung in Form einer Kugelwelle aus, deren Mittelpunkt mit der Strömungsgeschwindigkeit weiter wandert. Eine andauernde Störung im Punkte A, wie sie etwa durch ein dort befindliches kleines Hindernis dargestellt würde,

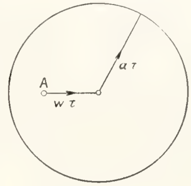


Fig. 1.

kann als Aufeinanderfolge von momentanen Störungen aufgefaßt werden. Wenn die Strömungsgeschwindigkeit w kleiner ist als die Schallgeschwindigkeit a, ergibt sich eine Ausbreitung der Wirkung des Hindernisses nach allen Richtungen hin, wenn schon in verschiedenen Richtungen in verschiedener Stärke. Ist aber die Strömungsgeschwindigkeit größer als die Schallgeschwindigkeit, so erfüllen alle Kugelwellen nur einen Kegel hinter dem Punkte A (vgl. Fig. 2). Der Raum vor dem Kegel bleibt völlig frei von jeder Einwirkung des Hindernisses. Für die Bewegung eines Körpers (z. B. eines Geschosses) durch eine ruhende Gasmasse gelten ganz entsprechende Beziehungen. Im Falle, daß die Geschoßgeschwindigkeit größer ist als die Schallgeschwindigkeit, erstreckt sich die Wirkung nur auf einen Kegel entsprechend Figur 2 (E. Mach).

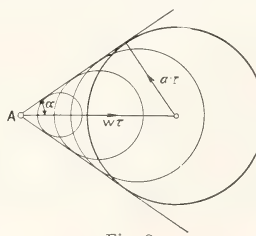


Fig. 2.

Der Winkel an der Kegelspitze ergibt sich folgendermaßen: Im Verlaufe einer

kleinen Zeit τ ist eine punktförmige Störung zu einer Kugel vom Radius $a \cdot \tau$ angewachsen, deren Mittelpunkt hat sich um $w \cdot \tau$ entfernt; der Kegel berührt die Kugel, also ist

$$\sin \alpha = \frac{a \cdot \tau}{w \cdot \tau} = \frac{a}{w} \quad \ldots\ldots\ldots (1)$$

Man nennt α den Machschen Winkel.

Nach dieser Auseinandersetzung ist es verständlich, daß die Bewegung eines Gases ganz verschiedenen Charakter aufweist, je nachdem die Strömungsgeschwindigkeit kleiner oder größer ist als die Schallgeschwindigkeit. Unterhalb der Schallgeschwindigkeit ist das Verhalten einer Gasströmung in den allgemeinen Zügen gerade so, wie das einer volumenbeständigen Flüssigkeit, nur daß in den Gebieten erhöhten Druckes die Teilchen enger gedrängt, und in den Gebieten erniedrigten Druckes weiter auseinandergedehnt fließen; die Bahnen der Teilchen sind ebenso stetig, wie bei der volumenbeständigen Flüssigkeit. Bei Strömungsgeschwindigkeiten größer als die Schallgeschwindigkeit dagegen verursacht jede von einem Hindernis oder auch von Unebenheiten an der Wand hervorgerufene Störung stationäre Schallwellen, die sich nach Art des Kegelmantels in Figur 2 durch die ganze Strömung fortpflanzen und an den Wänden reflektiert werden. Eine solche Strömung ist daher zumeist von vielfach sich durchkreuzenden Wellen durchzogen. Außer den Wellen treten noch unstetige Vorgänge auf (Verdichtungsstöße), in denen der Druck unstetig ansteigt (vgl. unten 2e).

Für mathematisch geschulte Leser sei bemerkt, daß die Differentialgleichung der stationären Gasströmung für Geschwindigkeiten, die kleiner sind, als die Schallgeschwindigkeit, vom elliptischen Typus sind, für Ueberschallgeschwindigkeit dagegen vom hyperbolischen, und daß im letzteren Falle die Flächen, längs denen sich kleine Störungen ausbreiten, mit den Charakteristiken der Differentialgleichung identisch sind.

Mit der Eigenschaft der Schallgeschwindigkeit als Fortpflanzungsgeschwindigkeit aller Druckänderungen hängt es auch zusammen, daß, solange in einer in einem Kanale verlaufenden Gasströmung irgendwo in der ganzen Kanalbreite die Schallgeschwindigkeit überschritten ist, eine beliebige Aenderung der stromabwärts bestehenden Zustände keinerlei Einwirkung auf die stromaufwärts bestehende Strömung haben kann, da die mit Schallgeschwindigkeit laufenden Wirkungen der vorgenommenen Aenderung durch das mit Ueberschallgeschwindigkeit durchströmte Kanalstück nicht hindurchdringen können.

Anmerkung. Eine weitere Eigenschaft der Schallgeschwindigkeit wird unten unter I, 2 b dargelegt werden.

1d) Eingreifen der Thermodynamik. In den Verdichtungen und Verdünnungen treten bei den großen Geschwindigkeiten sehr merkliche Temperaturdifferenzen auf, die sich bei den verlustlosen Vorgängen sehr genau nach dem Adiabatengesetz vollziehen, da bei der Raschheit der Bewegungen zu einem Wärmeaustausch keine Gelegenheit ist. Die Wärmemengen, die entstehen, wenn die kinetische Energie der Strömung durch Widerstände ganz oder teilweise vernichtet wird, sind bei den großen Geschwindigkeiten ebenfalls sehr beträchtlich, und ergeben Erwärmungen, die von gleicher Größenordnung sind, wie die Abkühlungen, die bei der mit der Geschwindigkeitserteilung einhergehenden Expansion auftreten. Da diese Temperaturänderungen großen Einfluß auf das Volumen der strömenden Massen haben, können die Strömungen von Gasen bei größeren Druckunterschieden bei Vorhandensein von Widerständen nur unter Berücksichtigung der Lehren der Thermodynamik (vgl. den Artikel „Energielehre“) richtig beurteilt werden.

2. Allgemeine Theorie. Im folgenden sollen im engen Anschluß an die Ausführungen in Abschnitt I und II des Artikels „Flüssigkeitsbewegung“ die theoretischen Grundlagen der Lehre von den Gasströmungen dargelegt werden. Die Abschnitte und Nummern, sowie die Gleichungen des Artikels „Flüssigkeitsbewegung“ werden dabei durch die Abkürzung „Fl.“ mit beigesetzten Nummern angegeben werden.

2a) Kinematik. Was die Darstellung der Bewegung betrifft (Fl. I, 1) so tritt insofern eine Ergänzung hinzu, als an jeder Stelle neben der Geschwindigkeit und dem Druck auch noch die Dichte (ϱ) anzugeben ist. Statt der Dichte wird wegen des Zusammenhangs mit der Thermodynamik häufig das dort gebräuchliche „spezifische Volumen“ (v) gebraucht, das der Dichte umgekehrt proportional ist (das spezifische Volumen ist das Volumen der Masseneinheit, die Dichte die Masse der Volumeneinheit). Da durch die „Zustandsgleichung“ eines Gases ein Zusammenhang zwischen Druck, Dichte und Temperatur gegeben ist, mit Hilfe deren sich aus zwei dieser Größen die dritte berechnen läßt, so kann in den vorstehenden Angaben an Stelle der Dichte auch die Temperatur treten.

Die Kontinuitätsgleichung für eine Stromröhre einer stationären Strömung [Gl. (1), Fl. I, 2] muß hier geschrieben werden

$$F \cdot w \cdot \varrho = \frac{F \cdot w}{v} = \text{const.} \quad \ldots\ldots (2)$$

(Transportierte Masse konstant für alle Querschnitte.)

Die allgemeine Kontinuitätsgleichung (Fl. I, 2) für nichtstationäre Bewegungen hat auszudrücken, daß der Betrag, um den in einem Raumelement dy.dx.dz mehr Masse ausströmt als einströmt, als Dichtigkeitsabnahme in dem Raumelement in Erscheinung tritt.

$$(3)\qquad \frac{\partial}{\partial x}(\varrho u)+\frac{\partial}{\partial y}(\varrho v)+\frac{\partial}{\partial z}(\varrho w)=-\frac{\partial\varrho}{\partial t}$$

(u, v, w sind dabei die Geschwindigkeitskomponenten).

Das in Fl. I, 3 und 4 über Drehbewegung und Drehungsfreiheit und über Beschleunigung Gesagte bleibt hier ungeändert in Kraft.

2b) Dynamik des Stromfadens. Für die Untersuchung der längs einer Stromlinie bestehenden Verhältnisse können die in Fl. II, 1 an Figur 5 angeknüpften Erörterungen über die longitudinale Beschleunigung ohne weiteres übernommen werden. Bei ihrer Integration längs einer Stromlinie [Fl., Gl. (6)] ist aber die Veränderlichkeit von ϱ zu beachten. Man erhält:

$$(4)\qquad \frac{w^2}{2}+\int\frac{dp}{\varrho}+gz=\text{const.}$$

Die Ableitung der Gleichung setzt reibungsfreie Strömung voraus; nimmt man hier noch die Abwesenheit von Wärmeleitung hinzu, so wird ϱ von p allein abhängen (nach dem Adiabatengesetz der betreffenden Gasart), und es wird daher das $\int\frac{dp}{\varrho}=\int v\,dp$ eine Funktion des Druckes allein sein. Zur Abkürzung sei diese „Druckfunktion" mit P(p) bezeichnet.

Es ist interessant zu bemerken, daß in einer indifferenten Atmosphäre (deren Strömungen allein näher untersucht sind, vgl. I. 1b), die Größe $\frac{P}{g}$ ganz wie bei der volumbeständigen Flüssigkeit eine statische Druckhöhe bedeutet. Es ist $-dp=g\varrho\,dz$ die Druckabnahme in einer ruhenden Gasmasse für die Höhe dz; durch Integration ergibt sich hieraus

$$z_1-z_0=\frac{1}{g}\int^{p_0}\frac{dp}{\varrho}=\frac{P_0-P_1}{g}.$$

Die Gleichung (4) läßt sich also, wenn alle Glieder durch g dividiert werden, ebenso deuten, wie Gleichung (6a) (Fl.): „Die Summe von Geschwindigkeitshöhe, Druckhöhe und Ortshöhe ist längs einer Stromlinie einer stationären Strömung konstant."

Für die meisten Anwendungen (abgesehen von solchen in der Meteorologie) kann die Schwere des Gases vernachlässigt, also das Glied gz in Gl. (3) gestrichen werden, so daß sich ergibt:

$$(4a)\qquad \frac{w^2}{2}+P(p)=\text{const.}$$

Sobald das adiabatische Expansionsgesetz des betreffenden Gases bekannt ist, läßt sich ϱ und damit auch P als Funktion von p darstellen, und es läßt sich nun aus Gleichung (2) und (4a) die Geschwindigkeit w eliminieren, so daß eine Gleichung zwischen dem Druck p und dem Stromfadenquerschnitt F zurückbleibt. Die durch diese Gleichung hergestellten Beziehungen sind sehr beachtenswert; sie lassen sich überblicken, ohne die Gleichung wirklich anzuschreiben.

Die Strömung beginne mit der Geschwindigkeit w = 0 beim Druck $p=p_1$; die Konstante von Gleichung (4) ist dann $=P(p_1)$. Wenn p von dem Höchstdruck p_1 an allmählich abnimmt, so wird die Geschwindigkeit w, von Null an beginnend, allmählich zunehmen, und deshalb, entsprechend Gleichung (2), der Stromfadenquerschnitt allmählich abnehmen, ganz so, wie es auch bei einer volumbeständigen Flüssigkeit der Fall wäre. Später aber wird, da mit sinkendem Druck das spezifische Volumen v unbegrenzt zunimmt, die Geschwindigkeit aber endlich bleibt (die kinetische Energie der Gasströmung kann nie größer werden, als die beim Drucke p_1 in dem ruhenden Gase enthaltene Energie!), die Zunahme des Volumens allmählich die der Geschwindigkeit überwiegen, und so der Stromfadenquerschnitt, nachdem er einen kleinsten Wert erreicht hat, wieder zu wachsen beginnen.

Für das Minimum des Stromfadenquerschnitts F (oder was dasselbe ist, für das Minimum von $\frac{v}{w}$) ergibt eine einfache Rechnung den Wert

$$w=\sqrt{\frac{dp}{d\varrho}}.$$

Dies ist aber nichts anderes als die Formel für die Schallgeschwindigkeit a (vgl. den Artikel „Wellenausbreitung").

Das Wachsen des Stromfadenquerschnitts bei sinkendem Druck steht in vollem Gegensatz zu dem Verhalten der volumbeständigen Flüssigkeiten, und es ist sehr bezeichnend für die obwaltenden Verhältnisse, daß an der Grenze zwischen Abnehmen und Wachsen wieder die Beziehung w = a steht, die auch in anderer Hinsicht die Grenze zwischen zwei gänzlich verschiedenen Strömungscharakteren bildete (I, 1c).

Das Querschnittsminimum der Stromfäden ist für die Vorgänge beim Ausfluß aus Mündungen von entscheidender Bedeutung (vgl. II, 1a).

Eine graphische Darstellung der im vorstehenden geschilderten Beziehungen gibt die Figur 3. Sie enthält zunächst die adiabatische Expansionslinie: v als Funktion

von p. Das $\int v dp$ zwischen den Grenzen p_1 und p (die in Figur 3 schraffierte Fläche) ist nichts anderes als der Unterschied der Druckfunktion P für die Werte p_1 und p und also nach Gleichung (4a) gleich $\frac{w^2}{2}$; hieraus ergibt sich w abhängig von p und damit auch die zum Stromfadenquerschnitt proportionale Größe $\frac{v}{w}$.

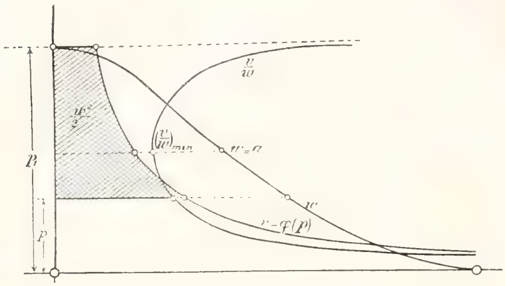


Fig. 3.

Formeln für permanente Gase:

T sei die absolute Temperatur, B die Gaskonstante bezogen auf die Masseneinheit, dann ist

$$pv = BT$$

die Zustandsgleichung; die Adiabatengleichung ist

$$pv^k = \text{const} = p_1 v_1^k$$

Die Druckfunktion P nimmt die Form an

$$(5)\qquad P = c_p T = \frac{k}{k-1}\, pv = \frac{k}{k-1}\, p_1 v_1 \left(\frac{p}{p_1}\right)^{\frac{k-1}{k}};$$

damit wird die durch einen Druckabfall von p_1 nach p_2 erzeugte Geschwindigkeit

$$(6)\qquad w = \sqrt{\frac{2k}{k-1}\, p_1 v_1 \left(1 - \left(\frac{p_2}{p_1}\right)^{\frac{k-1}{k}}\right)};$$

die Maximalgeschwindigkeit wird mit $p_2 = 0$ zu

$$w_{max} = \sqrt{\frac{2k}{k-1}\, p_1 v_1} = \sqrt{2 c_p T_1}$$

erhalten.

Die Schallgeschwindigkeit wird

$$a = \sqrt{kpv} = \sqrt{kBT}$$

Sie ist also nicht unveränderlich, sondern nimmt mit sinkendem Druck wegen der bei der adiabatischen Expansion gleichfalls sinkenden Temperatur mit ab.

Der Wert von p, bei dem die steigende Strömungsgeschwindigkeit und die sinkende Schallgeschwindigkeit einander gleich werden, wird zu

$$(7)\qquad p' = p_1 \cdot \left(\frac{2}{k+1}\right)^{\frac{k}{k-1}}$$

erhalten. Das Verhältnis $\frac{p'}{p_1}$, das kritische Druckverhältnis genannt, hat für $k = 1{,}405$ (Luft) den Wert 0,527, und scheidet Unterschallgeschwindigkeit und Ueberschallgeschwindigkeit. Für $p = p'$ wird die Geschwindigkeit („kritische Geschwindigkeit")

$$w' = a' = \sqrt{\frac{2k}{k+1}\, p_1 v_1}. \qquad (8)$$

Zahlenbeispiel: Für atmosphärische Luft von 15° C Anfangstemperatur (T = 288) wird $w' = a' = 314$ m/sec, $w_{max} = 765$ m/sec.

2c) Allgemeine Dynamik der reibungsfreien Gasbewegung. — Ueber die allgemeinen Bewegungsgesetze eines reibungsfreien Gases mag folgendes gesagt werden: Die Eulerschen Gleichungen, Fl. II, 2, Gl. (7) und (5) bleiben unverändert bestehen. Für eine homogene Gasmasse, d. i. für eine im indifferenten, adiabatischen Zustand befindliche Gasmasse, vgl. I, 1b, gelten unter der wichtigen Voraussetzung, daß die Bewegung überall stetig verläuft, auch die Sätze über die Erhaltung der Drehungsfreiheit, es ist demnach auch hier die Darstellung der Strömung durch ein Potential Φ nach Fl. I, 3 möglich, dessen Differentialquotienten nach x, y und z die Geschwindigkeitskomponenten u, v und w sind. Die mathematische Bedingung dafür, daß das Potential eine mögliche Gasbewegung darstellt, wird allerdings nicht durch Gl. (8) (Fl.) dargestellt, sondern durch eine wesentlich verwickeltere Bedingung, die man für stationäre Bewegungen durch Wegschaffen von p und ϱ aus der Kontinuitätsgleichung (3), der hier ebenfalls geltenden Druckgleichung (4) und der Adiabatengleichung $p = \text{const.} \cdot \varrho^k$ erhalten kann.

An exakt durchgeführten Beispielen solcher Potentialbewegungen existieren nur einige wenige; sie gehören fast durchweg dem mathematisch leichter zu behandelnden Gebiet der Ueberschallgeschwindigkeit an. Es sind zum Teil ebene Strömungen um eine Ecke herum, entsprechend den Flüssigkeitsströmungen Fig. 13 bis 17 (Fl.), teils Wellenbewegungen (vgl. II, 2a und b).

Was die Dynamik der Bewegung mit Drehung betrifft, so gilt unter der Voraussetzung einer homogenen (adiabatischen) Dichteverteilung und stetiger Bewegung der Thomsonsche Zirkulationssatz und seine Folgerungen, die Helmholtzschen Wirbelsätze (Fl. II, 3) für Gase ebenso wie für volumenbeständige Flüssigkeiten.

Für eine inhomogene Dichteverteilung, z. B. die in einer ungleichförmig erwärmten Luftmasse, tritt an Stelle des Thomsonschen Satzes, daß

die Zirkulation längs einer geschlossenen flüssigen Linie konstant ist, der andere, daß ihre zeitliche Aenderung negativ gleich dem längs derselben Linie genommenen $\int \frac{dp}{\varrho}$ ist. V. Bjerknes hat diesem Integral mit Hilfe einer Umformung in ein Flächenintegral eine anschauliche Deutung gegeben.

Denkt man sich in der Gasmasse eine Schar von Flächen konstanten Druckes gezogen, deren Drucke jeweils um einen bestimmten gleichbleibenden Bruchteil der Druckeinheit verschieden sind, und ebenso eine Schar von Flächen konstanten spezifischen Volumens v, deren v-Werte ebenfalls eine arithmetische Reihe bilden, so werden sich im allgemeinen beide Flächenscharen irgendwie durchsetzen. Je ein Paar der Druckflächen und der Volumenflächen schließen zwischen sich eine Röhre ein, von Bjerknes isobarisch-isostere Röhre genannt. Das Integral $\int \frac{dp}{\varrho}$ längs jeder geschlossenen Linie ist nun (vgl. Fig. 4) bis auf einen Proportionalitätsfaktor gleich der (algebraisch genommenen) Zahl der von der flüssigen Linie umschlungenen isobarisch-isosteren Röhren). Für den Fall des homogenen Gases werden die Druckflächen und Volumenflächen parallel und bilden dann keine Röhren.

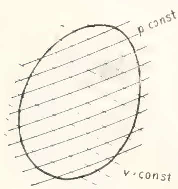


Fig. 4.

Anmerkung. Die vorstehenden Betrachtungen gelten natürlich ebenso für inhomogene Flüssigkeiten (wie ungleich gesättigte Salzlösungen, ungleich erwärmte Flüssigkeiten usw.).

Die in Fl. II, 4 dargelegten „Impulssätze für stationäre Bewegungen" finden ohne Aenderung Anwendung auf die strömende Bewegung von Gasen. Es sei nur erwähnt, daß einige in den Beispielen Fl. II, 4b und c gezogene Folgerungen, bei denen zum Impulssatz noch andere Gleichungen hinzugenommen wurden, nicht gültig bleiben (Kontraktionsziffer beim Bordaschen Mundstück, Stoßverlust bei plötzlicher Erweiterung).

2d) Energiesatz für Bewegung mit Widerständen. Strömungswiderstände haben bei Gasen eine doppelte Wirkung: neben der mechanischen Hemmung der Strömung eine Zufuhr von Wärmeenergie, die der vernichteten mechanischen Energie entspricht. Es ist so, im Gegensatz zu der Strömung volumbeständiger Flüssigkeiten die Möglichkeit vorhanden, einen Teil der Widerstandsenergie, weil sie in Wärme verwandelt wurde, bei einer weiteren Expansion wieder nutzbringend zu verwerten.

Um einen Ueberblick über die hier obwaltenden Gesetzmäßigkeiten zu erhalten, wird zweckmäßig ein Energiesatz hergeleitet, der durch ganz ähnliche Betrachtungen erhalten wird, wie die Impulssätze in Fl. II, 4. Man betrachtet die Energieänderung in einem irgendwie abgegrenzten Teil einer stationär strömenden Gasmasse. Am bequemsten nimmt man hierzu ein Stück eines Stromfadens, vgl. Figur 5. Hier besteht, da die Bewegung stationär sein soll, die

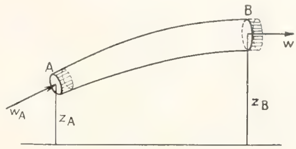


Fig. 5.

Aenderung im Zustand der abgegrenzten Gasmasse in der Zeit dt einfach darin, daß bei A ein Massenteilchen $dm = \varrho_A F_A w_A dt$ verschwunden und bei B ein Massenteilchen, $dm' = \varrho_B F_A w_B dt$ hinzugekommen ist; wegen der Kontinuität (Gl. 2) ist $dm = dm'$.

Es ist nun auszusagen, daß die bei dieser Verschiebung in der Gasmasse auftretende Aenderung des Energieinhalts gleich der während der Zeit dt von außen zugeführten Energie sein muß. Der Energieinhalt eines Massenteilchens besteht nun aus seiner kinetischen Energie, seiner potentiellen Energie und seiner Wärmeenergie, der sogenannten „inneren Energie", die für die Masseneinheit den Wert u haben soll; u soll dabei nicht im Wärmemaß, sondern im Arbeitsmaß, wie eine mechanische Energie, gemessen sein. Der Energieinhalt der Masse dm ist demnach $= dm\left(\frac{w^2}{2} + g\,z + u\right)$. Die Energiezufuhr an die in der Stromröhre befindliche Masse besteht aus Druckarbeit an den Endflächen und aus einer etwaigen Wärmezufuhr durch die Seitenflächen. Reibungsarbeiten kommen hier nicht in Ansatz, weil sie nur Verwandlung von Arbeit in Wärme, aber keine Aenderung des Energieinhalts bedeuten. Die Druckarbeit an der Fläche F_A ist Kraft × Weg : $F_A p_A \,.\, w_A dt$ oder durch Einführung von $dm := dm\,.\,\frac{p_A}{\varrho_A} = dm.p_A v_A$; ebenso bei B: $-\,dm\,.\,p_B v_B$. Eine etwaige Wärmezufuhr zwischen A und B sei mit $q_{AB}.dm$ bezeichnet (dann bedeutet q_{AB} die jeder Masseneinheit auf dem Wege von A nach B mitgeteilte Wärme). So lautet dann die obige Aussage über die Aenderung des Energieinhalts:

$$dm\left(\frac{w_B^2}{2} + g\,z_B + u_B\right) - dm\left(\frac{w_A^2}{2} + g\,z_A + u_A\right) = dm\,(p_A v_A - p_B v_B + q_{AB})$$

Es ist also

$$\frac{w_B^2}{2} + g z_B + u_B + p_B v_B$$
$$= \frac{w_A^2}{2} + g z_A + u_A + p_A v_A + q_{AB},$$

oder, da man den Endquerschnitt B beliebig variieren kann:

$$(9) \quad \frac{w^2}{2} + g z + u + pv = \text{const.} + q\ .$$

Die Gleichung wird auch häufig in differenzierter Form benützt:

$$w dw + g dz + du + d(pv) = dq.$$

Die Größe $u + pv$ wird in der Thermodynamik viel verwandt. Sie wird Erzeugungswärme oder auch Wärmefunktion genannt. Sie sei mit i bezeichnet.

Für permanente Gase gelten die Formeln

$$u = \frac{1}{k-1} pv = c_v T$$

$$i = u + pv = \frac{k}{k-1} pv = c_p T.$$

c_v und c_p sind dabei in Arbeitseinheiten zu messen, d. h. ihre gewöhnlichen Werte sind durch das Wärmeäquivalent zu dividieren.

Zu der Energiegleichung kann man die weitere Aussage hinzunehmen, die dem sogenannten I. Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie entspricht (vgl. den Artikel „Energielehre", Abschn. 1). Es muß nämlich für jedes Massenelement des Gases die Beziehung gelten, daß die durch Leitung zugeführte Wärme und die in Wärme verwandelte Reibungsarbeit dazu verwendet wird, die innere Energie zu erhöhen und Expansionsarbeit zu leisten. Die auf einem Element des Stromfadens in der Masseneinheit auftretende Reibungsarbeit heiße dR, dann ist:

$$dq + dR = du + p dv.$$

Addiert man diese Gleichung zu der differenzierten Gleichung (9), so ergibt sich mit $d(pv) = p dv + v dp$:

$$w dw + g dz + v dp + dR = 0,$$

woraus sich durch Integration die für Bewegungen mit Widerständen ergänzte Druckgleichung (4) ergibt:

$$(10) \quad \frac{w^2}{2} + g z + \int v dp + R = \text{const.}$$

R bedeutet hierbei die der Masseneinheit vom Anfangsquerschnitt an zugeführte Reibungsarbeit.

Die Größe $\frac{R}{g}$ kann als „Reibungshöhe" bezeichnet werden, so daß sich also hier die Konstanz der Summe aus Geschwindigkeitshöhe, Ortshöhe, Druckhöhe (vgl. I, 2b) und Reibungshöhe ergibt.

2e) Unstetige Verdichtung. Eine unstetige Gasbewegung, die von Riemann bei seinen mathematischen Untersuchungen über Schallwellen mit endlichen Amplituden entdeckt wurde und seit dem vielfach durch Beobachtungen hauptsächlich photographischer Art (E. und L. Mach u. a.) nachgewiesen worden ist, verdient eine besondere Behandlung. Der einfachste, von Stodola behandelte Fall ist der „gerade, stationäre Verdichtungsstoß": Das Gas kommt in Parallelströmung mit der Geschwindigkeit w_1, einem Drucke p_1 und Volumen v_1 an und verdichtet sich in einer Ebene AA, Fig. 6 unter Verringerung

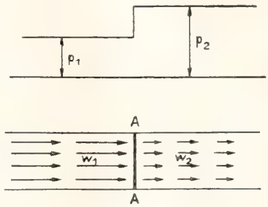


Fig. 6.

der Geschwindigkeit auf w_2 und Erhöhung des Druckes auf p_2 auf das kleinere Volumen v_2. Der Vorgang, der gewisse Aehnlichkeit mit dem in Fl. III, 1c beschriebenen „Schwall" hat, wird durch die folgenden Gleichungen beherrscht:

1. die Kontinuitätsgleichung (in der die sekundlich strömende Masse zweckmäßig auf die Flächeneinheit bezogen wird):

$$m = \frac{w_1}{v_1} = \frac{w_2}{v_2},$$

2. die Impulsgleichung:

$$m (w_1 - w_2) = p_2 - p_1,$$

3. die Energiegleichung:

$$\frac{w_1^2}{2} + u_1 + p_1 v_1 = \frac{w_2^2}{2} + u_2 + p_2 v_2.$$

Wenn also 3 Größen, z. B. p_1, v_1 und p_2, gegeben werden, so lassen sich die drei anderen: w_1, w_2 und v_2 berechnen. Die Rechnungen sind aber etwas umständlich. Von den Resultaten seien die wichtigsten angegeben:

Für die Geschwindigkeiten erhält man unter Voraussetzung der einfachen Gasgesetze die Beziehung

$$w_1 \cdot w_2 = a'^2$$

wo a' die kritische Schallgeschwindigkeit nach Gleichung (8) ist. Es ergibt sich also immer von den Geschwindigkeiten w_1 und w_2 die eine größer, die andere kleiner als die Schallgeschwindigkeit. Nach den Formeln, die sämtlich völlig symmetrisch sind, wäre sowohl unstetige Verdichtung, wie unstetige Verdünnung möglich. Jedoch läßt sich durch

Betrachtung der Entropie, die bei abgeschlossenen Systemen nur wachsen, niemals abnehmen kann (vgl. den Artikel „Energielehre“, 2c) zeigen, daß nur der Verdichtungsstoß, bei dem die Entropie zunimmt, physikalisch möglich ist (vgl. auch II, 2b). Es ist also immer w_1 größer als Schallgeschwindigkeit.

Zieht man in Betracht, daß die Gase eine wenn auch kleine Wärmeleitfähigkeit haben, so findet man statt der mathematisch scharfen Unstetigkeit einen allmählichen Uebergang von p_1 auf p_2, der sich allerdings meist auf Strecken von der Größenordnung von $^1/_{1000}$ mm vollzieht (Prandtl). Die oben erwähnte Entropievermehrung wird dabei durch Wärmeübergang von den bereits verdichteten und daher heißeren Gasmassen an die noch unverdichteten hervorgebracht.

Beim Verdichtungsstoß wird der Betrag $\frac{w_1^2 - w_2^2}{2}$ in Wärme verwandelt, von dem nur ein Teil durch Expansion von p_2 auf p_1 wieder gewonnen werden kann. Beim inhomogenen Verdichtungsstoß (z. B. der Kopfwelle bei Geschossen, Fig. 31, oder der Unstetigkeit in Fig. 19) erfahren die verschiedenen Stromfäden verschiedene Erwärmung, so daß also die Homogenität der Gasmasse und deshalb auch die Drehungsfreiheit verloren geht.

Der oben als stationärer Vorgang betrachtete Verdichtungsstoß kann auch als Verdichtungswelle über eine ruhende Luftmasse hinwegschreiten. Denkt man nämlich dem strömenden System in Fig. 6 eine Geschwindigkeit von der Größe w_1 nach links erteilt, so wird die Geschwindigkeit vor der Stoßebene zu Null, der Stoß rückt mit der Geschwindigkeit $c = w_1$ nach links, und die Gasmasse hinter dem Stoß strömt mit der Geschwindigkeit $w = w_1 - w_2$ nach (vgl. Fig. 7).

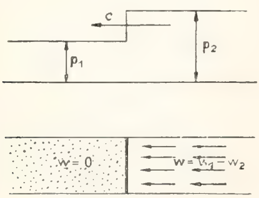


Fig. 7.

Die Impulsgleichung erhält hier die Form: $p_2 - p_1 = \varrho_1 c w$, woraus sich für kleines w, wo c nahezu gleich der Schallgeschwindigkeit ist, der Zusammenhang der Druckerhöhung mit der Nachströmungsgeschwindigkeit w abschätzen läßt. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit c ist hier also immer größer als die Schallgeschwindigkeit, und kann für beliebig große Druckunterschiede auch beliebig groß werden. Solch große Fortpflanzungsgeschwindigkeiten sind bei Explosionen beobachtet worden (vgl. den Artikel „Schall“, 8a, β).

Anmerkung. Mit diesen unstetigen Verdichtungsvorgängen sind die „Explosionswellen“ verwandt, die bei der Verbrennung von entzündbaren Gasgemischen auftreten können. Diese Vorgänge, bei denen in der Verdichtungsebene durch die bei der Verdichtung erfolgende Erhitzung die Entzündung und sofortige Verbrennung erfolgt, zeigen enorme Fortpflanzungsgeschwindigkeiten (bei H_2O-Knallgas bis 2800 m/sek).

II. Einzelausführungen.

1. Eindimensionale Probleme (Strömung durch Mündungen, Rohre usw.). a) Ausfluß aus Oeffnungen und Mündungen. Durch das in I, 2b geschilderte Verhalten des Stromfadenquerschnitts ergeben sich verschiedene Gesetzmäßigkeiten, je nachdem bei der Expansion vom Druck p_1 (vor der Mündung) bis zum Drucke p_2 (hinter der Mündung) die Schallgeschwindigkeit überschritten wird oder nicht.

Bei abgerundeten Mündungen nach Fig. 8 stimmt der Mündungsdruck, d. h. der Druck im engsten Querschnitt bei Drücken p_2 über dem „kritischen Druck“ p' (Gl. 7) mit dem Außendruck p_2 überein, es ergeben sich also ganz analoge Verhältnisse wie beim Ausfluß volumbeständiger Flüssigkeiten. Die Ausflußgeschwindigkeit kann nach Gleichung (6) erhalten werden, das entsprechende Volumen v_2 ergibt sich aus $p_2 v_2^k = p_1 v_1^k$; damit wird die theoretische Ausflußmenge (Masse pro Sekunde)

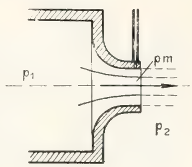


Fig. 8.

$$M = \frac{Fw}{v} =$$

$$F \cdot \left(\frac{p_2}{p_1}\right)^{\frac{1}{k}} \sqrt{\frac{2k}{k-1} \frac{p_1}{v_1} \left(1 - \left(\frac{p_2}{p_1}\right)^{\frac{k-1}{k}}\right)} \quad (11)$$

(F ist der Mündungsquerschnitt).

Sinkt bei unverändertem Druck p_1 der Außendruck p_2 unter den kritischen Druck p', dann besitzen die Stromfäden ein Querschnittsminimum bei dem Druck p', die Strömung kann daher hier nur so erfolgen, daß sich das Querschnittsminimum und somit der Druck p' in der engsten Stelle der Mündung einstellt, und die weitere mit einer Ausbreitung des Strahls verbundene Expansion sich erst nach dem Verlassen der Mündung vollzieht. Da sonach der Mündungsdruck von dem Außendruck unabhängig (nämlich

$= p'$) geworden ist, wird auch die Ausflußmenge konstant, gleichviel, welche Werte der Außendruck annimmt (vgl. I, 1c). Die Formel für diese konstante Ausflußmenge, die gleichzeitig die maximale Ausflußmenge nach Gleichung (11) darstellt, lautet:

$$(12)\qquad M_{max} = F \cdot \left(\frac{2}{k+1}\right)^{\frac{1}{k-1}} \sqrt{\frac{2k}{k+1}\frac{p_1}{v_1}}$$

Das wirkliche Verhalten ist durch zahlreiche Versuche nachgeprüft worden. Man hat nicht nur die Ausflußmenge, sondern auch — durch Anbohrungen, wie die in Fig. 8 angedeutete — den Mündungsdruck p_m gemessen und beide in guter Uebereinstimmung mit den vorstehenden theoretischen Resultaten befunden; kleine Abweichungen der Versuche lassen sich durch Reibungseinflüsse erklären. Das Verhalten von Mündungsdruck p_m und Ausflußmenge M bei festgehaltenem Druck p_1 ist in Fig. 9 zur Darstellung gebracht.

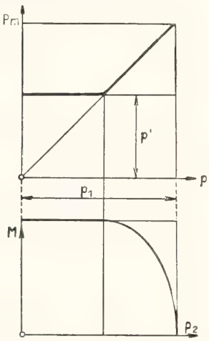


Fig. 9.

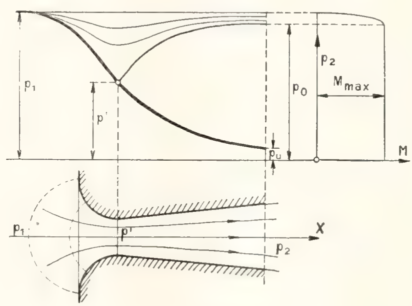


Fig. 10.

Für die Ausflußmenge bei atmosphärischer Luft hat Fliegner auf Grund seiner Versuche die folgenden bequemen Näherungsformeln angegeben (p in kg/cm², F in cm²)

$$M_{kg} = 0{,}76\, F \sqrt{\frac{(p_1 - p_2)p_2}{T_1}} \quad \text{für } p_2 > \frac{1}{2}\, p_1$$

$$M_{kg} = 0{,}38\, \frac{p_1}{\sqrt{T_1}} \quad \text{für } p_2 < \frac{1}{2}\, p_1$$

Bei scharfkantigen Oeffnungen in ebener Wand, nach Fig. 57 (Fl.), tritt bei der Formel für die Ausflußmenge noch ein Kontraktionskoeffizient hinzu, der vom Druckverhältnis $\frac{p_2}{p_1}$ abhängt und von Werten von 0,61 ∼ 0,64 bei kleinen Druckunterschieden bis nahe an 1 bei extrem großen Druckunterschieden geht.

1b) Strömung durch eine Lavaldüse. Um bei einem weit über das kritische Verhältnis hinausliegenden Druckverhältnis eine geregelte Expansion zu erhalten, hat der schwedische Ingenieur de Laval bei der Konstruktion seiner Dampfturbine Ausflußdüsen von der in Figur 10 zu erkennenden Gestalt angewandt. Die Vorgänge in solchen Düsen sind, da sie ein großes praktisches Interesse haben, sehr eingehend theoretisch und experimentell untersucht; diesen Studien verdankt man die Lösung vieler prinzipieller Fragen der Gas- und Dampfströmung.

Hier mag nur die reibungslose Strömung durch eine solche Düse erörtert werden. Der Druck vor der Düse p_1 sei vorgegeben, dann lassen sich die zu jedem niedrigeren Druck p gehörigen Werte von w und $\frac{v}{w}$ in der Art der Figur 3 bestimmen. Da die Durchflußmenge (Masse pro Sekunde) $M = F \cdot \frac{w}{v}$ ist, läßt sich hiernach für jeden Wert von M der zu jedem Querschnitt F gehörige Wert von $\frac{v}{w}$ bestimmen und aus Figur 3 der zugehörige Druck aufsuchen. Für den normalen Betriebszustand muß offenbar das Minimum des Stromfadenquerschnitts, also das von $\frac{v}{w}$, mit dem Querschnittsminimum der Düse zusammenfallen; die Ausflußmenge wird hier ein Maximum und bestimmt sich wie bei einer einfachen Mündung nach Gleichung (12). Der in der beschriebenen Weise ermittelte Druckverlauf ergibt die in Figur 10 stark gezeichnete Linie (von p_1 nach dem untersten Druck p_u). Da aber zu einem Werte von $\frac{v}{w}$ nach Figur 3 immer zwei Drücke gehören, findet sich von der engsten Stelle an noch ein zweiter möglicher Druckverlauf, der zu dem oberen Enddruck p_0 hinführt.

Ermittelt man in gleicher Weise den zu kleineren Ausflußmengen gehörigen Druckverlauf, so erhält man die in Figur 10 oberhalb p_0 endigenden Linien. Der Verlauf der Ausflußmenge mit der Veränderung des Druckes p_2 am Düsenende ergibt sich demnach (vgl. die rechts an Fig. 10 angefügte Darstellung) so, daß von $p_2 = p_1$ bis $p_2 = p_0$ die Ausflußmengen von Null bis M_{max} anwächst. Von da ab ist im engsten Querschnitt die Schallgeschwindigkeit erreicht, und man kann deshalb nach den Auseinandersetzungen in I, 1c auch ohne genaue Kenntnisse der hier eintretenden Vorgänge erwarten, daß bei weiterem Sinken von p_2 die Vorgänge oberhalb der engsten Stelle sich nicht mehr ändern und die Ausflußmenge konstant bleibt. Der geschilderte Verlauf der Ausflußmenge ist denn auch durch viele Versuche gut bestätigt.

Die vorstehende Betrachtung zeigt, daß auf Drücke p_2 zwischen p_0 und p_u keine verlustlose Strömung hinführt. Beobachtungen des Druckverlaufs führten A. Stodola zu der Erkenntnis, daß hier unstetige Verdichtungen (vgl. I, 2e) auftreten. Da bei diesen ein Teil der mechanischen Energie in Wärme übergeführt wird, erhält man über die hier auftretenden Vorgänge Aufschluß, wenn man die Figur 10 durch Druckverlauflinien ergänzt, die derselben Gesamtenergie, aber geringeren Anfangsdrücken p_1 entsprechen. Dies ist in Figur 11 geschehen. Der Uebergang von der Linie des normalen Druckverlaufs p_1-p_u

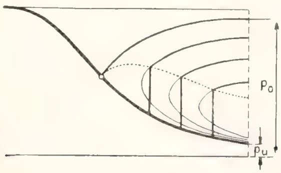


Fig. 11.

zu den neuen Kurven wird durch einen Verdichtungsstoß hergestellt. An Stelle des geraden Verdichtungsstoßes können auch schräge Verdichtungsstöße (vgl. II, 2a) oder andere Widerstandsvorgänge treten. In Wirklichkeit wird der Vorgang dadurch noch etwas geändert, daß bei dem Druckanstieg an der Verdichtungsstelle infolge der Wandreibung eine Loslösung der Strömung von der Wand erfolgt (vgl. Fl. II, 5e).

Die oben beschriebenen Vorgänge haben sich bei Düsen von rechtwinkeligem Querschnitt, deren Seitenränder aus Glasplatten bestanden, auf optischem Wege mittels Schlierenbeleuchtung gut verfolgen lassen (durch diese Methode — vgl. den Artikel „Schlierenmethode" — lassen sich Dichtigkeitsunterschiede als Beleuchtungsunterschiede erkennbar machen). Soweit die Geschwindigkeit größer ist als die Schallgeschwindigkeit, verhelfen die kleineren Schallwellen, die von allen Unebenheiten der Wand ausgehen, durch die Winkel, unter denen sie sich schneiden, zu einer Bestimmung des Verhältnisses $\frac{w}{a}$ (vgl. I, 1c und Gleichung [1]) und dadurch zu einer Prüfung der Theorie (L. Magin). Ein Beispiel hiervon gibt Figur 12, bei der durch künstliche Rauhigkeiten der Effekt erhöht wurde. Der Dichteverlauf ohne Erreichung der Schallgeschwindigkeit ist in Figur 13 veranschaulicht, ein Verdichtungsstoß in Figur 14, eine Verdichtung mit Loslösung des Strahls von der Wand und nachfolgenden Wellen (II, 2c) in Figur 15. Helligkeit bedeutet dabei Dichtigkeitsabnahme

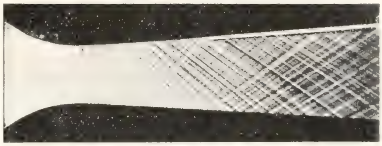


Fig. 12.

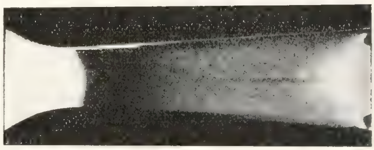


Fig. 13.

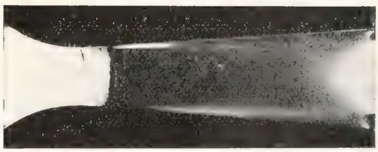


Fig. 14.

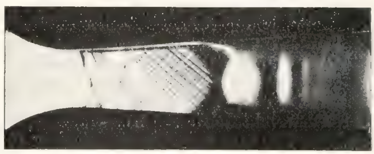


Fig. 15.

in der Richtung der Düsenachse, Dunkelheit Dichtigkeitszunahme.

Anmerkung. Die Aehnlichkeit der Strömung durch eine Düse mit den Vorgängen beim Ueberströmen von Wasser über ein Wehr (Fl. III, 1d) ist unverkennbar. In der Tat spielt

dort die Grundwellengeschwindigkeit dieselbe Rolle, wie hier die Schallgeschwindigkeit.

1c) Strömung mit Widerständen. Bei einer stationären Strömung mit Widerständen, aber ohne Wärmemitteilung durch die Wände, bleibt die Gesamtenergie konstant, indem die Reibungsarbeit vollständig in Wärme verwandelt wird. Da meist die Höhenunterschiede keine Rolle spielen, regeln sich die Vorgänge nach der Energiegleichung (Gl. (9), I, 2d):

$$\frac{w^2}{2} + u + pv = \text{const.},$$

die für permanente Gase die einfache Form

$$\frac{w^2}{2} + \frac{k}{k-1} pv = \text{const.} \tag{13}$$

oder

$$\frac{w^2}{2} + c_p T = \text{const.} \tag{13a}$$

annimmt (c_p in Arbeitseinheiten zu messen, vgl. I, 2d). Hieraus ist die wichtige Tatsache abzulesen, daß — unter Voraussetzung der einfachen Gasgesetze — die Temperaturabsenkung gegen den Anfangszustand, unabhängig von der Größe der Widerstände, lediglich von der an der betreffenden Stelle vorhandenen Geschwindigkeit abhängt. Ist die Geschwindigkeit überall unbedeutend, wie es bei Strömung mit sehr großen Widerständen vorkommt, so expandiert das Gas während der Strömung bei konstanter Temperatur. Die Expansionsarbeit wird hierbei eben vollständig in Reibungsarbeit umgesetzt und dadurch die der Expansion zukommende Abkühlung durch Reibungswärme wieder wettgemacht. Gleiches gilt, wenn eine bereits erzeugte Geschwindigkeit durch Widerstände wieder vernichtet wird.

Die wirklichen Gase zeigen eine geringe Abweichung von diesem Verhalten, die zuerst von W. Thomson und Joule gefunden wurde. Diese fanden beim Durchströmen von Luft mit großem Druckunterschied durch einen Wattepfropfen eine geringe Abkühlung, die durch die molekulare Anziehung erklärt wird. Diese Abkühlung, die bei Luft von gewöhnlicher Temperatur $^1/_4{}^0$ C für jede Atmosphäre beträgt, bei tiefen Temperaturen jedoch bedeutend stärker ist, bildet die Grundlage der Lindeschen Luftverflüssigungsmaschine.

Die Strömung mit Widerständen durch Röhren usw. läßt sich in der Weise rechnerisch verfolgen, daß man zur Energiegleichung (9) oder (13) die Kontinuitätsgleichung (2) und die Druckgleichung (10) hinzunimmt, in der noch für die Widerstandsarbeit R ein spezieller Ansatz gemacht werden muß; hier soll jedoch nicht näher darauf eingegangen werden, es mögen lediglich für ein Rohr von konstantem Querschnitt, für das die Rechnungen in der angedeuteten Weise von Grashof durchgeführt worden sind, einige qualitative Ueberlegungen angestellt werden.

Zur Vorbereitung sei eine Strömung mit Widerständen betrachtet, bei der die Geschwindigkeit w konstant bleibt; dann ist nach Gleichung (13) pv = const. Da nun hier die Widerstände durch einen Druckabfall in der Strömungsrichtung bestritten werden müssen, ergibt sich ein in der Strömungsrichtung wachsendes Volumen und daher nach der Kontinuitätsgleichung wachsender Querschnitt. Um auf das Rohr von konstantem Querschnitt zurückzukommen, muß man eine nachträgliche Verengung des erweiterten Rohres hinzunehmen; diese bringt, wegen der Erhöhung der Geschwindigkeit, eine weitere Druckabsenkung, die wegen der damit verbundenen erneuten Volumenvergrößerung um so größer wird, je näher die Geschwindigkeit an die Schallgeschwindigkeit herankommt (vgl. die $\frac{v}{w}$-Kurve in Fig. 3). Die Schallgeschwindigkeit a′, Gleichung (8), stellt hier die Grenzgeschwindigkeit dar, die am Rohrende höchstens erreicht werden kann.

1d) Ausströmen aus Gefäßen und Einströmen in Gefäße. Von Interesse sind noch die Vorgänge beim Ausströmen aus einem Gefäße und beim Einströmen in ein Gefäß. Wenn man von Wärmeaustausch des Gasinhalts mit den Wänden absieht, dann findet in einem Ausströmungsgefäß adiabatische Expansion, daher Abkühlung statt. Das ausgeströmte Gas hätte, wenn es sich wieder beruhigte, ohne sich zu vermischen, nach Gleichung (13b) die Temperatur, die im Gefäß herrschte, als es austrat. Da die Gefäßtemperatur allmählich von T_1 auf T_2 gesunken war, hat das Gemisch, das man etwa unter einer Gasglocke auffangen könnte, eine Temperatur T_m zwischen beiden Temperaturen. Die Abkühlung der Gasmengen im Gefäß auf T_2 und in der Gasglocke auf T_m ist auf Rechnung der Arbeit zu setzen, die gegen den Außendruck beim Heben der Gasglocke geleistet worden ist. Beim Einströmen in ein teilweise evakuiertes Gefäß würde sich das in einem Moment eingeströmte Gas ohne Vermischung wieder auf die Außentemperatur erwärmen, während es sich beruhigt; das bereits im Gefäß befindliche Gas würde adiabatisch komprimiert und also erhitzt. Der wirkliche Zustand (mit Vermischung) wird also eine geringere Erwärmung ergeben, als der adiabatischen Kompression entspricht. Die Erwärmung ist auf Rechnung der vom äußeren Luftdruck beim Eindringen des Gases geleisteten Arbeit zu setzen. Im Falle des Eindringens eines Gases von konstantem Druck in ein völlig evakuiertes Gefäß ergibt

sich das bemerkenswerte, auch durch die eben erwähnte Energiebeziehung leicht zu beweisende Resultat, daß die Temperatur T im Gefäße während des ganzen Einströmens konstant $= kT_0$ ist (T_0 = Außentemperatur).

Findet Ueberströmen von einem Gefäß in ein zweites statt, so kühlt sich der Gasinhalt des ersteren ab, der des zweiten erwärmt sich. Da hier äußere Arbeit nicht geleistet wird, bleibt der Gesamtwärmeinhalt der beiden Gefäße bei dem Vorgang konstant.

2. Mehrdimensionale Probleme. a) Strömung mit Ueberschallgeschwindigkeit um eine Ecke (nach L. Prandtl und Th. Meyer). Zur Einführung in die Darlegungen dieses Abschnitts sei zunächst eine Gasströmung mit Ueberschallgeschwindigkeit betrachtet, bei der im Punkte A der Wand (Fig. 16) unstetig eine kleine Druck-

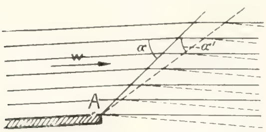


Fig. 16.

erniedrigung eintritt. Diese Druckerniedrigung wird sich unter dem Machschen Winkel α (vgl. I, 1c) fortpflanzen und wird eine Beschleunigung der Strömung in der Richtung senkrecht zu dem Drucksprung veranlassen. Dadurch wird die Strömungsgeschwindigkeit etwas erhöht und gleichzeitig etwas abgelenkt. Läßt man nun im Punkt A eine weitere unstetige Druckerniedrigung eintreten, so pflanzt sich diese in der abgeänderten Strömung unter einem anderen Machschen Winkel α' (kleiner als α) fort und bewirkt weitere Vergrößerung und Ablenkung der Geschwindigkeit, usw. usw.

Dieser Strömungsvorgang, der in Wirklichkeit stetig verläuft, läßt sich als Potentialströmung theoretisch behandeln; er hat dem Vorstehenden entsprechend folgende Eigenschriften: längs eines jeden vom Punkte A aus gezogenen Fahrstrahles ist der Druck, sowie Größe und Richtung der Geschwindigkeit konstant; jeder Fahrstrahl schließt mit der Strömungsrichtung auf ihm den Machschen Winkel ein, es ist deshalb nach Gleichung (1) die Geschwindigkeitskomponente senkrecht zum Fahrstrahl immer gleich der dem dortigen Zustand entsprechenden Schallgeschwindigkeit.

Der Verlauf der vollständigen Strömung von Schallgeschwindigkeit bis zur Maximalgeschwindigkeit (vgl. I, 2b), also bis zur Expansion in volles Vakuum, wird für $k = 1{,}405$ durch die Figur 17 dargestellt. Die Richtung des Strahles biegt hierbei um 129° um.

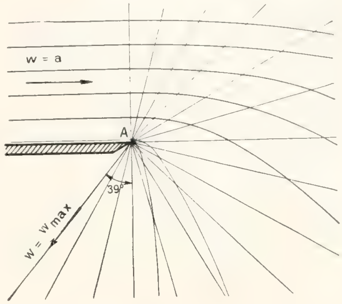


Fig. 17.

Der Hauptwert dieser Lösung der theoretischen Strömungsgleichungen besteht nun darin, daß man wegen der Eigenschaft der Fahrstrahlen als Linien der Druckfortpflanzung beliebige, von zwei Fahrstrahlen eingeschlossene Stücke mit geradlinigen Strömungen kombinieren kann. Wenn z. B. ein Gasstrom mit Ueberschallgeschwindigkeit (w_1) parallel zu einer Wand fließt, und es herrscht hinter dem Ende der Wand (A in Fig. 18) ein um einen endlichen Betrag

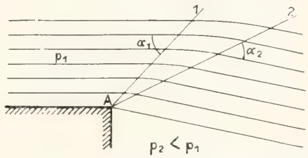


Fig. 18.

kleinerer Druck (p_2) als in dem Gasstrahl (p_1), so wird bis zu dem Fahrstrahl 1, der den Machschen Winkel α_1 mit der Strömungsrichtung einschließt $\left(\sin\alpha_1 = \frac{a_1}{w_1}\right)$, die Gasströmung unverändert weitergehen (vgl. I, 1c); von da ab ergibt sich Expansion von dem Druck p_1 auf p_2 in einem keilförmigen Raum zwischen den Fahrstrahlen 1 und 2; nach Erreichung des Druckes p_2 auf dem Fahrstrahl 2 geht die Strömung in der neuen Richtung geradlinig und gleichförmig weiter. Die Strömungsrichtung schließt mit dem Fahrstrahl 2 den Winkel α_2 ein, der nach Gleichung (1) zu w_2 gehört.

Ist eine Wand mit einer oder mehreren konvexen Ecken vorhanden, so erfolgt

die Strömung auch hier in einer Kombination von geradlinigen Strömungen und keilförmigen Expansionsgebieten, die immer unter Machschen Winkeln aneinandergrenzen. Auch die Strömung längs einer stetig gekrümmten Wand läßt sich durch Zusammensetzung aus Elementen der anfänglich beschriebenen Strömung beurteilen. Die Wand kann auch konkav sein, die Lösung bleibt in diesem Falle allerdings nur insoweit richtig, als nicht zwei der unter dem jeweiligen Machschen Winkel gezogenen Fahrstrahlen sich schneiden (Fig. 19). Im letzteren Falle

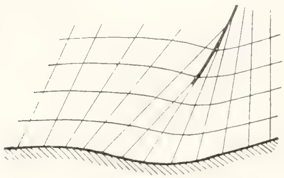


Fig. 19.

wird die Strömung an dieser Stelle unstetig. Bei einer konkaven Ecke, die einer Drucksteigerung entspricht, wird die Strömung immer unstetig, es ergibt sich ein „schiefer Verdichtungsstoß", Fig. 20 (über den geraden

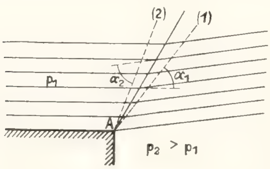


Fig. 20.

Verdichtungsstoß vgl. I, 2e). Es würde nämlich hier der Fahrstrahl 2 der Fig. 18 vor den Fahrstrahl 1 zu liegen kommen, was unmöglich ist. Die Verdichtungsebene liegt zwischen den Richtungen (1) und (2).

Die Gleichungen für die senkrecht zur Verdichtungsebene stehenden Geschwindigkeitskomponenten sind dieselben, wie für den geraden Verdichtungsstoß; es überlagert sich einfach die beim Stoß unverändert bleibende transversale Geschwindigkeitskomponente der in Fig. 6 dargestellten Bewegung.

Die mit der Töplerschen Schlierenmethode gewonnenen Bilder 25 bis 28 geben gute Belege für diese theoretischen Ergebnisse.

2b) Schallwellen von endlicher Amplitude. Dieses Gebiet ist von dem Mathematiker B. Riemann in einer grundlegenden Arbeit aufgeklärt worden. Die Hauptresultate seiner Theorie, die sich auf ebene Wellen bezieht (die allerdings in physikalischer Hinsicht nicht ganz korrekt ist, weil die im Verdichtungsstoß auftretende Erwärmung nach der Adiabate, statt nach der Energiegleichung (13) gerechnet ist), mögen hier angegeben werden: Jede Druckänderung pflanzt sich relativ zu der bewegten Gasmasse mit der dem augenblicklichen Zustande entsprechenden Schallgeschwindigkeit fort. Schreitet nun in einem zuerst ruhenden Gase eine Verdünnungswelle vorwärts, so kann dies nur unter Rückwärtsströmen in der Uebergangszone („Welle") und in dem Raum hinter ihr geschehen (vgl. Fig. 21). Durch die Rückströmung

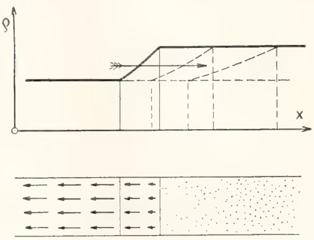


Fig. 21.

wird auch die Fortpflanzung der weiter zurückliegenden Phasen der Welle langsamer erfolgen, als die der vorderen, die Welle wird auseinander gezogen. Bei einer Verdichtungswelle dagegen, die sich in eine ruhende Gasmasse hineinbewegt, werden die in der Welle vorwärtsströmenden Gasmassen die rückwärtigen Phasen der Welle schneller nach vorne tragen, als sich der Kopf der Welle in der ruhenden Gasmasse fortpflanzt, so daß der Druckanstieg immer steiler wird, und zuletzt in einen Verdichtungsstoß ausartet (vgl. Fig. 22). Durch den Umstand,

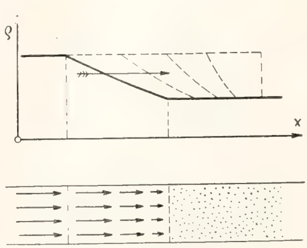


Fig. 22.

daß bei adiabatischer Zustandsänderung den höheren Drücken höhere Temperatur

und dadurch auch höhere Schallgeschwindigkeit entspricht, werden diese Erscheinungen noch merklich verstärkt. Das Resultat, daß Verdichtungswellen im Verlauf der Bewegung immer steiler werden und schließlich in einen Verdichtungsstoß ausarten, Verdünnungswellen dagegen immer weiter auseinander gezogen werden, liefert den rein mechanischen Grund für die Möglichkeit unstetiger Verdichtungsvorgänge und für die Unmöglichkeit unstetiger Verdünnungsvorgänge bei der stationären Bewegung (vgl. I, 2e). Die Vorgänge bei der stationären Bewegung an einer Ecke (II, 2a), wo die Verdünnungswelle (Fig. 18) sich keilförmig ausbreitet, und an Stelle der Verdichtungswelle der Verdichtungsstoß tritt (Fig. 20), sind den hier geschilderten in allen Punkten analog.

2c) Vorgänge in freien Gasstrahlen. In dem Strahl, der sich beim Ausfluß von Gas aus einer Mündung bildet, wurden bei höheren Ueberdrücken von E. Mach und P. Salcher durch Schlierenbeobachtung regelmäßige Wellen entdeckt. Sie wurden später von anderen Forschern auch durch Druckbeobachtungen nachgewiesen. Man kann diese Wellen, die immer auftreten, wenn die Geschwindigkeit im Strahl größer ist als die Schallgeschwindigkeit, gut verstehen, wenn man weiß, daß die in II, 2a beschriebenen schrägen Verdünnungs- und Verdichtungswellen sich ohne wesentliche gegenseitige Störung durchdringen können und daß sie ferner an den freien Strahlgrenzen total reflektiert werden, so zwar, daß eine Verdünnungswelle als Verdichtungswelle zurückgeworfen wird und umgekehrt.

Für einen Gasstrahl, der in paralleler Strömung mit Ueberschallgeschwindigkeit aus einer Oeffnung ins Freie tritt, läßt sich hiernach unter der Voraussetzung ebener Bewegung, d. h. einer länglich rechteckigen Mündung, das Folgende aussagen. Herrscht in dem Austrittsraum ein geringerer Druck als im Strahl (Fig. 23), dann gehen von jeder

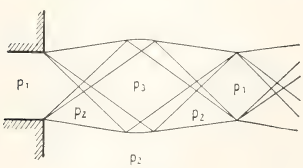


Fig. 23.

Austrittskante keilförmige Verdünnungswellen nach Fig. 18 aus, die sich durchkreuzen und an der gegenüberliegenden Strahlgrenze als Verdichtungswellen reflektiert werden. Diese pflanzen sich unter keilförmiger Verschmälerung fort und werden nach Durchmessung der Strahlbreite als Verdünnungswellen reflektiert, worauf das Spiel von neuem beginnt. Der Druck im Mittelfeld der Welle, p_3, ist dabei in ähnlichem Maße niedriger als der Außendruck p_2, als p_1 höher ist wie dieser. Ist der Außendruck größer als der Druck im Strahl, so erfolgen zunächst schiefe Verdichtungsstöße nach Figur 20; diese werden als keilförmige Verdünnungswellen reflektiert, die sich im weiteren Verlauf wie oben geschildert verhalten. Ist die Anfangsgeschwindigkeit gleich der Schallgeschwindigkeit (wie es bei Oeffnungen, die nicht nach Art einer Lavaldüse [II, 1b] erweitert sind, immer der Fall ist), so ist der anfängliche Machsche Winkel $\alpha = 90^0$ und die Figur 23 ändert sich durch Ausbreitung der Keilgebiete über die ganze Fläche zu Figur 24; aus dem Doppelkreuz ist hierdurch ein einfaches geworden.

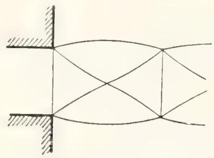


Fig. 24.

Die Figuren 25 bis 28 zeigen photographische Aufnahmen von solchen Wellen (Prandtl). Figur 25 bei Ueberdruck im Strahl, Figur 26 bei Gleichdruck, Figur 27 bei Unterdruck im Strahl; die Mündungsgeschwindigkeit ist bei allen drei Aufnahmen dieselbe. Figur 28 zeigt ein Beispiel für den Fall, daß die Mündungsgeschwindigkeit gleich der Schallgeschwindigkeit ist (bei allen Aufnahmen bedeutet Helligkeit Verdünnung, Dunkelheit Verdichtung).

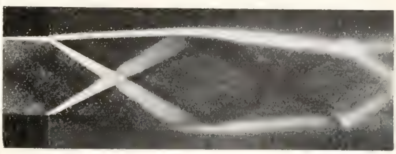


Fig. 25.

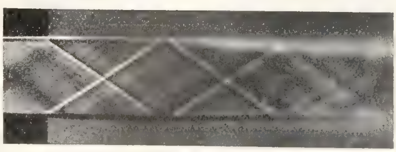


Fig. 26.



Fig. 27.

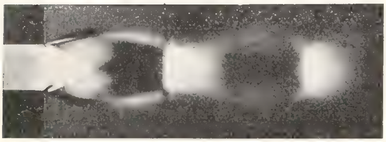


Fig. 28.

Wenn, wie es meist der Fall ist, der Strahl die Mündung nicht in reiner Parallelbewegung verläßt, werden die Wellenbilder wesentlich verwickelter; die Wellenlänge bleibt dabei ziemlich konstant, sie ist, da es sich im wesentlichen um zweimalige Durchmessung des Strahls mit einer unter dem Machschen Winkel laufenden Welle handelt, für die ebene Bewegung, unter Berücksichtigung von Gleichung (1)

$$\lambda = 2 d_m \operatorname{ctg} \alpha_m = 2 d_m \sqrt{\left(\frac{w}{a}\right)_m^2 - 1};$$

hierbei ist d_m ein mittlerer Strahldurchmesser, α_m und $\left(\frac{w}{a}\right)_m$ sind Mittelwerte von α und $\frac{w}{a}$.

Bei Strahlen, die aus kreisförmigen Oeffnungen kommen, sind die Verhältnisse wegen der kegelförmigen Durchkreuzung der Wellen, durch die diese stark verändert werden, weit weniger einfach. Eine Aufnahme des Strahls bei einer verengten Oeffnung, von L. Mach, ist in Figur 29

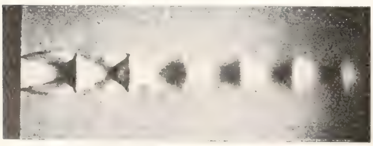


Fig. 29.

wiedergegeben. Die Wellenlänge in solchen Strahlen, bei denen also die Mündungsgeschwindigkeit gleich der Schallgeschwindigkeit ist, wurde von R. Emden aus Experimenten zu

$$\lambda = 0{,}89\, d \sqrt{\frac{p_1 - 1{,}9\, p_2}{p_2}}$$

ermittelt; d bedeutet dabei den Mündungsdurchmesser, p_1 den Druck im Kessel, p_2 im Austrittsraum.

2d) Bewegung von Körpern mit Ueberschallgeschwindigkeit. Geschoßwiderstand. Daß bei der Bewegung eines kleinen Körpers durch eine Gasmasse — oder beim gleichförmigen Vorüberströmen einer Gasmasse an einem kleinen ruhenden Hindernis, was dasselbe ist — die vom Körper ausgehenden Druckwirkungen sich nur in einem Kegel hinter dem Körper ausbreiten können, sobald die Geschwindigkeit größer ist als die Schallgeschwindigkeit des Gases, ist bereits in I, 1c auseinandergesetzt worden. Dieses Resultat gibt jedoch nur die groben Züge des Vorganges. Sobald man den Körper nicht als klein ansehen will, sondern seine räumliche Ausdehnung in Betracht zieht, wird man das Bild verbessern müssen. Vorausgesetzt, der Körper sei vorn stumpf, dann wird er etwas Gas vor sich herschieben, vor seiner Mitte wird sich ein Staupunkt (Fl. II, 1c und 2a) ausbilden (A in Fig. 30).

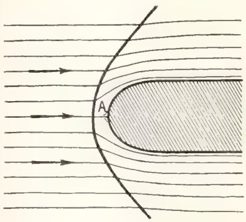


Fig. 30.

Da diese Gasmasse relativ zum Körper mit Unterschallgeschwindigkeit strömt, so pflanzt sich in ihr der Druck auch nach vorn fort; sie findet nach vorn ihre Grenze in einem Verdichtungsstoß, der sogenannten Kopfwelle, in der die Geschwindigkeit (relativ zum Körper genommen) von Ueberschallgeschwindigkeit (außerhalb) auf Unterschallgeschwindigkeit (innerhalb) heruntersinkt. Der Drucksprung der Kopfwelle setzt sich seitlich als Kegelwelle fort. Hinter der Kopfwelle folgen eine Reihe anderer Kegelwellen, deren Einzelheiten von der Gestaltung des Körpers und von den Vorgängen hinter dem Körper abhängen. Die Kopfwelle liegt bei großen Geschwindigkeiten eng am Körper an, bei geringeren ist sie weiter vor ihm. Figur 31 (Aufnahme von L. Mach, gewonnen mit der Töplerschen Schlierenmethode) gibt die Luftbewegungen um ein Infanteriegeschoß wieder.

Die von dem mit Ueberschallgeschwindigkeit bewegten Körper ausgehenden Kegelwellen, die sich in der Richtung senkrecht zur Kegeloberfläche wie andere Schallwellen fortpflanzen,

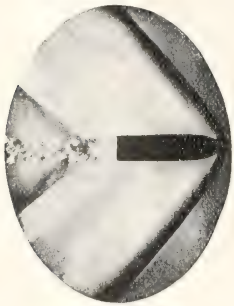


Fig. 31.

werden als scharfer Knall vernommen. Es mag erwähnt werden, daß der Peitschenknall dadurch entsteht, daß das äußerste Ende der Peitschenschnur sich mit Ueberschallgeschwindigkeit durch die Luft bewegt.

Die Druckerhöhung, die die Luft in dem vor dem Körper entstehenden Staupunkt erfährt, ist von gewissem Interesse. Sie besteht bei Geschwindigkeiten über der Schallgeschwindigkeit aus zwei Teilen, der unstetigen Druckerhöhung in der Kopfwelle, und der stetigen von der Kopfwelle bis zum Staupunkt. Die Berechnung zeigt, daß diese Druckerhöhung nicht nur für die kleinen Geschwindigkeiten (Fl. II, 1c), sondern auch wieder für die sehr großen Geschwindigkeiten proportional dem Quadrat der Geschwindigkeit ist; dazwischen wächst sie etwas schneller. Ihr Verhalten läßt sich durch die Formel

$$p_1 - p_0 = \frac{\varrho w^2}{2} \cdot \beta$$

darstellen, wo der Faktor β eine Funktion des Verhältnisses Bewegungsgeschwindigkeit : Schallgeschwindigkeit ist; seine Werte für $k = 1{,}405$ (Luft) können aus der nachfolgenden kleinen Tabelle entnommen werden; den Verlauf von β zeigt Figur 35.

$\frac{w}{a} =$	0	1	2	∞
$\beta =$	1	1,25	1,65	1,84
Unstetiger Anteil:		0	1,25	1,67

Für die Geschwindigkeitsermittelung durch ein Pitotrohr (Staudruckmessung, vgl. Fl. Anhang b) gelten die hier gegebenen Ausführungen in gleicher Weise.

Die mit dem Aufstau des Gases vor dem Körper verbundene Temperaturerhöhung kann aus Gleichung (13a) entnommen werden; sie ergibt sich zu

$$T_1 - T_0 = \frac{w^2}{2 c_p};$$

wird w in m/sec gemessen, so wird c_p (in Arbeitseinheiten) $= 0{,}238 . 427 . 9{,}8 \simeq 1000$.

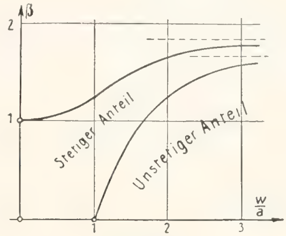


Fig. 32.

Dies gibt für 800 m/sec (Artilleriegeschoß) 250°, für 20000 m/sec (Meteor) 200000°. Die letztere Temperatur wird in Wirklichkeit durch die starke Ausstrahlung der verdichteten Luft nicht erreicht.

Durch einen Analogieschluß aus dem Verhalten des Staudrucks läßt sich vermuten, daß auch der Geschoßwiderstand bei sehr großen Geschwindigkeiten wieder proportional dem Quadrat der Geschwindigkeit wird, wenn auch mit einem anderen Koeffizienten, wie bei kleinen Geschwindigkeiten.

Der Widerstand kann deshalb wie bei den volumbeständigen Flüssigkeiten durch die Formel $W = \psi F \varrho w^2$ dargestellt werden, wo F der Querschnitt des Geschosses ist; allerdings darf ψ hier nicht wie dort als eine Konstante angesehen werden, sondern es ist eine Funktion von $\frac{w}{a}$.

Die Versuchswerte, die durch Messung der Verzögerung der Fluggeschwindigkeit der Geschosse gewonnen werden, zeigen bei wachsender Geschwindigkeit unterhalb der Schallgeschwindigkeit ein leichtes Absinken, bei Ueberschreitung der Schallgeschwindigkeit aber ein starkes Anwachsen. Dieses ist dadurch zu erklären, daß jetzt zu dem bisherigen Widerstand, der in der Hauptsache durch die Wirbelbildung hinter dem Körper verursacht wird (vgl. Fl. II, 5f), noch ein Wellenwiderstand hinzukommt, der der erzeugten Schallenergie entspricht. Bei größeren Geschwindigkeiten nimmt der Luftwiderstandskoeffizient wieder etwas ab und scheint sich dann einem konstanten Wert zu nähern. Die Abnahme scheint zum Teil mit der Aenderung der Wellengestalt zusammenzuhängen, andererseits damit, daß die Saugwirkung am hinteren Geschoßende nicht quadratisch

weiterwachsen kann, sondern in dem absoluten Vakuum eine Grenze findet.

In Figur 33 ist der Verlauf von ψ für einige Artilleriegeschosse nach O. v. Eberhard und

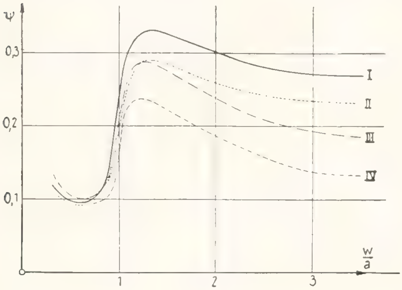


Fig. 33.

für ein Infanteriegeschoß (S-Geschoß) nach K. Becker und C. Cranz (beide Arbeiten in den Artilleristischen Monatsheften 1912) aufgetragen. Figur 34 gibt die zugehörigen Geschoßformen.

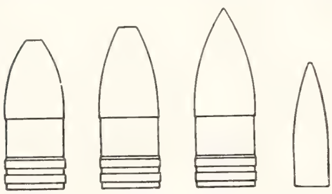


Fig. 34.

Verzeichnis der wichtigen Formelgrößen.

w = Strömungsgeschwindigkeit.
a = Schallgeschwindigkeit.
$w' = a'$ = kritische Geschwindigkeit, Gl. (8).
α = Machscher Winkel, Gl. (1).
F = Querschnitt.
ϱ = Dichte (Masse der Volumeneinheit).
v = spezifisches Volumen (Volumen der Masseneinheit) $= \frac{1}{\varrho}$.
M = Masse pro Zeiteinheit, Ausflußmenge.
p = Druck (pro Flächeneinheit).
P = Druckfunktion, Gl. (5).
T = absolute Temperatur.
B = Gaskonstante.
c_p = spezifische Wärme bei konstantem Druck.
c_v = spezifische Wärme bei konstantem Volumen.
$k = \frac{c_p}{c_v}$ Exponent der Adiabate.
q = der Masseneinheit zugeführte Wärme.
R = auf die Masseneinheit entfallende Widerstandsarbeit.

Anmerkung. Die mit „Fl." bezeichneten Verweise beziehen sich auf den Artikel „Flüssigkeitsbewegung".

Literatur. *I. Lehrbücher.* ***F. Grashof,*** *Theoretische Maschinenlehre. Bd.* **1**. *Leipzig 1875.* — ***A. Stodola,*** *Die Dampfturbinen. 4. Aufl. Berlin 1910. (Abschnitt III und X).* — *Kürzere Darstellungen in den neuesten Lehrbüchern der technischen Thermodynamik.* — ***B. Riemann und H. Weber,*** *Die partiellen Differentialgleichungen der mathematischen Physik. Bd.* **2**. *Braunschweig 1901. (Luftwellen).*

II. Historische Darstellungen in der Enzyklopädie der mathematischen Wissenschaften: Bd. **IV** *(Mechanik), Artikel 18: Ballistik, von C. Cranz. Artikel 19: Unstetige Bewegung in Flüssigkeiten von G. Zemplén. Bd.* **V** *(Physik) Artikel 5b: Strömende Bewegung der Gase und Dämpfe, von L. Prandtl.*

III. Monographien (wegen der älteren Arbeiten siehe die Enzyklopädie). ***E. Mach und P. Salcher,*** *Photographische Fixierung der durch Projektile in der Luft eingeleiteten Vorgänge. Sitzungsber. d. Wiener Akad., math.-naturw. Kl., Bd.* **95**, *II (1887), S. 764.* — ***Dieselben,*** *Optische Untersuchung der Luftstrahlen. Bd.* **98**, *IIa (1889), S. 1303.* — ***E. und L. Mach,*** *Weitere ballistisch-photographische Versuche. Bd.* **98**, *IIa (1889), S. 1310.* — ***E. Mach,*** *Weitere Versuche über Projektile. Bd.* **105**, *IIa, 1896, S. 605.* — ***Derselbe,*** *Optische Untersuchungen an Luftstrahlen. Bd.* **106**, *IIa, 1897, S. 1025.* — ***L. Prandtl,*** *Neue Untersuchungen über die strömende Bewegung der Gase und Dämpfe. Physikal. Zeitschrift* **8**, *1907, S. 23.* — ***L. Magin und Th. Meyer,*** *Studien über Luftströmung mit Ueberschallgeschwindigkeit. Mitteilungen über Forschungsarbeiten, herausgegeben vom Verein deutscher Ingenieure, Heft* **62**, *1908.*

L. Prandtl.

Gase.

I. Gase bei hohen Temperaturen und kleinen Drucken (reale Gase im verdünnten Zustand, ideale Gase). 1. Betrachtung vom empirischen Standpunkt: a) Einfache Gesetze bei verdünnten Gasen. b) Boyle-Mariottesches und Gay-Lussacsches Gesetz. Ausdehnungskoeffizient, Druckkoeffizient, Daltonsches Gesetz. 2. Betrachtung vom Standpunkt der Molekular- und Atomlehre; a) Prinzip von Avogadro und Ampère. Allgemeines Gasgesetz. Ideale Gase. Gaskonstante R. b) Gay-Lussac-Humboldtsches Vereinigungsgesetz. Abnorme Gasdichte. 3. Betrachtung vom thermodynamischen Standpunkt: a) Molekularwärme der Gase. b) Isotherme Arbeitsleistung bei der Expansion, isothermer Arbeitsaufwand bei der Kompression. 4. Betrachtung vom kinetischen Standpunkt: a) Kinetische Deutung der Gesetze von Boyle-Mariotte, Gay-Lussac und Dalton, Avogadros Prinzip. b) Kinetische Deutung der Molekularwärmen. II. Gase bei tiefen Temperaturen und hohen Drucken (reale Gase im verdichteten Zustand). 1. van der Waalssche Gleichung. Ausdehnungs- und Druckkoeffizient. 2. Reduktion auf den idealen Gaszustand zwecks genauer Molekular- und Atomgewichtsbestimmungen. 3. Reduktion auf den idealen Gaszustand zwecks genauer Temperaturbestimmung. Gasthermometrische und thermo-

dynamische Temperaturskala. 4. Gas und Dampf. III. Gase im Gleichgewicht mit anderen Phasen.

I. Gase bei hohen Temperaturen und kleinen Drucken (reale Gase im verdünnten Zustand, ideale Gase).

1. Betrachtung vom empirischen Standpunkt. 1a) Einfache Gesetze bei verdünnten Gasen. — Man sagt bekanntlich, daß eine Stoffmenge sich dann im gasförmigen Aggregatzustand befindet, wenn sie weder eine bestimmte ihr zukommende Gestalt, noch ein bestimmtes Volumen besitzt, sondern vielmehr jeden ihr dargebotenen, abgeschlossenen Raum vollkommen und gleichmäßig erfüllt. Den Gasen kommt also ein Expansionsbestreben zu, das sich auch in einem auf die Gefäßwandungen ausgeübten Druck äußert (vgl. den Artikel „Aggregatzustände"). Sämtliche Gase lassen sich bei geeigneten Versuchsbedingungen (genügend tiefen Temperaturen und genügend hohen Drucken) in den flüssigen bezw. den festen Aggregatzustand überführen. Es hat sich gezeigt, daß für jeden Stoff eine ganz bestimmte charakteristische Temperatur, die sogenannte kritische Temperatur, existiert, oberhalb derer er durch keinen noch so hohen Druck aus dem gasförmigen Aggregatzustand in den flüssigen übergeführt, d. h. Kondensation beobachtet werden kann, und daß weiter für jeden Stoff ein charakteristischer Druck, der sogenannte kritische Druck, existiert, oberhalb dessen er bei keiner noch so hohen Temperatur die Erscheinung des Siedens zeigt (vgl. den Artikel „Kritische Erscheinungen", Anhang zu dem Artikel „Aggregatzustände"). Wenn man die Gase bei sehr weit über der kritischen liegenden Temperaturen und beliebigen Drucken oder bei sehr weit unter dem kritischen liegenden Drucken und beliebigen Temperaturen oder bei mäßigen Temperaturen und sehr kleinen bezw. mäßigen Drucken oder endlich bei mäßigen Drucken und sehr hohen bezw. mäßigen Temperaturen betrachtet, so werden die an ihnen beobachteten Gesetzmäßigkeiten besonders einfache. Wir wollen zunächst nur an diese Versuchsumstände denken, die mit einer großen Verdünnung der Gase identisch sind.

1b) Boyle-Mariottesches und Gay-Lussacsches Gesetz. Ausdehnungskoeffizient, Druckkoeffizient. Daltonsches Gesetz. — Zunächst sei bemerkt, daß der Zustand einer bestimmten, in Grammen gemessenen Menge eines beliebigen Gases durch drei Größen Volumen, Druck und Temperatur, welche man die drei Zustandsgrößen nennt, eindeutig gegeben ist.

Haben wir also eine beliebige Menge (gemessen in Grammen) eines beliebigen Gases, z. B. Wasserstoff in einem bestimmten Volumen V bei einer bestimmten Temperatur t^0 C abgesperrt, so steht das Gas unter einem bestimmten Druck P, den man manometrisch feststellen kann. Lassen wir die Gasmenge und ihre Temperatur konstant, verändern dagegen das Gasvolumen, so ändert sich auch der Gasdruck, und zwar wird er bei Verkleinerung des Volumens größer, bei Vergrößerung desselben aber kleiner. Das quantitative Gesetz, das hierbei die Gase im verdünnten Zustand mit guter Annäherung befolgen, ist das Boyle-Mariottesche. Es besagt, daß für eine konstante Gasmenge und für eine konstante Temperatur das Produkt aus Gasdruck P und Gasvolumen V konstant ist. Wir können das Boyle-Mariottesche Gesetz also schreiben:

$$P.V = C_1,$$

wo C_1 eine mit der Gasart, der Gasmenge und der Gastemperatur variable Größe ist, die aber bei Festlegung der genannten drei Faktoren eine von P und V unabhängige Konstante darstellt.

Während das Boyle-Mariottesche Gesetz sich auf konstante Temperatur, dagegen auf variable P- und V-Werte bezieht, bezieht sich das Gay-Lussacsche Gesetz auf konstanten Druck und variable Temperatur, und ein drittes, nicht mit speziellem Namen belegtes analoges Gesetz auf konstantes Volumen und variable Temperatur. Haben wir nämlich wieder eine bestimmte Menge (in Grammen gemessen) eines beliebigen Gases bei einem beliebigen Druck P und der Temperatur des schmelzenden Eises (0° C), wo es das Volumen V_0 einnimmt, so dehnt sich bei konstant bleibender Gasmenge und konstant bleibendem Druck das Gasvolumen bei Erhöhung der Temperatur aus und zieht sich bei Erniedrigung der Temperatur zusammen. Mißt man die für die Temperaturerhöhung von 1° C eintretende Volumvergrößerung α in Bruchteilen des ursprünglichen Volumens V_0, so besagt das Gay-Lussacsche Gesetz, daß die Größe α durch sehr große Temperaturbereiche mit guter Annäherung konstant ist, d. h. mit anderen Worten, daß pro Celsiusgrad der Betrag der Volumausdehnung der gleiche ist, wo der Grad auch immer in der Temperaturskala liegt. Besonders zu betonen ist, daß die Größe α, der sogenannte Ausdehnungskoeffizient, bei verdünnten Gasen mit der Gasart nicht variiert. Nennen wir V das bei der beliebigen Celsiustemperatur t von der Gasmenge eingenommene Volumen, so läßt sich das Gay-Lussacsche Gesetz mathematisch schreiben:

$$V = V_0\,(1 + \alpha t).$$

Hierbei kann t, die Celsiustemperatur, positiv oder negativ sein. Die Größe α hat nach den genauesten, heute zur Verfügung stehenden Daten den Wert $\frac{1}{273,09}$ [D. Berthelot, Zeitschr. f. Elektrochem. 10, 621—629 (1904)].

Hat man dagegen eine bestimmte Menge eines beliebigen Gases bei der Temperatur 0^0 C, dem Druck P_0 und einem beliebigen Volumen V und läßt nun bei einer Temperaturänderung V konstant, so steigt der Gasdruck mit der Erhöhung der Temperatur bezw. sinkt er mit ihrer Erniedrigung. Es ergibt sich hier analog dem Gay-Lussacschen Gesetz mit weitgehender Annäherung, daß, unabhängig von der Gasart, der Druck für eine Temperaturerhöhung von 1^0 C um den gleichen Bruchteil von P_0 steigt, wo auch immer in der Temperaturskala der Grad liegt, und zwar ist dieser Bruchteil, der hier Druckkoeffizient heißt, numerisch gleich dem Ausdehnungskoeffizienten. Wir können somit auch schreiben:

$$P = P_0\ (1 + \alpha t).$$

Das Boyle-Mariottesche sowie das Gay-Lussacsche Gesetz können wir nunmehr zusammenfassen. Haben wir eine beliebige Menge eines beliebigen Gases bei dem Druck P_1, dem Volumen V_1 und der Temperatur t_1, so können wir zunächst unter Konstanthaltung des Druckes P_1 die Temperatur t_1 in t_2 ändern, wobei das Volumen V_1' wird. Sodann können wir unter Konstanthaltung der Temperatur t_2 den Druck P_1 in P_2 ändern, wobei das Volumen V_1' zu V_2 wird. Wir sind dann zu einem Gaszustand gelangt, in welchem alle drei Zustandsgrößen der Gasmenge verändert sind. Auf die Veränderung der Temperatur bei konstantem Druck P_1 ist das Gay-Lussacsche Gesetz anwendbar, es gilt somit:

$$V_1 = V_0^{P_1}\ (1 + \alpha t_1)$$

und

$$V_1' = V_0^{P_1}\ (1 + \alpha t_2),$$

wo $V_0^{P_1}$ das Volumen der Gasmenge bei 0^0 C und dem Druck P_1 ist. Auf die Veränderung des Druckes bei konstanter Temperatur t_2 ist das Boyle-Mariottesche Gesetz anwendbar, so daß wir erhalten:

$$P_1 V_1' = P_2 V_2.$$

Setzen wir in diese Gleichung den Ausdruck für V_1' ein und drücken schließlich noch $V_0^{P_1}$ durch V_1 aus, so bekommen wir:

$$P_2 V_2 = P_1 V_0^{P_1} (1 + \alpha t_2) = P_1 V_1 \cdot \frac{(1 + \alpha t_2)}{(1 + \alpha t_1)}$$

oder endlich:

$$\frac{P_2 V_2}{1 + \alpha t_2} = \frac{P_1 V_1}{1 + \alpha t_1} = \text{konst.}$$

Da die Größen P_1V_1 und t_1 bezw. P_2V_2 und t_2 ganz beliebige sind, so sehen wir, daß der Quotient $\frac{PV}{1 + \alpha t}$ für alle Zustände, welche eine bestimmte Menge eines beliebigen verdünnten Gases annehmen kann, eine konstante Größe ist; diese letztere Größe variiert aber mit der in Grammen gemessenen Gasmenge und ebenso mit der Gasart. Weiter kann man vom rein empirischen Standpunkt in die Gesetzmäßigkeiten des Gasverhaltens nicht eindringen. Nur ein das Boyle-Mariotte-Gay-Lussacsche Gesetz ergänzendes Gesetz könnten wir noch anführen, nämlich das Daltonsche. Mischt man zwei oder mehrere gleich temperierte, chemisch nicht aufeinander wirkende verdünnte Gase, so erfüllt jedes einzelne Gas das dargebotene Gesamtvolumen V gleichmäßig und vollständig und übt denselben Druck aus, den es auch ausüben würde, wenn es allein in dem Volumen V anwesend wäre. Der jedem einzelnen Gas zukommende Druck heißt Partialdruck. Nennen wir die einzelnen Partikulardrucke p_1, p_2, p_3 usf. und den gesamten Gasdruck P, so sagt das Daltonsche Gesetz die Gleichung:

$$P = p_1 + p_2 + p_3\ \cdot\ \cdot\ \cdot$$

aus.

2. Betrachtung vom Standpunkt der Molekular- und Atomlehre. 2a) Prinzip von Avogadro und Ampère. Allgemeines Gasgesetz. Ideale Gase. Gaskonstante R. — Das gleichmäßige Verhalten der verdünnten Gase, welches sich unabhängig von der chemischen Natur der Gase in dem allgemein gültigen Boyle-Mariotte-Gay-Lussacschen Gesetz ausspricht, hat frühzeitig dahin geführt, den tieferen Grund hiefür in einer gleichartigen Konstitution, in einem gleichartigen inneren Aufbau der chemisch verschiedenen verdünnten Gase zu suchen. Man hatte schon bald nach dem Einsetzen der modernen Naturwissenschaft aus verschiedenen Eigenschaften der Materie, auf die hier nicht eingegangen werden kann (vgl. den Artikel „Materie"), erkannt, daß dieselbe nicht kontinuierlich sein kann, sondern aus diskreten, kleinen Teilchen, den Molekülen, aufgebaut sein muß. Die Erkenntnis von dem molekularen bezw. atomaren Aufbau der Materie ist heute eine der gesichertsten der ganzen exakten Naturwissenschaften, da die verschiedensten Gebiete, die Stöchiometrie, die Kolloidchemie, die kinetische Gastheorie, die Strahlungslehre, die Elektronik und Radioaktivität zu quantitativ übereinstimmenden, unabhängig voneinander gewonnenen Resultaten über den Aufbau der Materie geführt haben. Avogadro und Ampère sprachen nun unabhängig voneinander die Ansicht aus,

daß in gleichen Volumina der chemisch verschiedenen, verdünnten Gase bei gleichem Druck und gleicher Temperatur die gleiche Anzahl von Gasmolekülen enthalten seien. Dieses für die Chemie und die Physik in gleicher Weise wichtige Fundamentalprinzip führt den Namen des Avogadroschen Prinzips und hat sich in ausgezeichneter Weise bewährt.

Vom Standpunkt des Avogadroschen Prinzips ist nun eine rationelle, noch einfachere Behandlung der verschiedenen verdünnten Gase, unabhängig von ihrer chemischen Natur, möglich. Aus dem Avogadroschen Prinzip ergibt sich nämlich, daß es nicht praktisch sein wird, ganz beliebige Mengen (in Grammen gemessen) der verschiedenen Gase vergleichsweise zu betrachten, sondern nur solche Mengen, die bei gleichem Druck und gleicher Temperatur gleiche Volumina innehaben. Da in diesen Volumina die gleiche Zahl von Molekülen enthalten ist, wird der Vergleich des Verhaltens der verschiedenen Gase offenbar zu besonders einfachen Resultaten führen. Man ist nun übereingekommen, nur solche Mengen der verschiedenen Gase vergleichend zu betrachten, die bei beliebigem Druck P und beliebiger Temperatur t (^{0} Celsius) das gleiche Volumen einnehmen wie 32 g Sauerstoff (betreffs der Gründe für die Wahl gerade dieser Zahl vgl. die Artikel „Molekularlehre" und „Atomlehre"). Hierbei sind also P und t zwar noch beliebig, aber für alle Gase gleichmäßig zu wählen. Am zweckmäßigsten für Vergleichszwecke ist es, auch noch die Werte von P und t zu fixieren. Man wählt als Normaldruck P einen Gasdruck, der gleich dem Druck einer Quecksilbersäule von 0^0 C, 76 cm Höhe und 1 qcm Querschnitt unter 45^0 geographischer Breite am Meeresniveau ist. Dieser Druck heißt 1 Atmospäre und beträgt $1013250 \frac{\text{Dynen}}{\text{cm}^2}$ oder $1033{,}3 \frac{\text{g}}{\text{cm}^2}$. Als Normaltemperatur nimmt man die Temperatur des unter 1 Atmosphäre Druck schmelzenden Eises (0^0 C). Ein Gas, das Normaldruck und Normaltemperatur zeigt, befindet sich im Normalzustand. Die Menge eines jeden verdünnten Gases in Grammen, welche bei 0^0 C und 1 Atmosphäre Druck das gleiche Volumen, wie 32 g Sauerstoff im Normalzustand, einnimmt, die also nach dem Avogadroschen Prinzip die gleiche Anzahl Moleküle enthält wie diese Menge Sauerstoff, nennt man nach Ostwald ein Mol des betreffenden Stoffes. Läßt man bei der Molzahl das Zeichen g (Gramme) fort, so bedeutet die Zahl das relative Molekulargewicht. Denn aus Avogadros Prinzip ist ohne weiteres ersichtlich, daß die Mengen verschiedener Gase, die in gleichen Volumina bei gleichem Druck und gleicher Temperatur enthalten sind, sich wie die Gewichte der einzelnen Gasmoleküle verhalten müssen. Da man willkürlich dem Sauerstoff die Zahl 32 zuschreibt, erhält man nur relative Molekulargewichte. Die absoluten Molekulargewichte können dagegen aus der kinetischen Gastheorie, der Kolloidchemie, der Strahlungslehre, der Elektronik und Radioaktivität bestimmt werden.

Von dem Avogadroschen Prinzip aus können wir nun zu einem allgemeinen Gasgesetz kommen. Wenn wir bedenken, daß der Quotient $\frac{PV}{1+\alpha t}$ für ein Mol der verschiedensten verdünnten Gase im Normalzustand den gleichen Wert hat und wenn wir weiter bedenken, daß nach dem in 1b zusammengefaßten Boyle-Mariotte-Gay-Lussacschen Gesetz für eine konstante Menge verdünnten Gases der Quotient $\frac{PV}{1+\alpha t}$ konstant ist, so sehen wir ein, daß für 1 Mol der verschiedensten, verdünnten Gase der Quotient $\frac{PV}{1+\alpha t}$ unter allen möglichen Versuchsumständen einen und denselben Wert beibehält. Wir wollen diesen für 1 Mol gültigen Wert K nennen und schreiben:

$$\frac{PV}{1+\alpha t} = K.$$

Man sieht ohnes weiteres, daß für n Gasmole die Gleichung:

$$\frac{PV}{1+\alpha t} = nK$$

heißen müßte, da bei gleichem P und t n Gasmole den n-fachen Raum wie 1 Mol einnehmen.

Wir wollen nun noch eine Begriffserweiterung vornehmen, die wir schon vom rein empirischen Standpunkt hätten vornehmen können, die aber hier gleich weiter verwertet und genauer betrachtet werden kann. Wir können nämlich statt der Celsiusskala, die bekanntlich auf der Teilung des Temperaturintervalles zwischen Eis- und Siedepunkt des reinen Wassers bei 1 Atmosphäre in 100 gleiche Teile beruht, eine andere Temperaturskala, die sogenannte absolute Temperaturskala, einführen. Da nach dem Gay-Lussacschen Gesetz eine beliebige Gasmenge sich bei der Abkühlung um einen Celsiusgrad um den gleichen Bruchteil $\alpha = \frac{1}{273{,}09}$ ihres Volumens bei 0^0 C zusammenzieht, so würde sie bei $-273{,}09^0$ C das Volumen 0 einnehmen, wenn bis zu dieser Temperatur das Gay-Lussacsche Gesetz noch in Geltung bliebe.

Man nennt diesen aus dem Verhalten der Gase bei höheren Temperaturen extrapolierten Temperaturpunkt, dem wir weiter unten eine anschaulichere Bedeutung beilegen werden, den **absoluten Nullpunkt**. Zählt man die Temperaturen von diesem absoluten Nullpunkt aus, so erhält man die **absoluten Temperaturen**. Zur Ueberführung einer Celsiustemperatur in eine absolute bedient man sich also der Gleichung:

$$t + \frac{1}{\alpha} = t + 273{,}09 = T,$$

wo T die absolute Temperatur bedeutet. Diese absolute Temperatur können wir nun in die oben für 1 Gasmol entwickelte Gleichung einführen. Wir bekommen dann:

$$\frac{PV}{1+\alpha t} = K, \quad \frac{PV}{1 + \frac{t}{273{,}09}}$$

$$= \frac{273{,}09\,PV}{273{,}09 + t} = \frac{273{,}09\,PV}{T} = K$$

und endlich:

$$\frac{PV}{T} = \frac{K}{273{,}09} = R, \text{ bezw. } PV = RT.$$

In der Gleichung PV = RT bedeutet R eine neue Konstante, die für 1 Mol jedes beliebigen verdünnten Gases einen und denselben Wert hat. Sie wird **Gaskonstante** genannt, während die Gleichung PV = RT als **Gasgleichung** oder **allgemeines Gasgesetz** bezeichnet wird. Es ist klar, daß für n-Mole eines beliebigen verdünnten Gases die Gleichung PV = nRT gelten muß.

Die Gasgleichung, die das **Boyle-Mariotte**sche und das **Gay-Lussac**sche Gesetz vereint enthält, wird in der Physik und Chemie außerordentlich oft benutzt und stellt eine Fundamentalgleichung dieser Wissenschaft dar. Wir können sie direkt zur Definition eines außerordentlich wichtigen **Grenzbegriffes**, nämlich des der sogenannten **„idealen Gase“**, anwenden. Ein Gas, das die allgemeine Gasgleichung befolgt, heißt ein ideales Gas. Die realen Gase nähern sich den idealen Gasen um so mehr, je verdünnter sie sind; in um so exakterem Maße gilt dann für sie die Gasgleichung.

Zur genauen Bestimmung der Gaskonstanten R kann man am einfachsten folgendermaßen verfahren. Man bestimmt für solche Gase, welche dem idealen Gaszustand möglichst nahe sind, durch genaue Messungen das Gewicht von 1 l unter Normalbedingungen. Dividiert man dieses Gewicht noch durch das Gewicht eines Normalliters Sauerstoff, so nennt man die erhaltene Zahl die auf Sauerstoff bezogene **Gasdichte**. Nun weiß man durch Kombination von selbst nur ungefähren Gasdichtemessungen mit genauen analytisch-chemischen Messungen (vgl. den Artikel **„Atomlehre“** u. w. u.) die Molekulargewichte M der Gase sehr genau. Dividiert man nun M durch das genaue Gewicht eines Normalliters des betreffenden Gases, so hat man das Volumen von 1 Gasmol unter Normalbedingungen und somit auch $\frac{PV}{T} = R$. Es fanden z. B. **Regnault, Jolly, Leduc, Rayleigh, Morley** u. a. die Daten der folgenden Tabelle:

Gasart	Molekulargewicht	Gewicht von 1 l unter Normalbedingungen in Gr.	Volumen von 1 Mol unter Normalbedingungen in l.
Wasserstoff	2,016	0,08988	22,43
Sauerstoff	32,00	1,4291	22,39
Stickstoff	28,02	1,2507	22,40
Stickoxyd	30,01	1,34265	22,35
Kohlenoxyd	28,00	1,2507	22,44
Stickoxydul	44,02	1,9706	22,34
Methan	16,04	0,71464	22,44
Ammoniak	17,07	0,7621	22,39

Würden sich die einzelnen Gase vollkommen ideal verhalten, so müßten die Zahlen der letzten Kolumne völlig identisch sein. Als Mittel aus ihnen folgt der Wert von 22,412 l für das Volumen eines Mols eines idealen Gases unter Normalbedingungen. Aus dieser Zahl ergibt sich die Gaskonstante R, wenn man V in Litern, P in Atmosphären zählt, zu $\frac{22{,}412}{273{,}1} = 0{,}0821$, wenn man dagegen V in ccm und P in Dynen pro qcm rechnet, so ergibt sich R zu $0{,}8316 \cdot 10^8$ [siehe die Mitteilung der Maßeinheitenkommission der Bunsengesellschaft, Z. f. Elektrochem. **12**, 1 (1906) und die Beschlüsse des Ausschusses für Einheiten und Formelgrößen, Z. f. Elektrochem. **14**, 743 (1908)].

Bezüglich der Methoden zur Bestimmung von Gasdichten sei auf den Artikel **„Molekularlehre“** verwiesen.

2b) **Gay-Lussac-Humboldtsches Vereinigungsgesetz. Abnorme Gasdichte.** — Was die chemischen Reaktionen zwischen zwei oder mehreren verdünnten gleichtemperierten Gasen anbelangt, so ist von **Gay-Lussac** und **Humboldt** ein Gesetz gefunden worden, welches folgendermaßen lautet: Die unter gleichen Bedingungen gemessenen Volumina der reagierenden (verschwindenden und entstehenden) Gase stehen untereinander in solchen Verhältnissen, welche sich durch einfache (d. h. kleine) ganze Zahlen ausdrücken lassen. So entstehen aus 1 Volumen Wasserstoff und 1 Volumen Chlor 2 Volumina Chlorwasserstoff oder aus 1 Volumen Stickstoff

und 3 Volumina Wasserstoff 2 Volumina Ammoniak. Nach dem Avogadroschen Prinzip treten, um bei dem ersten Beispiel zu bleiben, wenn unter den herrschenden Versuchsbedingungen n-Moleküle in 1 Volumen vorhanden sind, n-Moleküle Wasserstoff und n-Moleküle Chlor zu 2 n-Molekülen Chlorwasserstoff zusammen. Da in jedem Chlorwasserstoffmolekül Chlor und Wasserstoff vorhanden sein muß, haben wir anzunehmen, daß jedes Wasserstoff- und Chlormolekül bei der Chlorwasserstoffbildung sich halbiert hat. Untersucht man nun irgendwelche gasförmigen Verbindungen, in denen Wasserstoff oder Chlor enthalten ist, bezüglich des Gay-Lussac-Humboldtschen Gesetzes, so ergibt sich aus den Volumverhältnissen unter Anwendung des Avogadroschen Prinzips niemals eine noch weitergehende Teilung des Wasserstoff- oder Chlormoleküls als die Halbierung. Die kleinste Menge eines Stoffes, die nun in dem Molekül irgendeiner Verbindung, an der er teilhat, vorkommt, nennt man ein Atom des betreffenden Stoffes. Das Wasserstoff- und das Chlormolekül besteht also aus je zwei Atomen. Das relative Atomgewicht des Wasserstoffs und Chlors ist dann gleich dem halben relativen Molekulargewicht. In ähnlicher Weise wie bei Wasserstoff oder Chlor (H_2, Cl_2) kann man bei allen anderen gasförmigen Verbindungen die Zusammensetzung des Moleküls aus Atomen feststellen. Das relative Atomgewicht in Grammen wird ein Grammatom genannt. Das absolute Atomgewicht wird nach denselben oben erwähnten Methoden bestimmt wie das absolute Molekulargewicht.

Das Sauerstoffmolekül besteht nun ebenso wie das H_2- oder Cl_2-Molekül aus zwei Atomen, das relative Atomgewicht von Sauerstoff beträgt also 16, wie durch Halbierung aus dem konventionell angenommenen Molekulargewicht 32 folgt. Durch genaue chemische Analysen kann man die Mengen der einzelnen Elemente, die sich mit 16 g Sauerstoff zu Verbindungen vereinigen, bei beliebigem Aggregatzustand genau feststellen und so nach den stöchiometrischen Grundgesetzen der einfachen und multiplen Proportionen (vgl. den Artikel „Atomlehre"), welche vom Standpunkt der Atomlehre in dem Zusammentreten von einem oder wenigen Atomen Sauerstoff mit nur einem oder wenigen Atomen eines anderen Elementes begründet sind, die relativen Atomgewichte der Elemente genau bestimmen. Diese Analysen lassen sich in einfacher Weise genauer durchführen als die komplizierten Dichtebestimmungen an Gasen. Da man aus mäßig genauen Bestimmungen der Menge (in Grammen) eines Gases, welche in 22,412 l unter Normalbedingungen vorhanden ist, und den stöchiometrisch genau bekannten relativen Atomgewichten entscheiden kann, welche ganze Zahl m von Atomen in einem Molekül des Gases enthalten ist, so kann man durch Multiplikation der genauen Atomgewichte mit m die genauen Molekulargewichte M erhalten, wie sie z. B. in obiger Tabelle benutzt wurden. Man sieht also, daß, wie bereits erwähnt, die Bestimmung von Gasdichten zur ungefähren Bestimmung der Molekulargewichte wichtig ist (betreffs genauer Molekulargewichtsbestimmungen einzig und allein aus sehr genauen Gasdichtemessungen siehe weiter unten, S. 576).

Vom Standpunkt der Molekular- und Atomlehre erscheint das Gay-Lussac-Humboldtsche Gesetz als notwendige Konsequenz, wenn man bedenkt, daß sich stets nur wenige Atome zu einem einfach gebauten Gasmolekül vereinigen und nach Avogadro die gleiche Molekülzahl im Normalliter bei den verschiedensten Gasen enthalten ist.

In einer Reihe von Fällen scheint das Gasgesetz auch bei Gasen, die im verdünnten Zustand vorliegen, völlig zu versagen. Es werden dann abnorme Gasdichten gefunden. Bestimmt man z. B. bei 1 Atmosphäre Druck und 0° C das Volumen von 1 Mol Ammoniak, so erhält man 22,39 l. Bildet man den Quotienten $\frac{PV}{T}$, so erhält man den richtigen Wert der Gaskonstanten R. Erhitzt man jedoch das 1 Mol Ammoniak von 1 Atmosphäre Druck, so wird man in ein Temperaturgebiet gelangen, wo der Quotient $\frac{PV}{T}$ nicht mehr konstant bleibt, sondern immer größer wird, bis schließlich nach Erreichung von über 1000° C gelegenen Temperaturen der Quotient $\frac{PV}{T}$ wieder einen konstanten Wert, nämlich 2 R, annimmt. In allen solchen Fällen liegen chemische Veränderungen der Gase, Dissoziation zusammengesetzter Moleküle in einfache ($2NH_3 \rightarrow N_2 + 3H_2$) bezw. die umgekehrten Vorgänge, Vereinigung von einfachen Molekülen zu komplizierteren, vor. Bezüglich der Behandlung solcher Fälle sei auf die Artikel „Chemisches Gleichgewicht" und „Dissoziation" (Thermische Dissoziation) verwiesen.

3. Betrachtung vom thermodynamischen Standpunkt. 3a) Molekularwärme der Gase. — Neue Seiten des Verhaltens der Gase kann man erkennen, wenn man die zwei Hauptsätze der mechanischen Wärmetheorie (Thermodynamik), den Satz von der Erhaltung der Energie und den von der Vermehrung der Entropie, auf Gase

anwendet. Der Satz von der Erhaltung der Energie ist zunächst wichtig für die spezifische Wärme der Gase. Führt man einem Gramm eines Gases bei der Temperatur T eine solche Wärmemenge (gemessen in Grammkalorien) zu, daß seine Temperatur um 1°, also auf $T+1$, sich erhöht, so nennt man diese Wärmemenge die spezifische Wärme des Gases. Die Erwärmung des Gases erfordert eine verschiedene Wärmemenge, je nachdem ob sie bei konstantem Volumen oder bei konstantem Druck, d. h. unter Ausdehnung vor sich geht. Man unterscheidet also eine spezifische Wärme bei konstantem Volumen c_V von einer spezifischen Wärme bei konstantem Druck c_P, welch letztere größer ist. Erwärmt man statt 1 g des Gases M Gramme (M Molekulargewicht), d. h. also 1 Mol, so nennt man die zuzuführenden Wärmemengen Molekularwärmen oder Molarwärmen C_V und C_P. Es ist klar, daß die Gleichungen gelten:

$$C_V = M.c_V \text{ und } C_P = Mc_P.$$

Die spezifischen Wärmen bezw. Molarwärmen der Gase variieren im allgemeinen mit der Temperatur. Es ist also nicht gleichgültig, wo in der Temperaturskala man die Erwärmung vornimmt. Wir betrachten daher vorläufig nur relativ kleine Temperaturgebiete, in denen C_V oder C_P mit genügender Annäherung als konstant betrachtet werden können.

Hat man 1 Mol eines stark verdünnten Gases z. B. in einem mit Hahn versehenen Metallgefäß I bei dem Volumen V_1 und der Temperatur T abgesperrt, so kann man es um 1° bei konstantem Volumen V_1 erwärmen, wenn man ihm und dem Metallgefäß I die Wärme $C_{V_1}+C_1$ zuführt. Hierbei ist C_{V_1} die Molarwärme des Gases beim Volumen V_1 und C_1, die Wärmemenge, die das Metallgefäß um 1° erwärmt, die sogenannte Wärmekapazität (spezifische Wärme mal Stoffmenge in Grammen) des Gefäßes. Sodann kann man das Gasmol bei konstanter Temperatur $T+1$ vom Volumen V_1 auf V_2 ausdehnen. Dies kann man etwa in der Weise durchführen, daß ein zweites evakuiertes mit Hahn versehenes Metallgefäß II, das sich ursprünglich auf der Temperatur T befindet, um 1° erwärmt wird, wozu die Wärme C_2 nötig ist, und mittels eines Verbindungsrohres mit Metallgefäß I verbunden wird. Oeffnet man die Hähne, so dehnt sich das Gas aus und erfüllt gleichmäßig I und II. Hierbei tritt, wie durch zahlreiche Experimente festgestellt wurde, keine Temperaturänderung des Gases ein, wenn dieses sich in sehr verdünntem Zustand befindet. Es geht bei diesem Prozeß also auch keine Wärme in das Gefäß von außen hinein oder von innen heraus. Der Energiegehalt des verdünnten Gases ändert sich also erfahrungsgemäß bei der Ausdehnung in den evakuierten Raum nicht, da außer der Wärme kein Austausch anderer Energiearten hierbei in Frage kommt. Der Satz von der Erhaltung der Energie besagt nun, daß der Energiegehalt eines Systems eindeutig mit seinem jeweiligen Zustand verknüpft ist, d. h. mit anderen Worten, daß die Energieänderung eines Systems bei Uebergang von einem Zustand 1 $(V_1, T+1)$ in einen Zustand 2 $(V_2, T+1)$ dieselbe ist, gleichgültig auf welchem Wege auch die Zustandsänderung vorgenommen wird. Wir kommen daher zunächst zu dem wichtigen Satz, daß der Energiegehalt eines verdünnten Gases bei einer beliebigen Temperatur T von seinem Volumen bezw. seinem Drucke unabhängig ist. Man kann nun von dem Gaszustand V_1, T zu dem Zustand V_2, $T+1$ auch noch auf folgende Art gelangen. Man verbindet das Gefäß I und II, die die Temperatur T haben, miteinander und läßt bei der Temperatur T die Ausdehnung von V_1 auf V_2 vor sich gehen, was mit keiner Energieänderung des Gases verknüpft ist; sodann erwärmt man Gefäß I und II mit dem Gasmol auf $T+1$, wozu die Wärmemenge $C_1+C_2+C_{V_2}$ nötig ist (C_{V_2} Molekularwärme des Gases bei dem Volumen V_2). Wenden wir auch hier den Satz von der Erhaltung der Energie an (Unabhängigkeit der Energieänderung vom Wege bei Uebergang vom gleichen Anfangszustand in den gleichen Endzustand), so erhalten wir:

$$C_1 + C_{V_1} + C_2 = C_1 + C_2 + C_{V_2}.$$

Hierbei stellt die linke Seite der Gleichung die Energieänderung des Systems auf dem ersten Wege, die rechte die auf dem zweiten Wege von Zustand 1 nach Zustand 2 dar. Aus der Gleichung folgt das bemerkenswerte Resultat, daß die Molarwärme C_V eines verdünnten Gases von seinem Volumen bezw. seinem Druck unabhängig ist ($C_{V_1} = C_{V_2}$). Dagegen ist C_V noch von der Temperatur und der Gasart abhängig.

Noch eine weitere wichtige Folgerung können wir für die Molarwärme aus dem ersten Hauptsatz der Thermodynamik ziehen, welche Konsequenz bereits der Entdecker des Energieprinzips, J. R. Mayer, abgeleitet hat. Wir erwärmen zunächst 1 verdünntes Gasmol (V_1, P, T) bei konstantem Druck P von T auf $T+1°$. Hierbei haben wir ihm die Molarwärme C_P zuzuführen, wobei sich V_1 in V_2 vergrößert. Von dem einschließenden Gefäß können wir hierbei abstrahieren, da die ihm zugeführten Wärmemengen bei allen derartigen Betrachtungen sich analog dem vorigen Fall schließlich

wegheben. Die dem Gasmole bei der Erwärmung zugeführte Energie C_P wird teilweise dazu verwendet, seine Wärmeenergie zu vermehren, teilweise aber auch dazu, um Arbeit zu leisten. Bei der Volumvergrößerung des Gases ist nämlich der Außendruck P, der auf dem Gase lastet, über ein gewisses Volumen zu überwinden. Wir können uns z. B. (siehe beistehende Figur) das Gasmol



Fig. 1.

in einem Metallzylinder eingeschlossen denken, indem ein Stempel reibungslos und gasdicht sich bewegen kann. Der Stempel sei mit einer Kolbenstange verbunden, welche bei D (Fig. 1) gasdicht und reibungslos hindurchgeführt wird. Der Raum CD sei evakuiert. Auf die Stange denken wir uns die Kraft P entgegen dem Gasdruck P ausgeübt. Die Volumvergrößerung ($V_2 — V_1$) bei der Erwärmung des Gases läßt sich aus dem Gay-Lussacschen Gesetz bezw. der Gasgleichung leicht berechnen. Es gelten die Gleichungen:

$$V_1 : V_2 = T : T + 1,\quad V_1 : V_2 - V_1 = T : 1,$$

$$V_2 - V_1 = \frac{V_1}{T}.$$

Die Arbeitsleistung A bei der Ausdehnung (Produkt aus überwundener Kraft mal Weg) ist nun bei dem angenommenen Querschnitt q des Zylinders und der vom Stempel zurückgelegten, angenommenen Wegstrecke l gegeben durch:

$$A = P . q . l = P\,(V_2 - V_1) = \frac{P . V_1}{T},$$

da die Kraft P (gemessen in Dynen) pro Quadratzentimeter zu überwinden ist. Die Arbeitsleistung A bei der Volumausdehnung $V_2 - V_1$ ist also, wie man zunächst sieht, gleich dem überwundenen Druck P pro Quadratzentimeter mal der Volumausdehnung in ccm. Sodann ist die Größe $A = \frac{PV_1}{T}$ für ein Gasmol gleich der Konstanten R, die hier den numerischen Wert ($0{,}8316 . 10^8$) annimmt, da wir im CGS-System messen. Wir erhalten also für die Arbeitsleistung eines verdünnten Gasmoles bei seiner Ausdehnung durch Erwärmung um 1° bei konstant gehaltenem Druck die Größe $R = 0{,}8316 . 10^8$ Erg, und zwar völlig unabhängig davon, bei welchem P, V und T die Erwärmung vor sich geht und welches die Gasart ist. Nennen wir den Teil der bei Erwärmung des Gasmols von T auf T + 1 bei konstantem Druck zugeführten Wärmemenge C_P (gemessen in Grammkalorien), der als Wärmeenergie in dem Gasmol verbleibt, x und die nach außen geleistete Arbeit A, so erhalten wir die Gleichung:

$$C_P = x + A = x + R.$$

Hier müssen wir, um rechts und links gleiches Maß zu haben, R im kalorischen Maß ausdrücken. Da 1 Grammkalorie gleich $4{,}19 . 10^7$ Erg ist, so erhalten wir für R im kalorischen Maße den Wert $\frac{0{,}8316 . 10^8}{4{,}19 . 10^7} =$ 1,985 [Maßeinheiten-Kommission der Bunsengesellschaft, Z. f. Elektrochem. **12**, 1 (1906), und Ausschuß für Einheiten und Formelgrößen, ib. **14**, 743 (1908)].

Die Größe x können wir nun sehr leicht ermitteln. Wir dehnen das Gasmol (Druck P, Temperatur T) von dem Volumen V_1 bei konstanter Temperatur T gerade bis zu dem Volumen V_2 aus, welches es bei der Temperatur T + 1 und dem Druck P einnehmen würde. Diese Ausdehnung denken wir uns nicht mit dem Apparat in vorstehender Figur, sondern so, wie früher bei Besprechung von C_V (S. 14) geschildert, mittels eines evakuierten Raumes durchgeführt. Hierbei tritt also keine Energieänderung des Gases ein. Sodann erwärmen wir das Gas bei konstantem Volumen V_2 von T auf T + 1, wobei wir ihm die Wärmemenge C_V zuführen müssen, welche die gesamte Energieänderung des Gasmoles beim Uebergang vom Zustand P, T, V_1 in den Zustand P, T + 1, V_2 darstellt. Da auch bei der früher geschilderten Erwärmung (Zufuhr von C_P) das Gasmol vom Zustand P, T, V_1 in den Zustand P, T + 1, V_2 gelangt, muß nach dem Prinzip von der Erhaltung der Energie (eindeutige Zuordnung des Energiegehaltes zu jedem Zustand) die Energieänderung des Gases in beiden Fällen die gleiche sein; es gilt somit $x = C_V$. Da die Arbeit A nach außen abgegeben wurde, also nicht mehr in dem Gase steckt, stellt x in der Tat die gesamte Energieänderung bei der Zufuhr von C_P dar. Setzen wir dies Resultat in die Gleichung für C_P (S. 16) ein, so wird:

$$C_P = C_V + R \text{ oder } C_P - C_V = R = 1{,}985.$$

Die Differenz der Molarwärmen eines verdünnten Gases bei konstantem Druck und konstantem Volumen ist gleich der kalorisch gemessenen Gaskonstanten. Dieses Resultat gilt unabhängig von der Gasart für jeden Wert von P, V und T.

Eine wichtige Rolle in der Physik der Gase, besonders bei den sogenannten adiabatischen Vorgängen, auf die wir hier nicht einzugehen brauchen, spielt auch der Quotient der beiden Molarwärmen $\frac{C_P}{C_V}$, der gewöhnlich mit dem Buchstaben $\varkappa$ be-

zeichnet wird. Bestimmt man die Größe $\frac{C_P}{C_V}$ mit Hilfe bestimmter experimenteller Methoden, die alle auf adiabatischen Vorgängen beruhen (Methode von Clément und Désormes, Kundtsche Staubfiguren, Quinckes akustische Methode, vgl. die Artikel „Thermochemie“ und „Kalorimetrie“), so hat man mit Hilfe der Gleichung $C_P - C_V = R$ auch die Einzelwerte der Molarwärmen. Es ergibt sich aus beiden Gleichungen:

$$C_V = \frac{R}{\varkappa - 1} \text{ und } C_P = \frac{\varkappa R}{\varkappa - 1}.$$

Wie bereits zu Anfang erwähnt, sind die Molarwärmen eines Gases von der Temperatur abhängig. Man unterscheidet deshalb zwischen der wahren und mittleren Molarwärme eines Gases, welche Unterscheidung in gleicher Weise, wie die folgenden Ausführungen, für die Molarwärmen bei konstantem Volumen und konstantem Druck gelten. Die wahre Molekularwärme C_W ist definiert durch die Gleichung:

$$C_W = \frac{dW}{dT},$$

wobei dW die kleine Wärmemenge ist, die dem Gasmol bei der Temperatur T zugeführt werden muß, um seine Temperatur auf T + dT zu erhöhen. Diese Definition ist mit den früher gegebenen Definitionen der Molarwärmen identisch, insofern, als die Werte von C_W innerhalb so kleiner Intervalle wie dT gleich 1° praktisch noch nicht variieren, sondern beträchtlich größere Temperaturintervalle dazu erforderlich sind. Erwärmt man nun 1 Gasmol vom absoluten Nullpunkt auf die Temperatur T, so ist hierzu die Wärmemenge:

$$W = \int_0^T C_W . dT$$

erforderlich, indem alle für die einzelnen Intervalle dT erforderlichen kleinen Wärmemengen dW zu summieren sind. Nennt man die Wärmemenge, welche in dem Temperaturgebiet 0 bis T im Mittel zur Erwärmung des Gasmoles um 1° nötig ist, die mittlere Molarwärme für dieses Intervall ($C_m^{(0,T)}$), so ist diese Größe definiert durch die Gleichung:

$$W = \int_0^T C_W . dT = C_m^{(0,T)} . T.$$

Die Größe $C_m^{(0,T)}$ variiert naturgemäß mit der Größe T, d. h. mit der Größe des Intervalles, für welches sie einen Mittelwert darstellt, außerdem natürlich mit der Gasart. Weiß man die Temperaturfunktion von C_W, so kann man auch $C_m^{(0,T)}$ leicht rechnerisch ermitteln. Gilt z. B. für C_W eine Gleichung nach steigenden Potenzen von T:

$$C_W = a + 2bT + 3cT^2 + \ldots,$$

wo a, b, c usf. konstante Größen sind, so gilt für $C_m^{(0,T)}$:

$$C_m^{(0,T)} = \frac{1}{T}\int_0^T C_W . dT = \frac{1}{T}\int_0^T (a + 2bT + 3cT^2 + \ldots) . dT$$
$$= a + bT + cT^3 + \ldots$$

Die Konstanten a, b, c .... variieren von Gasart zu Gasart. So erhalten z. B. Holborn und Henning die auf die Celsiusskala bezüglichen Gleichungen für die mittleren spezifischen Wärmen:

$$N_2 : c_P^{0,t} = 0{,}2350 + 0{,}000019\ t$$
$$CO_2 : c_P^{0,t} = 0{,}2010 + 0{,}0000742\ t - 0{,}000000018\ t^2.$$
$$H_2O : c_P^{100,t} = 0{,}4669 - 0{,}0000168\ t + 0{,}000000044\ t^2.$$

Auf die experimentelle Methodik zur Bestimmung der Molarwärmen kann hier nicht eingegangen werden (vgl. die Artikel „Thermochemie“ und „Kalorimetrie“). Wir wollen nur erwähnen, daß zur Bestimmung der wahren Molarwärme bei konstantem Druck C_P eine elektrische Strömungsmethode (Scheel und Heuse), zur Bestimmung der mittleren Molarwärme bei konstantem Druck $C_{m,P}^{(0,T)}$ ebenfalls eine Strömungsmethode dient, bei welcher die hocherhitzten Gase der gemessenen Temperatur T_1 beim Strömen durch eine Metallschlange, die sich in einem Kalorimeter der Temperatur T_2 befindet, eine gemessene Wärmemenge unter Abkühlung auf T_2 abgeben (Regnault, E. Wiedemann, Holborn und Austin, Holborn und Henning). Während Scheel und Heuse Molarwärmen bis —183° C maßen, stellten Holborn und Henning solche bis zu 1400° C fest. Die besonders exakten Untersuchungen von Scheel und Heuse, sowie von Holborn und Henning wurden in der Physikalisch-Technischen Reichsanstalt durchgeführt.

Die wahre Molekularwärme C_V eines Gases kann mit großer Genauigkeit direkt nur bei tiefen Temperaturen bestimmt werden, da bei diesen die Wärmekapazität des einschließenden Gefäßes mit der des Gases vergleichbar wird, während bei höheren Temperaturen die des Gefäßes jene des Gases sehr stark überwiegt. Eine elektrische Methode zur Bestimmung von C_V bei tiefen Temperaturen ist am Wasserstoff von Eucken ausgearbeitet worden. — Die

mittlere Molarwärme $C_{m,v}^{(0,T)}$ wird durch große Temperaturbereiche vermittels einer Explosionsmethode festgestellt (Bunsen, Berthelot und Vieille, Mallard und Le Chatelier, Langen). In neuester Zeit sind die Exaktheit und die Temperaturgrenzen (bis über 3000 abs.) der Explosionsmethode unter der Leitung von Nernst durch Pier und Bjerrum beträchtlich erweitert worden.

Einen Ueberblick über die Zahlenwerte und die Temperaturabhängigkeit der wahren Molarwärmen C_v (gemessen in Grammkalorien) bietet die folgende Tabelle, deren zweite Kolumne erst weiter unten erklärt werden soll:

Gas	Wert für starre Moleküle	C_v					
		0° C	100° C	200° C	500° C	1200° C	2000° C
A	2,978	2,98	2,98	2,98	2,98	3,0	3,0
J	2,978	—	—	—	—	3,0	3,0
N_2, O_2, HCl, CO	4,963	4,90	4,93	5,17	5,35	5,75	6,22
H_2	4,963	4,75	4,78	5,02	5,20	5,6	6,0
Cl_2	4,963	5,85	5,88	6,12	6,30	6,9	7,4
H_2O	5,955	5,93	5,97	6,45	6,95	8,6	12,1
CO_2, SO_2	5,955	6,80	7,43	8,53	9,43	11,1	11,5
NH_3	5,955	6,62	6,82	7,41	8,52	—	—
$(C_2H_5)_2O$	5,955	c. 32	32,6	41,6	—	—	—

3b) **Isotherme Arbeitsleistung bei der Expansion, isothermer Arbeitsaufwand bei der Kompression der Gase.** Jedes Gasvolumen stellt infolge seines Expansionsbestrebens eine Arbeitsquelle dar. Es kann mechanische Arbeit leisten. Die Berechnung der mechanischen Arbeit, die ein Gas bei der Ausdehnung von V_1 auf V_2 unter Konstanthaltung seiner Temperatur im günstigsten Falle zu leisten vermag, stellt eine theoretisch und praktisch wichtige Größe vor. Wir können sie leicht ermitteln, wenn wir uns wieder der Vorrichtung bedienen, die in der Figur 1 schematisch angedeutet ist. Wir stellen uns die ganze Vorrichtung in ein sehr großes Wärmereservoir der Temperatur T versenkt vor, das infolge seiner Größe bei Austausch der im folgenden vorkommenden Wärmemengen seine Temperatur nicht merklich ändern soll. Das Gas wird offenbar dann möglichst viel mechanische Arbeit bei der Expansion leisten, wenn die zu überwindende Kraft, die auf dem Stempelkolben lastet, möglichst groß ist. Eine größere Kraft als eine solche, die gleich dem Eigendruck der Gasmasse ist, vermag das Gas nicht zu überwinden. Wir kommen daher zu dem Schluß, daß die maximale Arbeit bei der Volumausdehnung des Gases dann von ihm geleistet wird, wenn es in jeder Phase der Ausdehnung eine seinem Eigendruck gerade gleiche, oder genauer gesagt, eine um eine verschwindend kleine Größe kleinere Kraft überwindet. Ist die zu überwindende Gegenkraft um endliche Größen kleiner, so wird eine kleinere mechanische Arbeit geleistet (der Kolben wird unter Auftreten von kinetischer Energie hinausgeschleudert, es tritt auch kinetische Energie der Gasmasse, die sich schließlich in Wärme verwandelt, auf); ist die Gegenkraft größer, so tritt umgekehrt Kompression des Gases ein, welcher Fall uns jetzt nicht interessiert. Ein Vorgang, bei dem in jeder Phase Kraft gleich Gegenkraft ist, der also über lauter Gleichgewichtszustände verläuft und nur unendlich langsam vor sich geht, gehört zur Klasse der reversiblen Vorgänge. Er stellt einen idealen Grenzfall dar. Die Quelle der von dem Gase bei der Volumausdehnung geleisteten Arbeit ist die Energie des Wärmereservoirs. Bei der Langsamkeit der Expansion bezw. der angenommenen guten Wärmeleitung des das Gas umschließenden Gefäßmaterials bleibt das Gas nämlich stets auf der Temperatur T. Da, wie wir früher sahen, der Energiegehalt eines verdünnten Gases bei konstanter Temperatur mit seinem Volumen sich nicht ändert, so ist es klar, daß das Gas bei der Arbeitsleistung eine äquivalente Wärmemenge dem Reservoir entnimmt, um seinen Energiegehalt konstant zu halten. Die Arbeitsleistung bei der isothermen (konstante Temperatur) und reversiblen Expansion des Gases ergibt sich nun leicht quantitativ, wenn man bedenkt, daß zwar der Gasdruck bei der Expansion variiert, diese Variation aber leicht aus dem Gasgesetz zu ermitteln ist. Nimmt das Volumen V um dV zu, so ist der Druck P über dV zu überwinden, wobei für den reversiblen Vorgang P stets der zu jedem V nach der Gasgleichung gehörende Druck ist. Die gesamte Arbeitsleistung A des Gases erhält man durch Summieren der in den einzelnen Etappen dV,

in die man sich die Volumausdehnung zerlegt denkt, geleisteten Arbeitsmengen. Es wird also unter Benutzung der Gasgleichung.

$$A = \int_{V_1}^{V_2} PdV = \int_{V_1}^{V_2} \frac{RT}{V} dV = RT \cdot \int_{V_1}^{V_2} \frac{dV}{V}$$
$$= RT \ln \frac{V_2}{V_1},$$

wenn wir die Expansion von 1 Gasmol betrachten.

An Stelle der Volumina V_1 und V_2 können wir auch die molaren Konzentrationen C_1 und C_2, d. h. die Anzahl der Gasmole in der Volumeneinheit, einführen, die den Volumina von 1 Mol umgekehrt proportional sind. Wir erhalten dann:

$$A = RT\ln \frac{C_1}{C_2}.$$

Der zweite Hauptsatz der Thermodynamik besagt nun, daß wir keinen isothermen Prozeß ersinnen können, durch welchen wir mehr mechanische Arbeit aus dem Gase gewinnen können, wenn es von dem Zustande (P_1, V_1, T) in den Zustand (P_2, V_2, T) übergeht, als bei dem oben beschriebenen. Der in den obigen Gleichungen angegebene Betrag stellt das Maximum der gewinnbaren Arbeitsleistung bei der beschriebenen isothermen Zustandsänderung des Gases dar. Komprimieren wir umgekehrt, das Gasmol vom Volumen V_2 auf V_1 isotherm, so ist die Arbeit, die in minimo aufzuwenden ist, gegeben durch $RT\ln \frac{V_2}{V_1}$. Durch eine kleinere Arbeit kann die Kompression nicht geleistet werden, wohl aber durch eine größere, wobei wieder kinetische Energie des Stempels und der Gasmasse auftritt. Die im vorstehenden entwickelte Formel für den Arbeitsaustausch bei einer isothermen und reversiblen Volumänderung eines verdünnten Gases stellt eine Fundamentalformel der physikalischen Chemie dar, die in gleicher Weise für die Vorgänge in verdünnten Gasen wie für die analogen in verdünnten Lösungen wichtig ist.

4. Betrachtung vom kinetischen Standpunkt. 4a) Kinetische Deutung der Gesetze von Boyle-Mariotte, Gay-Lussac und Dalton. Avogadros Prinzip. — Eine außerordentliche Vertiefung und eine große Anschaulichkeit gewinnen unsere Vorstellungen von dem Verhalten der Gase, wenn wir uns der kinetischen Gastheorie bedienen, die von Daniel Bernouilli begründet, von Joule und Krönig und insbesondere von Clausius, Maxwell und Boltzmann ausgearbeitet wurde. Wir können hier nur kurz auf einige wenige Punkte eingehen und müssen im übrigen auf den Artikel „Kinetische Theorie der Materie" verweisen.

Nach der kinetischen Gastheorie hat man sich vorzustellen, daß die Moleküle eines Gases nicht ruhen, sondern sich in lebhafter Bewegung befinden. Infolge der großen Verdünnung verschwindet einerseits der von den Molekülen tatsächlich ausgefüllte Raum neben dem Gasvolumen, andererseits üben die Moleküle außer bei Zusammenstößen keine Kräfte aufeinander aus. Jedes Molekül bewegt sich geradlinig im Raum fortschreitend so lange, bis es auf ein zweites Molekül oder auf eine Gefäßwand auftrifft. Bei dem Zusammenstoß wird es nach den Gesetzen des elastischen Stoßes aus seiner Bahn abgelenkt und bewegt sich dann wieder bis zum nächsten Zusammenstoß geradlinig weiter. Der Wärmeenergiegehalt des Gases stellt sich vom Standpunkt der kinetischen Gastheorie bei einatomigen Gasen als die kinetische Energie der fortschreitenden Molekülbewegung dar. Bei mehratomigen Gasen, auf die wir später zurückkommen, treten auch noch Rotationen der Moleküle und Schwingungen der Atome im Molekül auf, die ebenfalls zum Wärmegehalt des Gases beitragen. Das Expansionsbestreben des Gases erklärt sich durch die Molekülbewegung ohne weiteres, der Druck des Gases auf die Gefäßwände ist durch die Stöße der Gasmoleküle gegen die Wandungen gedeutet.

Wir wollen uns nun kurz, wenn auch nicht in sehr exakter Weise, das Boyle-Mariottesche, das Gay-Lussacsche und Daltonsche Gesetz sowie das Prinzip von Avogadro vom kinetischen Standpunkt aus ableiten. Denken wir uns ein würfelförmiges Gefäß von 1 ccm Inhalt mit einem Gas gefüllt bei der Temperatur T und dem Druck P. Die Zahl der Moleküle im ccm sei N. Die Geschwindigkeit, mit der sich die Moleküle unter diesen Umständen bewegen, sei u. Die Geschwindigkeiten der einzelnen Moleküle werden zwar verschieden sein Maxwellsches Verteilungsgesetz), wir können aber für unsere Zwecke mit einer einzigen Geschwindigkeit u rechnen. Ebenso können wir vereinfachend von den Zusammenstößen der Moleküle untereinander absehen und nur die Zusammenstöße der Moleküle mit den Gefäßwandungen betrachten. Wir denken uns der Einfachheit halber, daß die Moleküle sich nur in drei Richtungen, senkrecht gegen je ein Flächenpaar des Würfels, bewegen. Bei der Reflexion eines Moleküls an der Würfelwandung sollen die Gesetze des elastischen Stoßes befolgt werden. Das mit der Geschwindigkeit u senkrecht aufprallende Molekül fliegt also mit der gleichgroßen, aber entgegengesetzt gerichteten Geschwin-

digkeit u zurück. Die Aenderung seiner Bewegungsgröße ist 2mu, wenn m die Masse eines Moleküls ist. Treffen Z Moleküle pro Sekunde auf eine Würfelfläche auf, so ist die Aenderung der Bewegungsgröße bei allen 2muZ. Ebenso groß muß nach den Gesetzen der Mechanik das Produkt aus der von den Molekülen auf die eine Würfelfläche ausgeübten konstanten Kraft mal der Zeiteinheit sein. Wir erhalten somit:

$$P.1 = 2mu.Z.$$

Die Zahl Z ist nun leicht zu ermitteln. Sind unter den Versuchsumständen N Moleküle im Kubikzentimeter, so bewegen sich $\frac{N}{3}$ zwischen den beiden Flächen eines Flächenpaares senkrecht hin und her. Jedesmal, wenn ein Molekül die Strecke 2 cm zurückgelegt hat, stößt es wieder auf den gleichen Quadratzentimeter der Wandung. Da ein Gasmolekül pro Sekunde u cm zurücklegt, stößt jedes unter den $\frac{N}{3}$ Molekülen befindliche Gasmolekül $\frac{u}{2}$ mal auf den Quadratzentimeter auf und somit ist die Zahl $Z = \frac{N}{3} \cdot \frac{u}{2} = \frac{Nu}{6}$. Wir erhalten daher weiter für den Gasdruck:

$$P = \frac{1}{3} Nmu^2.$$

Haben wir ein Gasmol zunächst im Zustand (V_1, P_1, T) und expandieren isotherm (V_2, P_2, T), so wird gelten:

$$P_1 = \frac{1}{3} N_1 m u_1^2 \quad \text{und} \quad P_2 = \frac{1}{3} N_2 m u_2^2.$$

Da die Zahlen der Gasmoleküle im Kubikzentimeter sich aber umgekehrt wie die zugehörigen Volumina verhalten müssen, gilt weiter:

$$\frac{N_1}{N_2} = \frac{V_2}{V_1}.$$

Dividieren wir die beiden Gasdrucke P_1 und P_2, so wird:

$$\frac{P_1}{P_2} = \frac{N_1}{N_2} \frac{u_1^2}{u_2^2} = \frac{V_2}{V_1} \frac{u_1^2}{u_2^2} \quad \text{oder} \quad \frac{P_1 V_1}{P_2 V_2} = \frac{u_1^2}{u_2^2}.$$

Da nach dem Boyle-Mariotteschen Gesetz $P_1V_1 = P_2V_2$ ist, müssen wir annehmen, daß u_1 gleich u_2 ist, daß also die Geschwindigkeit der Moleküle eines Gases nicht von seinem Druck bezw. seinem Volumen abhängt. Unter dieser Annahme folgt das Boyle-Mariottesche Gesetz aus der kinetischen Gastheorie.

Wohl aber variiert u mit der Gastemperatur. Vergleichen wir nämlich die kinetische Gleichung für P mit der Gasgleichung, so erkennen wir dies leicht. Für die molare Konzentration C des Gases (n Mole in V ccm), bei welcher N Moleküle im Kubikzentimeter enthalten sind, nimmt die Gasgleichung die Gestalt:

$$PV = nRT, \; P = \frac{n}{V} RT, \; P = CRT$$

an. Multipliziert man C mit dem Molekulargewicht M, so erhält man den Ausdruck Nm. Es wird also die Gasgleichung zu:

$$P = N.m.\frac{RT}{M}.$$

Vergleicht man dies mit der kinetischen Gleichung, nach welcher der Gasdruck gleich $\frac{1}{3} Nmu^2$ ist, so erkennt man, daß man zur Erzielung von Uebereinstimmung:

$$u^2 = \frac{3RT}{M}$$

zu setzen hat. Unter dieser Voraussetzung ergibt dann auch die kinetische Gastheorie eine Proportionalität zwischen Gasdruck und Temperatur bei sonst gleichbleibenden Versuchsumständen, d. h. also das Gay-Lussacsche Gesetz. Gleichzeitig sehen wir aus der letzten Gleichung, daß für jede Gasart durch die Temperatur der Wert von u unabhängig vom Druck festgelegt ist, da R und M Konstanten des Gases sind. Die Geschwindigkeit u der fortschreitenden Molekülbewegung ergibt sich leicht aus der Druckgleichung zu:

$$u = \sqrt{\frac{3P}{Nm}} = \sqrt{\frac{3P}{d}},$$

wo d = Nm die Gasdichte ist. Bei 0°C hat u für O_2 den Wert 461 m/sec, für N_2 492 m/sec, für H_2 1839 m/sec.

Wenn wir ein gleichmäßiges Gemisch mehrerer chemisch indifferenter verdünnter Gase haben, das sich in einem abgeschlossenen Gefäß auf der überall gleichmäßigen Temperatur T befindet, so stellt das Gasgemisch ein im Gleichgewicht befindliches System dar. Es ist hierbei erstens ein Wärmegleichgewicht und zweitens auch nach den Vorstellungen der kinetischen Gastheorie ein mechanisches Gleichgewicht vorhanden, indem die einzelnen Moleküle zusammenstoßen und ihre Energien austauschen. Wie Maxwell in strenger Weise unter Berücksichtigung der verschiedenen Molekülgeschwindigkeiten gezeigt hat, kann nach den Gesetzen der Mechanik hierbei nur Gleichgewicht bestehen, wenn die mittlere kinetische Energie aller Moleküle die gleiche ist. Nennen wir die Massen und die mittleren Quadrate der Geschwindigkeiten (nicht die Quadrate der mittleren Geschwindigkeiten) der Mole-

küle der verschiedenen Gasarten m_1, m_2 usf. bezw. $\overline{u_1^2}$, $\overline{u_2^2}$ usf., so gilt:

$$\frac{m_1\overline{u_1^2}}{2} = \frac{m_2\overline{u_2^2}}{2} = \dots$$

Da das mittlere Quadrat der Geschwindigkeiten ebenso wie die früher angenommene einzige Geschwindigkeit, bei jeder Gasart nur von der Temperatur abhängig ist, gelten diese Gleichungen auch, wenn die Gase voneinander getrennt sind, sich jedoch auf gleicher Temperatur, aber unter beliebigen Drucken befinden. Wir gewinnen so eine sehr anschauliche Deutung der Temperatur der Gase. Durch die Temperatur ist die mittlere kinetische Energie der fortschreitenden Molekülbewegung E unabhängig von der Gasart und Gasmenge sowie von P und V eindeutig festgelegt und umgekehrt. Die Größe $\frac{m\overline{u^2}}{2}$ ist also ein Maß für die Gastemperatur, und zwar sind beide Größen einander proportional. Legt man nämlich die strengere Theorie zugrunde, die die verschiedenen Geschwindigkeiten der einzelnen Gasmoleküle berücksichtigt, so kommt man zu einer der früheren Druckformel ganz analogen:

$$P = \frac{1}{3} Nm\overline{u^2} = Nm . \frac{RT}{M},$$

wo an Stelle des Quadrates der einzigen früher angenommenen Geschwindigkeit jetzt das mittlere Geschwindigkeitsquadrat steht. Setzt man nun in den Ausdruck für E den Wert von u^2 aus der letzten Formel ein, so wird

$$E = \frac{m\overline{u^2}}{2} = \frac{3\,Rm}{2M} . T = \text{konst. } T.$$

Beim absoluten Nullpunkt ($T = 0$) ist E gleich Null, die fortschreitende Molekülbewegung hört daselbst gänzlich auf.

Da E bei gegebenem T unabhängig von der Gasart sein muß, folgt, daß auch $\frac{m}{M}$ für alle Gase denselben Wert hat. Der reziproke Quotient von $\frac{m}{M}$ stellt die Zahl der Moleküle dar, die in 1 Gasmol enthalten sind, und heißt Loschmidtsche Zahl. Ihr genauester Wert ergibt sich aus der Strahlungstheorie zu $6{,}175 . 10^{23}$. Da definitionsgemäß je ein Mol der verschiedensten Gase bei gleichem Druck und gleicher Temperatur das gleiche Volumen einnimmt und in jedem Mol, wie eben gezeigt, die gleiche Zahl von Molekülen enthalten ist, so ergibt sich hieraus auch das Avogadrosche Prinzip, nach welchem in gleichen Volumina der verschiedensten Gase bei gleichem Druck und gleicher Temperatur die gleiche Anzahl von Gasmolekülen enthalten ist.

Auch das Daltonsche Gesetz folgt leicht aus unseren Annahmen. Hat man eine Mischung verschiedener Gase und sind im Kubikzentimeter insgesamt N Moleküle enthalten und zwar N_1 der ersten, N_2 der zweiten Art usw., so gilt zunächst:

$$N = N_1 + N_2 + \dots$$

Den Gesamtdruck können wir leicht kinetisch ausdrücken, wenn wir bedenken, daß man bei gegebener Temperatur für jedes Gas statt $P = \frac{1}{3} Nm\overline{u^2}$ auch schreiben kann $P = \frac{2}{3} NE$, wo E die mittlere kinetische Energie der fortschreitenden Molekülbewegung bei der Temperatur T ist. Für den Gesamtdruck erhalten wir somit:

$$P = \frac{2}{3} N.E = \frac{2}{3} N_1E + \frac{2}{3} N_2E + \dots\dots$$
$$= p_1 + p_2 + \dots,$$

was das Daltonsche Gesetz darstellt.

Betreffs der weiteren Eigenschaften der Gase (innere Reibung, Wärmeleitung, Diffusion), die sich nach Einführung des Begriffs der freien Weglänge (Weg des Moleküls zwischen zwei Zusammenstößen) behandeln lassen, sei auf den Artikel „Kinetische Theorie der Materie" hingewiesen. Wir wollen hier nur noch die spezifischen Wärmen der Gase vom kinetischen Standpunkt betrachten.

4b) Kinetische Deutung der Molekularwärmen. Wir müssen hier die Betrachtung gesondert durchführen, je nachdem, ob die Gasmoleküle ein-, zwei- dreioder mehratomig sind. Bei einem einatomigen Gasmolekül tritt nur fortschreitende Molekülbewegung auf. Der gesamte Wärmegehalt W eines einatomigen Gasmols wird sich als die Summe der kinetischen Energien aller seiner Moleküle darstellen und somit gegeben sein durch den Ausdruck:

$$W = \frac{1}{2} m\overline{u^2} . NV,$$

wo N die Zahl der Moleküle in der Volumeinheit und V das Gesamtvolumen des Gases ist. Führen wir hier den kinetischen Ausdruck für den Gasdruck $\left(P = \frac{1}{3} Nm\overline{u^2}\right)$ sowie die Gasgleichung ein, so erhalten wir:

$$W = \frac{3}{2} P . V = \frac{3}{2} R.T.$$

Hieraus ergibt sich die Molekularwärme des einatomigen Gases durch Differentiation zu:

$$C_V = \frac{dW}{dT} = \frac{3}{2} R.$$

Bedenken wir, daß R im kalorischen Maße nahe 2 ist, so bekommen wir für C_V den Wert nahe 3 cal. In der Tat wurde, wie ein Blick auf die Tabelle (S. 569) lehrt, für die Molekularwärme = Atomwärme des einatomigen Argons von Pier, sowie des Jodatoms von Bjerrum durch ein Temperaturgebiet von 0—2350° C bezw. von 1200 bis 3000° C dieser Wert 3 cal gefunden.

Bevor wir uns den mehratomigen Gasen zuwenden, haben wir noch einen grundlegenden Begriff, den des Freiheitsgrades, zu erörtern. Der Bewegungszustand eines einatomigen Moleküls ist völlig beschrieben, wenn man die momentanen Werte seiner drei Geschwindigkeitskomponenten nach den drei Achsen eines senkrechten Koordinatensystems angibt. Man sagt dann nach Maxwell, daß einem einatomigen Gasmolekül eine dreifache Freiheit der Beweglichkeit oder drei Freiheitsgrade zukommen.

Ueberhaupt schreibt man einem Gasmolekül (den ein- und mehratomigen) so viele Freiheitsgrade zu, als die Anzahl der Variabeln beträgt, die zur völligen Beschreibung seines Bewegungszustandes nötig sind. Nun haben Maxwell und Boltzmann einen Fundamentalsatz der statistischen Mechanik der Gase abgeleitet, nach welchem bei einem im Wärmegleichgewicht befindlichen Gase auf jeden Freiheitsgrad dieselbe Energiemenge kommt, da kein Freiheitsgrad etwas vor den anderen voraushat. Die gleichmäßige Verteilung der Energie auf die verschiedenen Freiheitsgrade wird durch die zahlreichen Zusammenstöße der Moleküle herbeigeführt. Voraussetzung für die Ableitung des Maxwell-Boltzmannschen Satzes ist, daß jeder Freiheitsgrad des Gases die Energie **kontinuierlich** aufzunehmen imstande ist. Wir können demnach sagen, daß ein einatomiges Gas pro Freiheitsgrad und Mol die kinetische Energie (= Wärmeenergie) $\frac{R}{2}$ T besitzt bezw. bei Erwärmung um 1° $\frac{R}{2}$ cal pro Freiheitsgrad und Mol aufnimmt. Es trägt also jeder Freiheitsgrad sozusagen $\frac{R}{2}$ cal. zur Molekularwärme C_V bei.

Bei zweiatomigen Gasmolekülen, wie z. B. H_2, N_2, O_2 usf., können wir uns die Moleküle aus zwei starr miteinander verbundenen Atomen bestehend denken. Es treten hier außer den drei Freiheitsgraden der fortschreitenden Molekülbewegung noch weitere zwei Freiheitsgrade für die Rotation der Moleküle um zwei Achsen auf. Die zwei Rotationsachsen stehen aufeinander senkrecht und befinden sich in einer Ebene, die senkrecht auf der starren Verbindungslinie der Atome steht. Die' Rotation der Moleküle trägt natürlich ebenfalls zu dem Wärmegehalt des Gases bei. In der Tat finden wir den in der ersten Kolumne der Tabelle (S. 569) für 5 Freiheitsgrade berechneten Wert von $C_V \left(= 5 . \frac{R}{2} \text{cal}\right)$ in dem Temperaturgebiet von 0 bis 500° C bei N_2, O_2, HCl, CO u. H_2 experimentell ungefähr bestätigt. Für tiefe Temperaturen dagegen, wo die Verhältnisse für Wasserstoff auf Veranlassung von Nernst durch Eucken untersucht wurden, zeigt die Molekularwärme C_V den in der beistehenden Kurve verzeichneten Verlauf (Fig. 2). Sie

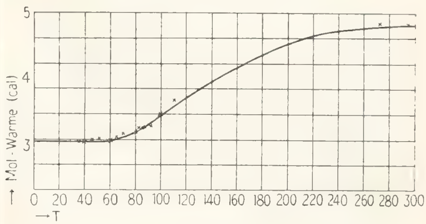


Fig. 2.

sinkt von 4,84 cal bei 273,1° abs. auf 2,98 cal bei 35° abs., d. h. die Molekularwärme des zweiatomigen H_2 wird gleich der des einatomigen Argons. Man wird leicht zu der Deutung kommen, daß bei Erniedrigung der Temperatur die Rotation der Moleküle verloren geht und nur die fortschreitende Molekülbewegung übrig bleibt. Ein derartiges Verhalten, eine allmähliche Veränderung von C_V mit der Temperatur, ist auf Grund der klassischen kinetischen Gastheorie nicht zu erklären. Nach ihr können wohl neue Freiheitsgrade plötzlich auftreten oder Freiheitsgrade plötzlich verschwinden, doch muß sich hierbei die Molekularwärme C_V sprungweise um den Betrag $\frac{R}{2}$ cal für jeden auftretenden oder verschwindenden Freiheitsgrad ändern. Das allmähliche Anwachsen von C_V mit der Temperatur durch allmähliches Auftreten von Rotation erklärt dagegen die Plancksche Quantentheorie, die Nernst auf die Rotation der Gasmoleküle angewendet hat. Nach der Quantentheorie hat man anzunehmen, daß die rotierenden Moleküle wohl alle möglichen Energiebeträge der fortschreitenden Molekülbewegung kontinuierlich aufzunehmen vermögen, dagegen aber nicht alle möglichen Beträge von Rotationsenergie untereinander beim Zusammenstoß kontinuierlich austauschen können; der Aus-

tausch der Rotationsenergie erfolgt vielmehr nur in ganz bestimmten Quanten. Die Größe eines solchen Quantums an Rotationsenergie ist durch die mittlere Rotationszahl ν (Umdrehungszahl pro Sekunde) der Moleküle festgelegt und zwar ihr proportional. Aus der Quantentheorie läßt sich der Verlauf von C_V bei dem bisher allein genau untersuchten Wasserstoff quantitativ wiedergeben. Die Formeln der Quantentheorie ergeben beim Aufsteigen vom absoluten Nullpunkt ($T = 0$) ab bis zu einer mit der Gasart variierenden, aber bei allen zweiatomigen Gasen relativ tief liegenden Temperatur ein Anwachsen des Beitrages der beiden Rotationsfreiheitsgrade zu C_V von 0 bis zu einem Wert, der praktisch gleich R ist. Dieser Wert wird bei allen zweiatomigen Gasen schon unterhalb der Zimmertemperatur erreicht und bleibt von da ab konstant gleich R. Wir haben uns also bei sämtlichen zweiatomigen Gasen zu denken, daß sie bei Erwärmung vom absoluten Nullpunkt aufwärts zunächst nur fortschreitende Molekülbewegung besitzen und daß erst allmählich die Rotation hinzukommt, die zuerst beschleunigt, dann konstant wächst. Aus den Formeln der Quantentheorie für den Beitrag der Rotationsenergie zu C_V ergibt sich natürlich durch Integration von $T = 0$ bis zu einer beliebigen Temperatur T die Energiemenge, welche die Rotationsenergie zu dem Wärmegehalt des Gases bei T beisteuert.

Wie wir aus Tabelle (S. 569) sehen, bleibt aber C_V für die zweiatomigen Gase auch nach Erreichung der konstant wachsenden Molekülrotation nur innerhalb eines nicht allzu großen Temperaturintervalles konstant, mit steigender Temperatur wächst es vielmehr wieder allmählich. Dies kommt daher, daß sich zu der fortschreitenden Molekülbewegung und der Rotation der Moleküle auch eine Schwingung der Atome im Molekül längs der Atomverbindungslinie gesellt, d. h. daß das Molekül nicht mehr länger starr bleibt. Auch das durch die Atomschwingungen verursachte allmähliche Steigen von C_V vermag die klassische kinetische Gastheorie nicht zu erklären. Nach ihr müßte die Atomschwingung den Betrag $\frac{2 . R}{2}$ cal. zu C_V beitragen, da die längs der Verbindungslinie der Atome vor sich gehende Schwingung zwei Freiheitsgrade (einen für die kinetische und einen für die potentielle Schwingungsenergie) besitzt. Nach der klassischen kinetischen Theorie müßte der Beitrag R zur Molekularwärme C_V plötzlich mit Auftreten der Atomschwingung einsetzen und durch das ganze Temperaturgebiet konstant bleiben. Nach der Quantentheorie dagegen kann ein solches aus dem kontinuierlichen Energieaustausch der schwingenden Atome bei Molekülzusammenstößen folgendes Verhalten durchaus nicht vorhanden sein, es folgt vielmehr aus dem quantenhaften Energieaustausch der schwingenden Atome ein kontinuierlicher Anstieg von C_V mit der Temperatur. Die Quanten an Schwingungsenergie sind hierbei der Eigenschwingungszahl ν (Zahl der Atomschwingungen pro Sekunde), welche für beide Atome gleich ist, proportional. Der Beitrag der Atomschwingungen zu C_V ist nach der Quantentheorie durch die Formel:

$$\frac{R\, e^{\frac{\beta\nu}{T}} \left(\frac{\beta\nu}{T}\right)^2}{\left(e^{\frac{\beta\nu}{T}} - 1\right)^2}$$

gegeben, wo ν die Eigenschwingungszahl der Atome und β eine universelle, aus der Strahlungstheorie folgende Konstante von dem Wert $4{,}865 . 10^{-11}$ ist. — Die obige Formel liefert für $T = 0$ den Wert 0, für $T = \infty$ den Wert R. Nach der Quantentheorie steigt also der Beitrag der Atomschwingungen zu C_V beim Aufstieg vom absoluten Nullpunkt von 0 allmählich bis zum maximalen Wert R an. Jedoch nimmt dieser Beitrag der Atomschwingungen bei den stabilen zweiatomigen Gasen (N_2, O_2, H_2, HCl, CO) erst bei hohen Temperaturen merkliche Beträge an und erreicht analog den Verhältnissen bei der Rotation schon bei endlichen Temperaturen praktisch einen R fast völlig gleichen Wert. Für solche Werte von T, bei welchen die Rotation der Moleküle schon den konstanten Beitrag $2\frac{R}{2}$ liefert, ist die gesamte Molekularwärme C_V (fortschreitende Molekülbewegung, Rotation und Atomschwingung) gegeben durch:

$$C_V = \frac{3}{2} R + \frac{2}{2} R + \frac{R . e^{\frac{\beta\nu}{T}} \left(\frac{\beta\nu}{T}\right)^2}{\left(e^{\frac{\beta\nu}{T}} - 1\right)^2} \text{ cal.}$$

Auch hier bekommt man natürlich durch die Integration der Formeln für den Beitrag der Atomschwingungen zu C_V von 0 bis T wieder die Energiemenge, welche die Atomschwingungen zu dem Wärmegehalt des Gases bei der Temperatur T beisteuern.

Mit Erwärmung vom absoluten Nullpunkt aufwärts setzt also, wie wir zusammenfassen wollen, zunächst die fortschreitende Molekülbewegung, dann die Rotation und endlich auch die Atomschwingung ein. Während für die fortschreitende Molekülbewegung der Energieaustausch ein kontinuierlicher ist, ist er für die Rotation der Moleküle und die Schwingungen der Atome in ihnen ein quantenhafter.

Besonders hervorgehoben zu werden verdient die Tatsache, daß man nicht allein etwa aus dem Temperaturverlauf von C_V die Zahl ν nach obiger Formel bestimmen und durch sie gut eine Kurve für C_V wiedergeben kann, sondern daß man ν auch direkt bei verschiedenen Gasen optisch bestimmen kann und mit gerade diesen optischen ν-Werten, wie Bjerrum gezeigt hat, den Temperaturverlauf von C_V gut darstellen kann. Sind nämlich die beiden schwingenden Atome entgegengesetzt elektrisch geladen, so müssen sie Strahlung der Schwingungszahl ν, die gleich ihrer Eigenschwingungszahl ist, absorbieren. Man kann also durch Bestimmung der im Ultraroten liegenden Absorptionsstreifen ν feststellen.

Daß bei Gasen, wie Cl_2, Br_2, J_2 usf. (siehe auch die Tabelle S. 569) schon bei relativ tiefen Temperaturen ein starkes Anwachsen von C_V einsetzt, beruht darauf, daß die Festigkeit der leicht dissoziierenden Halogenmoleküle keine große ist und diese daher schon frühzeitig merklich zu schwingen beginnen.

Bei drei- und mehratomigen Gasen setzt sich die Molekularwärme C_V ebenfalls aus den Beiträgen der fortschreitenden Molekülbewegung, der Rotation der Moleküle und der Atomschwingungen zusammen. Nur können hier Rotationen um drei zueinander senkrechte Rotationsachsen und entsprechend der höheren Atomzahl eine größere Zahl von Atomschwingungen im Molekül auftreten. Die theoretische Behandlung ist hier die analoge wie bei den zweiatomigen Gasen und führt auch hier nach den Untersuchungen Bjerrums zur Uebereinstimmung mit dem Experiment (H_2O, CO_2).

II. Gase bei tiefen Temperaturen und hohen Drucken (reale Gase im verdichteten Zustand).

1. van der Waalssche Gleichung. Ausdehnungs- und Druckkoeffizient. Wenn die Gase im verdichteten Zustande sich befinden, so gehorchen sie, wie erwähnt, den idealen Gasgesetzen nicht mehr. Es treten dann andere Zustandsgleichungen an die Stelle der allgemeinen Gasgleichung. Die wichtigste Zustandsgleichung, die durch ein großes Zustandsgebiet gültig ist, ist die von van der Waals aufgestellte, auf 1 Mol bezogene Gleichung:

$$\left(P + \frac{a}{V^2}\right)(V - b) = RT.$$

In ihr sind a und b charakteristische, dem betreffenden Gas eigentümliche Konstanten. Die Zusatzglieder $\frac{a}{V^2}$ und b tragen den Umständen Rechnung, daß die Gasmoleküle im verdichteten Zustand anziehende Kräfte aufeinander ausüben und daß der von den Molekülen tatsächlich innegehabte Raum nicht mehr neben dem Gasvolumen zu vernachlässigen ist. Betreffs der Ableitung der Gleichung und ihrer experimentellen Prüfung, sowie alles sonstigen auf verdichtete Gase Bezüglichen müssen wir auf die Artikel „Kinetische Theorie der Materie“ und „Aggregatzustände“ verweisen. Hier wollen wir nur beachten, daß für große Verdünnung (großes V) die van der Waalssche Gleichung in die Gasgleichung PV = RT übergeht.

Im folgenden sei noch eine Tabelle Regnaults gegeben, in welcher der mittlere thermische Druckkoeffizient α_P zwischen 0^0 und 100^0 C in der Gegend von 760 mm Hg und der mittlere thermische Ausdehnungskoeffizient α_V zwischen 0 und 100^0 C bei 760 mm Hg für einige Gase verzeichnet ist.

Untersuchtes Gas	Thermischer Druckkoeffizient (V = Konst.) α_P	Koeffizient der Wärmeausdehnung (P = Konst.) α_V
Stickstoff	0,003 668 2	—
Wasserstoff	3 667 8	0,003 661 3
Kohlenoxyd	3 666 7	3 668 8
Kohlensäure	3 689 6	3 709 9
Cyan	3 682 1	3 876 7
Stickstoffoxydul	3 676 3	3 719 5
Schweflige Säure	3 669 6	3 902 8
Chlorwasserstoff	3 681 2	—
Luft	3 665 3	3 670 6

2. Reduktion auf den idealen Gaszustand zwecks genauer Molekular- und Atomgewichtsbestimmungen. Die van der Waalssche Gleichung kann nun dazu dienen, verdünnte Gase, die noch kleine Abweichungen vom Idealzustande aufweisen, auf diesen exakt zu reduzieren, wodurch, wie D. Berthelot zeigte, sehr genaue Molekulargewichte bezw. bei bekannter Atomzahl im Molekül sehr genaue Atomgewichte zu erhalten sind. Die van der Waalssche Gleichung kann man für n Mole auch schreiben:

$$P\left(1 + \frac{a}{V^2P}\right)V\left(1 - \frac{b}{V}\right) = nRT.$$

Beachtet man, daß die Glieder $\frac{a}{V^2P}$ und $\frac{b}{V}$ klein gegen 1 sind, so daß man ohne merklichen Fehler in sie die Gasgleichung einführen kann, so wird:

$$PV = \frac{n \cdot RT}{\left(1 + \frac{aP}{(RT)^2}\right)\left(1 - \frac{bP}{RT}\right)}$$

und nach den Näherungsregeln für kleine Größen:

$$PV = nRT\left[1 + P\left(\frac{b}{RT} - \frac{b}{(RT)^2}\right)\right].$$

Man sieht aus dieser Gleichung, daß das Produkt P.V für konstantes T und eine beliebig herausgegriffene Gasmenge (z. B. a Gramme, die $\frac{a}{M} = n$ Mole bedeuten, wo M, das Molekulargewicht, und n unbekannt sind) linear mit dem Druck P sich ändert. Bestimmt man also für eine beliebige Gasmenge bei beliebiger Temperatur T eine Reihe PV Werte, so kann man durch geradlinige Extrapolation den PV-Wert für $P = 0$ (d. h. den idealen Gaszustand) ermitteln. Dividiert man diesen PV-Wert durch RT, so erhält man n, die Anzahl Mole, die in den angewendeten a Grammen Gas enthalten sind. Hieraus folgt endlich M durch Division von n in a. Berthelot erhält so, d. h. rein physikalisch, die unter I verzeichneten Atomgewichte, die mit den auf chemisch-analytischem Wege gefundenen Atomgewichten (II) ausgezeichnet stimmen:

	O	H	N	S	Cl
I	16,000	1,0075	14,005	32,050	35,479
II	16,000	1,008	14,01	32,06	35,45

Die ausgezeichnete Uebereinstimmung beider Zahlenreihen ist ein guter Beweis für die sehr genaue Gültigkeit des Avogadroschen Prinzips im ganz verdünnten Gaszustand.

3. Reduktion auf den idealen Gaszustand zwecks genauer Temperaturbestimmung. Gasthermometrische und thermodynamische Temperaturskala. Von außerordentlicher Wichtigkeit ist auch die Reduktion der Messungen an realen Gasen auf den idealen Gaszustand zum Zwecke genauer Temperaturbestimmungen (vgl. den Artikel „Thermometrie").

Könnten wir die mittlere kinetische Energie der fortschreitenden Molekülbewegung eines Gases direkt ermitteln, so wäre eine Reduktion auf den idealen Gaszustand nicht nötig, da nach unseren kinetischen Vorstellungen bei gegebener Temperatur diese mittlere kinetische Energie für reale und ideale Gase den gleichen Wert hat. Da dies jedoch nicht möglich ist, werden Druckmessungen an einem konstanten Volumen einer Gasmasse bei den verschiedenen festzustellenden Temperaturen gemacht (Gasthermometer) und aus den reduzierten Drucken werden dann nach dem Gay-Lussacschen Gesetz die Temperaturen ermittelt. Man wählt natürlich ein Gas als Thermometersubstanz, welches dem idealen Gas möglichst nahe kommt. Man verwendet Stickstoff, Wasserstoff und Helium, deren Siedepunkte bei —196° C, —253° C und —268° C liegen. Wählt man Drucke, die unterhalb 1 Atmosphäre liegen, so kann man diese Gase, ohne daß Verflüssigung eintritt, auch unterhalb ihres Siedepunktes verwenden. Man verfährt bei der praktischen Temperaturmessung z. B. mit H_2 provisorisch so, daß man H_2 als ideales Gas behandelt. Man mißt zunächst den Druckkoeffizienten α, indem man in ein beliebig großes Reservoir beim Schmelzpunkt des Eises H_2 bis zum Druck von 1 m Quecksilber (P_0) einfüllt und nun den Druck P_{100} beim Siedepunkt des Wassers (1 Atmosphäre) bei konstant gehaltenem Volumen bestimmt. α ergibt sich dann aus

$$\frac{P_{100} - P_0}{100\, P_0}$$

bei H_2 zu 0,003663. Man setzt nun $\frac{1}{\alpha}$ gleich T_0^W, d. h. der dem Eisschmelzpunkt entsprechenden absoluten Temperatur, wo der Index W andeuten soll, daß die Temperatur mit Hilfe von H_2 gewonnen ist. Findet man bei irgendeiner Temperaturmessung den Druck des H_2-Thermometers zu P, so sagt man, es herrsche die Wasserstofftemperatur T^W, die sich aus der Gleichung $\frac{P}{P_0} = \frac{T^W}{T_0^W}$ ergibt. Wählt man Helium als Thermometersubstanz, so bekommt man für α ebenso wie bei H_2 0,003663, wählt man Stickstoff, so wird α 0,003675. Mit allen drei Gasen erhält man durch große Temperaturgebiete fast völlig identische Werte, so daß, was für das Folgende festzuhalten ist, die Korrektionen auf den idealen Gaszustand nur sehr kleine sind (bei H_2 z. B. bis —200° C kleiner als 0,1°).

Zum Zweck der Reduktion auf den idealen Gaszustand wird man nun das Verhalten der als Gase dienenden Thermometersubstanzen genau studieren und eine möglichst genaue Zustandsgleichung, die nicht mit der allgemeinen Gasgleichung identisch ist, aufstellen. Man wird sowohl bei konstanter Temperatur die Kompressibilität des Gases messen, als auch bei verschiedenen Temperaturen die Ausdehnungs- bezw. Druckkoeffizienten. Bei dieser Ermittelung der Zustandsgleichung kann man unbedenklich z. B. die Angaben des Wasserstoffthermometers verwenden, man wird bei den kleinen Korrektionen die Form der Zustandsgleichung ebenso gut finden können, als wenn schon ein ideales Gasthermometer zur Verfügung stände. Wir wollen annehmen, daß man die van der Waalssche Zustandsgleichung für die Thermometersubstanz als gültig gefunden hätte. Es soll also für unsere Thermometersubstanz die Gleichung:

$$\left(P + \frac{a}{V^2}\right)\left(V - b\right) = RT$$

gültig sein, wo T jetzt die Temperatur bedeute, die an einem idealen Gasthermometer

gefunden würde. Löst man die Gleichung nach P auf, so bekommt man unter Vernachlässigung von b gegen V in dem Korrektionsgliede:

$$P = \frac{RT}{V-b} - \frac{a}{V^2} = \frac{R}{(V-b)}\left[T - \frac{a(V-b)}{RV^2}\right]$$
$$= \frac{R}{(V-b)}\left[T - \frac{a}{RV}\right].$$

Wendet man diese Gleichung für den Siedepunkt, den Eispunkt und eine beliebige Temperatur an, die nach den Angaben eines idealen Gasthermometers T_{100}, T_0 und T sein würden, so erhält man:

$$\frac{P_{100}}{P_0} = \frac{T_{100} - \frac{a}{RV}}{T_0 - \frac{a}{RV}} \quad \text{und} \quad \frac{P}{P_0} = \frac{T - \frac{a}{RV}}{T_0 - \frac{a}{RV}}.$$

Setzt man die Differenz $T_{100} - T_0$ auch beim idealen Gasthermometer gleich 100, so kann man aus den drei Gleichungen (bezw. den Druckmessungen) die drei unbekannten T_{100}, T_0 und T berechnen, wodurch die Reduktion auf den idealen Gaszustand durchgeführt ist. Aus dem Wert $T_0 = \frac{1}{\alpha}$ folgt der genaue Wert für α, den Ausdehnungskoeffizienten der idealen Gase. D. Berthelot hat durch Aufstellung einer modifizierten van der Waalsschen Zustandsgleichung, wie erwähnt, die Reduktion der Thermometersubstanzen auf den idealen Gaszustand durchgeführt und für α der idealen Gase $\frac{1}{273{,}09}$ gefunden. Während für höhere Temperaturen die Korrekturen am Gasthermometer nur sehr klein sind, werden sie bei sehr tiefen Temperaturen beträchtlicher. Man führt hier die Korrekturen genau so wie oben durch, indem man die bei höheren Temperaturen gefundenen Zustandsgleichungen auch bei den niedrigen als gültig annimmt. So hat z. B. Kamerlingh Onnes mit dem Heliumthermometer die tiefsten, bisher gemessenen Temperaturen, die nur wenige Grade (ca. 3) über dem absoluten Nullpunkt liegen, festgestellt.

Eine andere Methode zur Reduktion der Gasthermometerangaben auf den idealen Gaszustand bietet der Joule-Thomsoneffekt, worauf nur hingewiesen sei (Genaueres s. im Artikel „Thermometrie"). Man versteht unter dem Joule-Thomson-Effekt das Auftreten kleinerer oder größerer Wärmetönungen bei der isothermen Expansion oder Dilatation realer Gase, welche also zum Unterschiede von idealen Gasen infolge geringer anziehender Kräfte zwischen den Gasmolekülen eine Abhängigkeit des Energiegehaltes vom Volumen bei konstanter Temperatur zeigen (Näheres über diesen Effekt s. in dem Artikel „Aggregatzustände"). Durch Messung der kleinen Wärmetönungen des Joule-Thomson-Effektes ist nach Boltzmann und anderen die Reduktion auf den idealen Gaszustand möglich. — Mit Hilfe des Gasthermometers kann man Temperaturen vom absoluten Nullpunkt (Kamerlingh Onnes) bis gegen 1600° C (Holborn und Valentiner) feststellen, während für noch höhere Temperaturen (Mangel an gasdichten Gefäßen) die strahlungstheoretische Temperaturskala an die gasthermometrische angeschlossen werden kann.

Wir wollen noch darauf hinweisen, daß die Reduktion der Angaben eines Gasthermometers auf den idealen Gaszustand identisch mit einer Reduktion auf eine absolute thermodynamische Temperaturskala ist. Bekanntlich schließt man die Erläuterung des zweiten Hauptsatzes nach dem Vorbilde Carnots an einen reversiblen Kreisprozeß an, der mit Hilfe eines idealen Gases durchgeführt wird. Man läßt ein ideales Gasmol bei der Temperatur T_1 sich von dem Volumen V_1 auf V_2 isotherm und reversibel in Berührung mit einem Wärmereservoir I der Temperatur T_1 entspannen, kühlt es dann bei konstantem Volumen reversibel, d. h. durch Berührung mit unendlich vielen Wärmebehältern, deren Temperaturen nur um dT geringer als die jeweilige Temperatur des Gases ist, auf die Temperatur T_2 ($< T_1$) ab, komprimiert es isotherm (T_2) und reversibel in Berührung mit einem Wärmereservoir (II) der Temperatur T_2 von V_2 auf V_1 und erwärmt es endlich bei konstantem Volumen V_1 reversibel auf T_1. Bei der Entspannung wird die Arbeit $A_1 = RT_1 \ln \frac{V_2}{V_1}$ geleistet und die äquivalente Wärmemenge $Q_1 = A_1$ dem Reservoir I entnommen, bei der Kompression ist die Arbeit $A_2 = RT_2 \ln \frac{V_2}{V_1}$ aufzuwenden und erscheint die Wärmemenge $Q_2 = A_2$ im Reservoir II. Beim Abkühlen oder Erwärmen bei konstantem Volumen wird keine Arbeit geleistet, und da die Molekularwärme des idealen Gases C_V vom Volumen unabhängig ist, so gibt jeder der unendlich vielen zur Abkühlung des Gases benutzten Wärmereservoire die hierbei erhaltene Wärme bei der Erwärmung wieder her. Das gesamte Resultat des reversiblen Kreisprozesses ist daher der Arbeitsgewinn $A = A_1 - A_2 = R \ln \frac{V_2}{V_1}(T_1 - T_2)$, das Verschwinden der Wärme Q_1 bei T_1 und das Auftreten von Q_2 bei T_2, wobei $Q_1 - Q_2 = A_1 - A_2$ ist. Es

gelten für diesen reversiblen Kreisprozeß die Gleichungen:

$$Q_1 : Q_2 = T_1 : T_2$$

bezw.

$$Q_1 - Q_2 : Q_1 = T_1 - T_2 : T_1$$

oder

$$A : Q_1 = T_1 - T_2 : T_1.$$

Der zweite Hauptsatz der Thermodynamik besagt nun, daß es keinen reversiblen Kreisprozeß geben könne, bei welchem, wenn die Wärmemenge Q_1 bei T_1 verschwindet, eine andere Wärmemenge als Q_2 bei T_2 erscheint bezw. eine andere Arbeitsmenge als A auftritt, wenn andere nach Schluß des Kreisprozesses zurückbleibende Aenderungen als das Auftreten oder Verschwinden der genannten Wärme- oder Arbeitsmengen ausgeschlossen sein sollen. Auf diesen Satz ist von Lord Kelvin (W. Thomson) eine absolute, von einer Thermometersubstanz unabhängige Temperaturskala gegründet worden. Diese Skala basiert auf der Gültigkeit der Proportion $Q_1 : Q_2 = T_1 : T_2$ für jeden reversiblen Prozeß. Führt man einen reversiblen Kreisprozeß zwischen dem Eis- und Siedepunkt des Wassers durch und mißt die auftretenden Wärmemengen Q_1 und Q_2, so kann man aus der eben genannten Proportion T_{100} und T_0, die Werte von Eis- und Siedepunkt in der thermodynamischen Skala berechnen, wenn man $T_{100} - T_0$ auch in der thermodynamischen Skala gleich 100 setzt. Führt man einen reversiblen Kreisprozeß zwischen der noch zu bestimmenden thermodynamischen Temperatur T und T_0 durch und mißt Q und Q_0, so erhält man T aus: $Q : Q_0 = T : T_0$. Man sieht nun ohne weiteres, daß diese thermodynamische Temperaturskala mit der durch Reduktion eines Gasthermometers auf den idealen Gaszustand definierten Temperaturskala identisch ist. Das ideale Gas wurde ja den auf den zweiten Hauptsatz hinführenden Betrachtungen (der Ableitung obiger Proportion) zugrunde gelegt.

4. Gas und Dampf. Bereits zu Beginn dieses Artikels wurde das Verhältnis zwischen gasförmigem und flüssigem Aggregatzustand gestreift. Bei jeder Temperatur unter der kritischen Temperatur des Gases ist eine Verflüssigung desselben durch genügend hohe Drucke möglich.

Zu jeder Temperatur unterhalb der kritischen Temperatur gehört ein ganz bestimmter mit der Stoffart variierender Druck, der Druck des gesättigten Dampfes, bei welchem flüssige und gasförmige Phase im Gleichgewicht nebeneinander bestehen. Erhöht man den Druck bei konstanter Temperatur, so verschwindet der Dampf, vermindert man den Druck, so verschwindet die Flüssigkeit. Man bezeichnet dann die allein vorhandene Gasphase als ungesättigten Dampf. Ist der Druck, unter dem der gesättigte oder ungesättigte Dampf steht, ein genügend kleiner, so gelten für den verdünnten Dampf genau so wie für jedes andere verdünnte Gas die idealen Gasgesetze mit großer Annäherung. Die Dichtebestimmungen geschehen hier analog wie bei den anderen verdünnten Gasen, nur spricht man von Dampfdichten statt von Gasdichten. Die Methoden zur Dampfdichtebestimmung siehe in dem Artikel „Molekularlehre". Alles weitere betreffs Gas und Dampf in den Artikeln „Aggregatzustände" und „Dämpfe."

III. Gase im Gleichgewicht mit anderen Phasen.

Was das Gleichgewicht der gasförmigen Phase mit der flüssigen Phase derselben Stoffart anlangt, d. h. also das Gleichgewicht zwischen dem gesättigten Dampf und seinem Kondensat, so sei auf den Artikel „Dämpfe" verwiesen. Steht die Gasphase aber mit einer Flüssigkeit anderer Stoffart in Berührung, so treten Lösungserscheinungen auf. Betreffs der die Auflösung von Gasen in Flüssigkeiten beherrschenden Gesetzmäßigkeiten vgl. den Artikel „Absorption". Steht eine Gasphase endlich mit einer festen Phase in Berührung, so wird einerseits Verdichtung an der festen Oberfläche, andererseits Auflösung in der ganzen festen Phase eintreten, worüber die Artikel „Adsorption" bezw. „Absorption" und „Okklusion" zu vergleichen sind.

Literatur. *Zu dem ganzen Artikel:* **W. Nernst,** *Theoretische Chemie, 7. Aufl. Stuttgart 1913.* — **W. Ostwald,** *Lehrbuch der allgemeinen Chemie, Bd. I, 2. Aufl. Leipzig 1903.* — **M. Planck,** *Vorlesungen über Thermodynamik, 4. Aufl. Leipzig 1913.* — **O. D. Chwolson,** *Lehrbuch der Physik, Bd. III. Braunschweig 1905.* — **Müller-Pouillet-Pfaundler,** *Lehrbuch der Physik, Bd. III, 10. Aufl. Braunschweig 1907.* — **R. Clausius,** *Mechanische Wärmetheorie, Bd. I bis III, 2. Aufl. Braunschweig 1876 bis 1891.* — **L. Boltzmann,** *Vorlesungen über Gastheorie, Bd. I. und II. Leipzig 1896 und 1898.* — **O. E. Meyer,** *Die kinetische Theorie der Gase, 2. Aufl. Breslau 1899.* — **G. Jäger,** *Die Fortschritte der kinetischen Gastheorie. Braunschweig 1906.* — **A. Byk,** *Einführung in die kinetische Theorie der Gase. Leipzig und Berlin 1910.* — **J. D. van der Waals,** *Die Kontinuität des gasförmigen und flüssigen Zustandes, Bd. I und II, 2. Aufl. Leipzig 1889 und 1900.* — **K. Jellinek,** *Physikalische Chemie homogener und heterogener Gasreaktionen unter besonderer Berücksichtigung der Strahlungs- und Quantenlehre, sowie des Nernstschen Theorems. Leipzig 1913.*

Zu I, 3*a:* **K. Scheel und W. Heuse,** *Ann. d. Phys. (4),* 37, *79 bis 95 (1912); Berl. Sitzungsber. 1913, 44—48.* — **H. V. Regnault,** *Mém. de l'Acad.*

26, *58 (1862).* — **E. Wiedemann,** *Pogg. Ann.* 157, *1 (1876).* — **Derselbe,** *Wied. Ann.* 2, *213 (1877).* — **L. Holborn und L. Austin,** *Berl. Sitzungsber. 1905, 175.* — **Dieselben,** *Wiss. Abhdlg. Phys. Techn. Reichsanstalt IV, 131 bis 150 (1905).* — **L. Holborn und F. Henning,** *Ann. d. Phys. (4),* 18, *739 bis 756 (1905).* — **Dieselben,** *Ibidem* 23, *809 bis 845 (1907).* — **A. Eucken,** *Berl. Sitzungsber. 1912, 141 bis 151.* — **R. Bunsen,** *Pogg. Ann.* 131, *161 bis 179 (1867).* — **M. Berthelot und J. Vieille,** *Compt. Rend.* 95, *1280 (1882).* — **Dieselben,** *Ann. chim. phys. (6),* 4, *13 (1885).* — **E. Mallard und H. Le Chatelier,** *Ann. des Mines (8),* 4, *379 bis 559 (1884).* — **A. Langen,** *Mitteilungen über Forschungsarbeiten auf dem Gebiet d. Ing.-Wesens, Heft* 8. *Berlin 1903.* — **M. Pier,** *Z. phys. Chem.* 62, *385 bis 419 (1908);* 66, *759 bis 762 (1909).* — **Derselbe,** *Z. f. Elektroch.* 15, *536 bis 540 (1909);* 16, *897 bis 903 (1910).* — **N. Bjerrum,** *Z. physik. Chem.* 79, *513 bis 550 (1912);* 81, *281 bis 297 (1912).* — **W. Nernst,** *Physik. Zeitschr.* 13, *1064 bis 1068 (1912).*

Zu I, 4*b:* **M. Pier,** *Z. f. Elektrochem.* 15, *536 bis 540 (1909).* — **N. Bjerrum,** *Z. phys. Chem.* 81, *281 bis 297 (1912).* — **A. Eucken,** *Berl. Sitzungsber. 1912, 141 bis 151.* — **W. Nernst,** *Z. f. Elektrochem.* 17, *270, 826, 1911.* — **Derselbe,** *Physik. Zeitschr.* 13, *1064 bis 1068 (1912).* — **N. Bjerrum,** *Nernst-Festschrift, S. 95, Halle a. S. 1912.* — **Derselbe,** *Z. f. Elektrochem.* 17, *731 bis 734 (1911);* 18, *101 bis 104 (1912).*

Zu II, 2*:* **D. Berthelot,** *Journ. de phys. (3),* 8, *263 (1899).* — **H. Kamerlingh-Onnes,** *Communications from the Physical Labor. of the Univ. of Leyden, insbesondere von Nr.* 95 *(1906) ab.* — **L. Holborn und S. Valentiner,** *Ann. d. Phys. (4),* 22, *1 (1907).*

K. Jellinek.

Gassendi

Pierre.

Geboren am 22. Januar 1592 in Champtercier bei Digne, gestorben am 14. Oktober 1655 in Paris. Er entstammt bäuerlichen Verhältnissen; von einem Verwandten zum Studieren nach Aix geschickt, machte er so rasche Fortschritte, daß er schon mit 17 Jahren Lehrer der Rhetorik wurde; 1616 bekam er einen Lehrstuhl für Philosophie in Aix, trat dann in den Minoritenorden ein, war Benefiziat der Kathedrale zu Dijon und seit 1645 Professor der Mathematik und Mechanik in Paris. Gassendi war ein Vertreter der Atomlehre und Anhänger des Kopernikanischen Weltsystems, doch nahm er scheinbar das Thychosche Weltsystem an, um nicht den Verfolgungen der Kirche anheimzufallen. Auf dem Gebiet der Philosophie wandte er sich gegen Descartes und dessen Schule.

Literatur. **Bernier,** *Abrégé de la philosophie de G., Lyon 1678.* — **Martin,** *Histoire de la vie et des écrits de Pierre G., 1853.* — **Kiefl,** *Gassendi's Erkenntnistheorie, Fulda 1893.*

E. Drude.

Gastropoda.

1. Die Klasse Gastropoda. 2. Morphologie und Physiologie: a) Körperform. b) Schale und Deckel. c) Hautmuskelschlauch. d) Nervensystem. e) Sinneswerkzeuge. f) Darmkanal. g) Exkretionsorgane. h) Atmungswerkzeuge und Kreislauf. i) Geschlechtsorgane. k) Geschlechtsprodukte und Laich. 3. Embryologie. Parasitische Schnecken. 4. Biologie: a) Lebensweise. b) Regeneration. 5. Phylogenie und Systematik. 6. Verbreitung.

1. Die Klasse Gastropoda. Cuvier unterschied 1804 die beiden Klassen Gastropoda und Pteropoda. Begriff und Umfang haben sich inzwischen geändert. Die Gastropoda umfaßten die Chitoniden oder Käferschnecken mit. Diese wurden durch v. Ihering 1877 abgetrennt und mit den inzwischen entdeckten Aplacophoren als Klasse Amphineura zusammengefaßt (vgl. Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken im Artikel „Mollusca"). Umgekehrt wurden die Pteropoda durch Pelseneer in die Gastropoda einbezogen (Challenger-Report). Damit hätte die Klasse ihre Einheitlichkeit erreicht, wenn nicht v. Ihering (l. c.) versucht hätte, sie in zwei phylogenetisch selbständige Stämme von gesonderter Herkunft zu zerlegen, die Arthrocochlides, d. h. die Prosobranchia, und die Platycochlides, d. h. die Opisthobranchia und Pulmonata, wobei die beiden letztgenannten die Klasse der Ichnopoda, die ersten dagegen die beiden Klassen der Chiastoneura und Orthoneura umfassen sollten. Diese Einteilung ist indes von den verschiedensten Seiten zurückgewiesen worden, und man begnügt sich zumeist mit der Gliederung in die drei Ordnungen Prosobranchia oder Vorderkiemer (Prosobranchiata H. Milne Edwards 1848), Opisthobranchia oder Hinterkiemer (Opisthobranchiata H. Milne Edwards 1848) und Pulmonata oder Lungenschnecken (Pulmonés Cuvier). Die Heteropoda (Lamarck 1812) werden den Prosobranchien, die Pteropoda den Opisthobranchien zugeteilt. Gegen diese Auffassung Pelseneers habe ich mich 1911 gewandt (System der Gastropoden, Verh. d. D. Zool. Ges. 1911). Weniger durchgreifend ist die Trennung in zwei Unterklassen: Streptoneura (= Prosobranchia) und Euthyneura (= Opisthobranchia + Pulmonata). — Die Gastropoden oder Schnecken sind durch die Asymmetrie ihres Eingeweidesackes ausgezeichnet, der in der typischen Form auf dem Rücken hervortritt und eine asymmetrisch aufgewundene Schale trägt. Der Kopf und der Fuß bleiben bilateral-symmetrisch, abgesehen von der einseitigen Geschlechtsöffnung und Penisanlage. Die große Amplitude ihres Lebensraums, der alles Land und Wasser umfaßt, so weit es nicht eine

dauernde Eis- und Schneedecke trägt, und der dazu noch durch parasitische Lebensweise erweitert wird, schafft eine außerordentliche Vielseitigkeit, welche den Grundplan bisweilen kaum noch erkennen läßt. Da die Schale vom Mantel abgesondert wird, sind es meist die Pallialorgane oder der Pallialkomplex, woran sich die asymmetrische Aufwindung oder Torsion ausspricht, After und Enddarm, Herz, Niere, Mantelhöhle und palliale Atemwerkzeuge; alle indes können abändern bis zur Unkenntlichkeit des Schemas. Nur ein System bleibt unter allen Umständen auf eine Körperhälfte beschränkt, die Gonade und die Genitalwege; dazu das von ihnen beeinflußte Nervensystem und der Kreislauf. Das Wesen der Schnecken beruht beinahe in der Dehnbarkeit ihrer Morphologie, deren verschiedene Bahnen von beschalten Formen aus zu verfolgen sind. Alle folgenden Ausführungen sind der Einfachheit halber auf rechts gewundene Schnecken mit der Genitalöffnung auf der rechten Seite bezogen.

2. Morphologie und Physiologie. 2a) Die Körperform. Normalerweise stellt der Körper einen schlanken Kegel dar, der mit einer abgeflachten Längsseite, der Sohle, auf dem Boden ruht und auf dem Rücken bruchsackartig den spiralig aufgewundenen Intestinalsack trägt. Dessen Haut, der Mantel, sondert die Schale ab und verbreitert sich um deren Mündung zum drüsenreichen Mantelrand. Ueber dem vorderen Sohlenende liegt die Mundöffnung. Sie ist entweder eine einfache Spalte oder liegt auf einer zylindrischen oder konischen Verlängerung, der Schnauze. Eine ausstreckbare Schnauze haben manche gymnosome Pteropoden, namentlich aber niedere Vorderkiemer, bei Cyclostoma (s. Ericia) mit einer runden Saugscheibe endend. Aus der Schnauze geht bei höheren Prosobranchien der Rüssel hervor, die Schnauzenöffnung wird zum Rhynchostom, das zunächst ins Rhynchodaeum führt. Der Rüssel mit der Mundöffnung wird vorgestreckt, indem seine innere Wand sich ausstülpt. Durch die Fühler neben und über dem Munde wird das Vorderende als Kopf abgesetzt. In der Regel sind es zwei Tentakel, die an ihrer Basis oder auf besonderen Augenstielen die Augen tragen. Bei den Stylommatophoren sind es 2 oder 4 einstülpbare, die oberen als Ommatophoren mit den Augen an der Spitze, bei den Janelliden sind nur diese vorhanden, ähnlich bei den Soleoliferen (s. unten). Vier haben, ohne Verquickung mit dem Gesicht, die meisten Opisthobranchien, mit Oberflächenvergrößerung der hinteren Riechfühler (Rhinophoren) durch Faltung (Fig. 1) oder Taschenbildung mit Längsschlitz. Bei den Bulliden verschmelzen sie zu einem Grabschild, dessen vier Zipfel die Fühlerspitzen bedeuten. Selten verschwinden sie ganz wie bei Pterotracheen und niederen Nudibranchien. Der Mundeingang wird bei Basommatophoren von einer gespaltenen Oberlippe überlagert, die sich bei den Limnaeen zu zwei Mundlappen (Mundsegel), bei den Glandiniden zu einem dritten, nicht retraktilen Fühlerpaar ausziehen; bei den Soleoliferen des Landes, Vaginuliden und Rathouisiiden, geht ein zweites Tentakelpaar daraus hervor. Aehnlich bei den Pneumodermatiden, wo diese Fühler mit Saugnäpfen ausgestattet sind. Bei den Stylommatophoren ist der Mundeingang von einem Papillenkranz umgeben, sie sind bei Clione zu Greifwerkzeugen, Cephaloconen oder Buccalkegeln verlängert. Bei marinen Formen erhalten bisweilen die Fühler einen Fransenbesatz. Dann stehen wohl zwischen ihnen noch verzweigte fühlerartige Auswüchse oder Palmetten, oder eine ebenfalls oft gefranste Hautfalte, ein Kopfsegel oder Velum, von besonderer Größe bei Tethys; es setzt sich nach den Seiten fort in die zusammenhängende oder unterbrochene Epipodialfalte, die im einfachsten Falle jederseits 4 Epipodialtaster trägt (Trochus), bisweilen aber einen dichten Besatz von Tastern und Hautkiemen (Haliotis). Aehnlich bei Nudibranchien, bald als fortlaufende Leiste, bald Taster, bald Gruppen von solchen (Fig. 2), die im höchsten Falle von Darmästen durchsetzt werden mit sekundären Darmöffnungen an der Spitze (Rückenhänge, Rückenpapillen, Notocerata von Polyceratiden, Tethyiden, Aeolidiern usw.). In wieder anderen Fällen

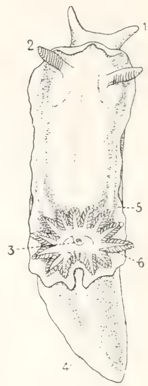


Fig. 1. Goniodoris nodosa. 1 Tentakel, 2 Rhinophor, 3 After, 4 Fuß, 5 Epipodium (gewöhnlich als Mantel betrachtet), 6 Kiemen. Nach Hancock.



Fig. 2. Aeolis. a After, b vordere, c hintere Tentakel (Rhinophore), d After, e Geschlechtsöffnung, f Rückenpapillen. Nach Alder und Hancock.

legt sich jederseits eine breite Epipodialfalte auf den Rücken hinauf (Elysiiden) oder dient als Ruderflosse (gymnosome Pteropoden). Bisweilen ist das Epipodium als feine epitheliale Sinnesleiste angedeutet (Patella). Auch bei den Formen, welche äußerlich von einer Epipodialstruktur nichts erkennen lassen (Pulmonaten u. a.), ist die Region durch Epipodialnerven, die einem besonderen Zentrum entstammen, gekennzeichnet. Von Embryonalgebilden gehört das Segel oder Velum, bisweilen mit langen Velarzipfeln, zum Epipodium.

Parapodien sind Verbreiterungen der unteren Sohlenfläche. Bei Bulloideeen schlagen sie sich über den Rücken hinauf, bei Notarchus bilden sie einen den Eingeweideknäuel einhüllenden Sack. Die Entscheidung, ob seitliche Verbreiterungen als Para- oder Epipodien zu deuten seien, ist nicht immer leicht. Die beiden Flügelpaare neben der Schale der Lobigeriden werden von Pelseneer als Parapodien, von mir als Epipodialtaster aufgefaßt. Ebenso gehen die Anschauungen über die Flossen der theco-

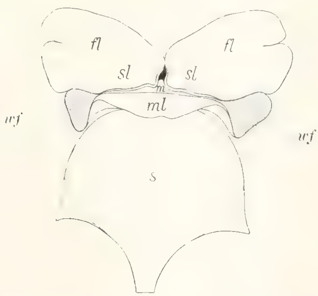


Fig. 3. Fuß und Flosse von Cavolinia, einem thecosomen Pteropoden, von der Ventralseite. fl Flosse, m Mund, ml Mittellappen des Fußes, s Schale, sl Seitenlappen des Fußes, wf Wimperfeld. Nach Meisenheimer.

somen (Fig. 3) und pseudothecosomen Pteropoden auseinander, ich halte sie für Epipodialfalten, woran Desmopterus jederseits noch einen Taster bewahrt hat.

Die Sohle bildet bei den Euthyneuren eine einfache Gleitfläche, die bei den Soleoliferen fein quergerieft, bei den übrigen glatt ist. Unter den Lissopoden trennen die Aulacopoden ein mittleres lokomotorisches Feld durch zwei flache Längsfurchen von den Seitenfeldern ab. Der sensible Vorderrand der glatten Sohle zieht sich namentlich bei Nudibranchien oft in zwei Seitenzipfel aus. Bei manchen Vorderkiemern, am stärksten bei Cyclostoma, ist die Sohle durch eine tiefe Längsfurche halbiert. Selten ist die Trennung durch eine mittlere Querfurche (Pedipes z. B.). Dagegen wird verschiedentlich (Oliva, Natica) ein vorderer Teil des Fußes als Propodium (Fig. 5) abgetrennt.

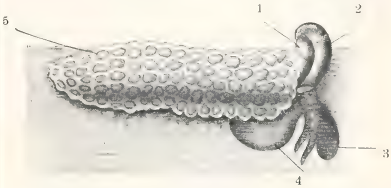


Fig. 4. Janthina, an ihrem Floß hängend, von rechts. 1 Luftblase, die eben vom Propodium (2) mit Schleim umhüllt ist, 3 Schnauze, 4 Schale, 5 Floß. Nach Lacaze-Duthiers.

Nimmt man als Fuß den ganzen Körper außer Kopf und Intestinalsack, so kann man den hinteren Teil, der das Operculum trägt (s. unten), als Metapodium abtrennen. Bei den Strombiden wird der Gegensatz zwischen Pro- und Metapodium besonders deutlich, da sie sich springend bewegen und sich dabei auf das Operculum stützen. Aehnlich bei den Heteropoden, nur daß hier der mittlere Teil, das Mesopodium, d. h. die eigentliche Gleitsohle, aus dem Körper herausgezogen ist und auf einer kielartig hervortretenden Flosse ruht. Soweit die Sohle erhalten ist — vorwiegend beim Männchen —, erscheint sie als Saugnapf auf der Flosse. Die Atlantiden, die sich noch in ihre Schale zurückziehen können, zeigen diese Verhältnisse am einfachsten. Die übrigen quellen durch Einlagerung reichlichen Schleimgewebes in ihr Integument mächtig auf, entweder seitlich (Pterosoma) oder in der Längsrichtung (Carinaria, Pterotrachea), wo dann die Flosse nur als medianer Anhang auf der Mitte der Bauchseite hervortritt. Das Hinterende der letztgenannten kann sich in einen langen Schwanzfaden mit eingelagerten Verdickungen ausziehen, ein kürzerer Schwanzfaden findet sich hier und da (Acura z. B.) als Fußende.

Die Sohle trägt verschiedene lokalisierte Fußdrüsen, am verbreitetsten ist die am Vorderende, bei vielen Vorderkiemern tritt noch eine Sohlendrüse hinter ihr auf. Sie ist hervorgegangen aus einer Einsenkung des mittleren Sohlenteiles, welche bei Janthina die zähe Grundlage des Schleimflosses liefert, zu der das Propodium vorn von erhärtetem Schleim umhüllte Luftblasen dazufügt (Fig. 4). Bei den Phyllirhoiden ist die Sohle nur noch durch die Fußdrüse angedeutet. Bei den Pteropoden wird sie ebenfalls rudimentär, so gut wie bei sessilen Formen (Vermetus, Rhizochilus). Bei vielen Styl-

ommatophoren kommt am Hinterende eine Schwanzdrüse dazu, in der gemäßigten Zone nur als flache Grube, bei Tropenformen oft zum Beutel vertieft. Eine kreisförmige Bohrdrüse trägt Natica unter der Schnauze (Fig. 5).



Fig. 5. Natica josephina. 1 Propodium, 2 Bohrdrüse, 3 Mund, 4 Sipho (vom Fuße gebildet), 5 Tentakel, 6 Schalenlappen des Metapodiums. Nach Schiemenz.

Der Mantelrand ist bei den beschalten Formen zunächst eine einfache ringförmige Duplikatur, die der Schalenmündung folgt und bei den altertümlichen Prosobranchien mit Mantelschlitz oder Mantelloch (Pleurotomaria, Fissurella) entsprechende Ausschnitte erhält. Er kann allerlei Anhänge tragen, Taster, sekundäre Kiemen (Patelliden), eine verlängerte Rinne zum Einleiten des Atemwassers oder der Luft (Siphoniaten, Pupinellen). Bei den Bulliden stülpt sich sein Hinterende zu einem Coecum ein, das der Nahtlinie folgt. Bei den Cypraeen schlagen sich seine Ränder auf die Schale hinauf. Bei den Pulmonaten gliedern sich oft besondere Nacken- und Schalenlappen ab, die nicht nach der Symmetrieebene des Leibes, sondern nach der Atemöffnung orientiert werden, so daß die linken Lappen bis auf die rechte Körperhälfte herüberreichen. Ein Anallappen trägt bei Basommatophoren den After. Die Schalenlappen greifen auf die Schale hinauf, die sie ganz einhüllen können; wenn sie verwachsen, bleibt immer eine Oeffnung, die in die Schalenkammer führt (Ostracolethe, Parmarion, Tectibranchien, Lamellariiden). Durch Herabdrücken des Intestinalsacks in den Fuß entstehen die Nacktschnecken. Sie zeigen ein Mantelschild, soweit die Schale umwachsen wurde, vom gewöhnlichen Umfange der Schale bei Arioniden, Limaciden usw., über den ganzen Rücken erweitert bei Philomycus, auf ein kleines dreieckiges Feld ohne Hautduplikatur herabgedrückt bei den Janelliden; der Mantel fällt dagegen ganz weg bei denen, welche die Embryonalschale abwerfen, wo man höchstens noch die Rückenfläche als Notum und die Unterseite als Hyponotum bezeichnet — Soleoliferen, Nudibranchien, gymnosome Pteropoden, Titiscania, Pterotrachea.

Unter dem Mantelrand buchtet sich die Haut einseitig ein und bildet die Atemhöhle, flach bei Tectibranchien, vertieft bei Prosobranchien und thecosomen Pteropoden, mit verengtem Atemloch oder Pneumostom bei den Pulmonaten.

Von den beschriebenen Fortsätzen abgesehen ist die Haut glatt, nur bei den Landpulmonaten wird sie runzelig und gefurcht. Von den Furchen fallen einige durch ihr regelmäßiges Vorkommen auf, die mediane Nackenfurche, die Sohlenrandfurche und die von der Mantelöffnung nach dem vorderen rechten Sohlenende verlaufende Genitalfurche, der eine symmetrische auf der linken Seite entspricht. Die Vaginuliden haben keine Furchen, sondern Notum und Hyponotum sind mit dichtgestellten weichen Warzen oder Tuberkeln besetzt. Sie vergrößern sich bei Oncidiiden, bei denen sie zum Teil Papillenkränze tragen als sekundäre Kiemen.

Der After liegt in der Regel asymmetrisch am Mantel neben (oder in) der Atemöffnung. Bei solchen, die die Schale abwerfen, kann er noch in der Medianlinie des Rückens bleiben, — Dorididen; bei den Soleoliferen liegt er teils vorn, teils ist er an das Hinterende gerückt, infolge von Detorsion, d. h. nachträglicher Neigung zur Wiedergewinnung der Symmetrie. Bei den seitlich komprimierten Phyllirrhoiden liegt der After entweder auf der rechten Seite, oder er rückt auf den Kopf hinauf (Cephalopyge).

Die männliche und weibliche Genitalöffnung, zwar immer einseitig asymmetrisch, unterliegt doch ähnlichen Verschiebungen (s. unten).

2b) Schale und Deckel. Bei den Vaginuliden besteht die Embryonalschale nach Sarasin aus einem flachen, dünnen Plättchen, das alsbald wieder abgeworfen wird. Sonst ist überall mindestens eine beutel- oder taschenförmige Embryonalschale vorhanden, mit schwach schief gestellter Mündung. Sie wird abgeworfen bei Oncidiiden, Nudibranchien, gymnosomen Pteropoden, Pterotracheen. Bei anderen Nacktschnecken wird sie zwar vom Mantel überwachsen und in eine Schalentasche eingeschlossen, geht aber zuweilen nachher durch Resorption verloren (s. unten). Die freie Schale ist anfangs exogastrisch über den Kopf geschlagen und erhält erst nachträglich durch Drehung ihre normale, endogastrische Lage. Das weitere normale Wachstum geschieht in einer logarithmischen Spirale von sehr verschiedenem Index und mithin langsamer oder schneller Zunahme der Umgänge. Andere Differenzen werden bedingt durch die verschiedene Wölbung der flachen, gerun-

deten oder gekielten Umgänge, die Höhe der Spira, den geschlossenen oder weiten Nabel. Die Schalenspitze oder der Apex kann von dem übrigen Gewinde abweichen nach Struktur oder Richtungsverschiebung. Er liegt noch exogastrisch nach vorn bei den Patellen; heterostroph ist die Schale bei Eulimiden oder Odostomiiden, sie wechselt ihre Richtung und rollt sich schließlich in einer Ebene auf bei den Heteropoden, bei Planorbis und manchen Ampullariiden, dabei kann die Abplattung gewissermaßen über die Medianebene hinausgehen, so daß die Schale scheinbar linksgewunden, in Wahrheit aber ultrarechts ist; der Apex ist durch verschiedene Längs- und Querrippung von der definitiven gekennzeichnet als Embryonalschale bei Pulmonaten, als Larvenschale bei höheren Prosobranchien. Starken Richtungswechsel bedingt Sessilität bei den Vermetiden oder Wurmschnecken und bei den Coralliophiliden. Viele thecosome Pteropoden erhalten eine symmetrisch konische oder plattgedrückte Schwimmschale, zum Teil noch mit kugeligem Apex. Die schärfste Ausprägung erhält die Schale beim letzten Auswachsen, d. h. an der Mündung. Sie kann sich vom Gewinde ablösen und eine andere Richtung annehmen, wie bei den Clausilien, oder selbst auf das Gewinde hinaufschlagen bei Opisthostoma. Bei den Pleurotomarien ist der letzte Umgang geschlitzt, der Schlitz zerfällt in eine Reihe von Löchern bei Haliotis, Scissurellen und Fissurellen bilden Zwischen- und Endstufe dieses Bildungsganges. Häufig verengert sich die Mündung durch Zähne und Falten, bei Clausilien, Pupen, Heliciden, Neritiden u. a., oder sie wird schlitzförmig bei Kegelschnekken und Cypraeen; wo der Mantel einen Atemsipho bildet, erhält die Schale einen Ausguß oder verlängert sich zum Sipho, bei Murex z. B. Bei Landdeckelschnecken (Pupinelliden) bildet sich ein ähnlicher Ausschnitt zur Luftzufuhr, er kann sich zum Kanal verlängern und als Spiraculum auf die Naht hinaufschlagen. Die äußere Lippe des Peristoms kann sich flügelartig verbreitern mit und ohne Stachelzierrat, bei Strombus, Pteroceras, Aporrhais, Murex u. a. Die Stachelzier kann sich auf den oberen Umgängen wiederholen.

Struktur und Bildung der Schale. Die dicken Schalen der Vorderkiemer lassen deutlich, die übrigen weniger deutlich drei Schichten unterscheiden, das conchinöse Periostracum, das weiße Ostracum und das Hypostracum. Zunächst wird vom Mantelrande, meist in einer feinen Rinne, das Periostracum gebildet, dem zugleich aus Farbdrüsen die Pigmente eingelagert werden, auf denen die Färbung und Zeichnung der Schale beruht; ebenso sind ihm die gleichzeitig und an derselben Stelle gebildeten Haare vieler Landschnecken eingepflanzt. Die Mantellinie hinter dem äußersten Rande liefert das Ostracum, durch Abscheidung eines Calciumalbuminates, das sich sogleich in das Calciumkarbonat und den organischen Rest sondert. Letzterer bildet die Conchinhärchen, welche den Kalk netzartig durchsetzen, ersteres ordnet sich in dichten Kristallen, deren Lagen unter annähernd rechten Winkeln miteinander abwechseln, um so die höchste mechanische Festigung zu erlangen. Das Hypostracum endlich wird fortdauernd von der ganzen Mantelfläche gebildet, bei altertümlichen Prosobranchien in welliger Lagerung als Perlmutter, bei höheren oft mit gleichmäßigen roten, gelben oder braunen Pigmenteinlagerungen.

Zerbrochene Schalen werden häufig regeneriert, erhalten aber ihre normale Struktur nur dann wieder, wenn die Lage der Bruchfläche die Beteiligung des Mantelrandes an der Reparatur zuläßt.

Die Schalen erhalten ihre höchste Dicke und Festigkeit in tropischen Meeren, das Maximum bilden wohl die Nerineen der Kreide. Dabei findet bisweilen eine Umlagerung des Kalkes statt. Bei Conus und Cypraea ist der letzte Umgang sehr dickwandig, die inneren, älteren Teile der Spira dagegen werden papierdünn. Hier und da werden die inneren Teile ganz oder zum Teil resorbiert, bei Auriculiden, Neritiden und Calyptraeiden. Bei Crucibulum bleibt von den Innenwänden ein nach unten geöffneter Kalktrichter stehen. Bei manchen langgezogenen Formen zieht sich der Intestinalsack in Intervallen aus der Gehäusespitze, die sich jedesmal durch ein kalkiges Septum verschließt, zurück. Bei turmförmigen Gehäusen pflegt dann die Spitze abzubrechen, dekolliert zu werden (Stenogyra, Clausilia, Melania). Mit diesem Vorgang gleitet der Ursprung des Schalen- oder Spindelmuskels allmählich an der Spindel herab. Wo das Innere der Spira resorbiert wird, teilt sich seine Insertion, und wir finden zwei Muskeleindrücke (Neritiden); bei den Napfschnecken ist meist eine hufeisenförmige, vorn offene Insertionslinie vorhanden; Haliotis mit ihrer abgeflachten, spindellosen Schale hat einen großen, rundlichen Muskeleindruck am letzten Umgang u. dgl. m.

Sessilität erfolgt bei den Coralliophiliden passiv, indem die Schale von Korallen umwachsen und festgehalten wird. Die Vermetiden befestigen sich aktiv, indem das eben abgeschiedene Periostracum mit der Unterlage verklebt, bei Hipponyx leistet es der Deckel. Dieser Vorgang führt im Schlamm der Tiefsee zur Agglutination von Fremdkörpern, Muschel-, Schneckenschalen, See-

igelstacheln u. dgl., die bei den Xenophoriden der Schale anhaften.

Nacktschnecken mit innerer Schale formen sie in verschiedener Weise um. Bei der Parmariongruppe, wo die Schale gekielt ist, lagert sich bloß der Seite oberhalb des Kieles Kalk an, die untere Hälfte der Spira besteht lediglich aus dem conchinösen Periostracum, welches mehr und mehr resorbiert wird, bis schließlich nur der kalkige Teil übrigbleibt. Parmacella setzt an den asymmetrisch kugeligen Apex eine breite Kalkplatte oder Spatha an. Bei Ostracolethe besteht die ganze Schale aus einem dünnen, gefällelten Conchinhäutchen, welchem sich nur über dem Herzen und der Niere ein derbes Kalkplättchen anlagert. Bei den Arioniden ist anfangs eine kalkige Kappe über denselben Organen vorhanden (Geomalacus), bei den übrigen zerfällt die Schale in einzelne Kalkkrümel, die schließlich bei Philomycus ganz fehlen, trotzdem sich die Schalentasche über den ganzen Rücken ausgedehnt hat. Bei den Janelliden bleiben von der Schale mehrere getrennte Stücke. Das verbindende conchinöse Periostracum ist resorbiert, an seiner Stelle sind Boden und Decke der Schalentasche verschmolzen, so daß die Schalenreste in getrennte Schalenkammern eingeschlossen werden. Aehnlich hat unter den Pleurobranchiden Pleurobranchus noch eine innere Schale, die bei Pleurobranchaea wegfällt.

Als zweites Schalstück kommt dazu das auf dem Fuß- oder Schwanzrücken aufgewachsene Operculum oder der Deckel, das nach dem Rückzug des Tieres in die Schale diese verschließt. Es dürfte hervorgegangen sein aus dem Epiphragma oder dem „Winterdeckel" der Lungenschnecken, einer vom Mantelrande abgeschiedenen, aus Schleim und Kalk gemischten Platte, welche zunächst als Trockenschutz dient und nachträglich mit dem Fuße verklebt. Bei den Clausilien bleibt der Deckel noch vom Fuße getrennt, er bildet ein mit der Spindel federnd verbundenes Verschlußstück oder Clausilium. Parmacella hat als einziges Stylommatophor ein embryonales Operculum, das dann abgeworfen wird, ähnlich die Oncidiiden. Die marine Amphibola ist das einzige Pulmonat mit bleibendem Deckel. Aehnlich vereinzelt ist das Operculum bei den Opisthobranchien und Pteropoden (Actaeon, Limacina usw.). Seine höchste Entfaltung erreicht es bei den Prosobranchien, von denen es die Mehrzahl bis ins Alter beibehält. Hier nimmt es verschiedene Formen an, windet sich spiral auf, und zwar in entgegengesetzter Windungsrichtung zur Schale, bekommt Randdornen u. dgl. Am kompliziertesten wird es bei kleinen Landdeckelschnecken, trichterförmig, mit feiner Kalkkrause usf.

Völlig isoliert steht der Schalenverschluß der kleinen Thyrophorella von S. Thomé, bei welcher das letzte Ende der Schale abgeknickt und gelenkig mit dem letzten Umgange verbunden ist.

2c) Der Hautmuskelschlauch. Das Integument, mit einschichtigem Epithel, bildet einen dicken Muskelschlauch, dem verschiedentlich Drüsen, Schleim-, Farb- und Kalkzellen eingelagert sind. Die Epithelzellen greifen mit basalen Fortsätzen zwischen die Gewebe der Cutis ein, ohne eigentliche Basalmembran. Meist ist es kubisch oder zylindrisch, flach am Mantel unter der Schale. Hier und da trägt es eine Cuticula, namentlich am Mundeingange, häufiger Cilien, zumeist an der Sohle, sonst in bestimmten Streifen, zumal in der Mantelhöhle (s. unten). Wimperstreifen auf den Flossen leiten bei den thecosomen Pteropoden die Nahrung dem Munde zu. Die Drüsen sind im allgemeinen einzellig, entweder als Becherzellen im Epithel oder tiefer nach innen greifend. Farbstoffe, in verzweigten Chromatophoren subkutan verbreitet, können als Farbdrüsen nach außen durchbrechen, ebenso Kalkzellen; das bindegewebige Mesenchym, dessen sehr verschiedene Zellen namentlich Cuénot untersucht hat, dient als Speicher für die verschiedensten Stoffwechselprodukte, Glykogen, Schleim, Guaninverbindungen u. a. Die großen Leydigschen Zellen sind vakuolisiert wie Pflanzenzellen. Hier und da wird fester Kalk innerhalb der Haut abgelagert, als Kugeln bei Basommatophoren, in Form verzweigter Spicula bei Nudibranchien, als Dermocalcite aus Drüsen abgeschieden und auf der Haut befestigt bei Landpulmonaten (Parmacochlea, Vaginuliden). Besondere Wehrdrüsen mit pilzförmigen Phyllaciten (André) liegen im Nacken von Hyalinen; eingesenkte Epithelschläuche bedecken als Drüsengänge das Notum und Hyponotum der Vaginuliden (lokalisierte Drüsen s. oben). Die Muskulatur durchsetzt die Leibeswand nach allen Richtungen, zu innerst pflegt eine Ringmuskelschicht zu liegen, dazu kommen longitudinale, senkrechte und schräge, transversale Bündel. Ueberall, wo eine Gleitsohle entwickelt ist, sind ihr besondere lokomotorische Längsmuskelbündel eigen. Wo ein Deckel vorhanden, wird die Sohle beim Rückgang ins Gehäuse quer eingeknickt, bei den Stylommatophoren legen sich umgekehrt die Seitenränder zusammen. Besondere Beachtung verdienen die Muskeln, die sich aus dem Schlauch gelöst und differenziert haben, der Spindelmuskel oder Columellaris für den Kopf, Pharynx, Rüssel, die Fühler und den Fuß, andere für die Begattungswerkzeuge. Hier herrscht eine große Mannigfaltigkeit, so daß bald das gesamte Retrak-

torensystem einheitlich aus einer einfachen Columellariswurzel sich abzweigt, bald aber umgekehrt einzelne Komponenten für sich aus dem allgemeinen Hautmuskelschlauch entspringen. Die größte Mannigfaltigkeit zeigen die Pulmonaten. Auch die Mesenchymbänder, welche von der Körperwand aus die Leibeshöhle durchqueren und die Eingeweide in ihrer Lage erhalten, sind meist von Muskelfasern durchsetzt.

Die Muskelfasern sind einzellig und spindelförmig oder abgeflacht, nicht selten verzweigt. Kern und Cytoplasma bilden meist die Achse, die kontraktile Substanz den Mantel, bisweilen, z. B. bei Janelliden (Plate) liegt aber das Plasma mit dem Nucleus außerhalb. Quergestreifte Muskulatur, in allen Uebergängen, ist nicht selten, am ausgeprägtesten im Pharynx. An den Hautdrüsen der Oncidiiden werden Sphinkteren gebildet von Muskelfasern, bei denen Kern und Sarkoplasma an einem Ende liegen. Aus den Hautmuskelfasern derselben Schnecken beschreibt Stantschinsky elastische Stützfibrillen.

2d) Das Nervensystem. Das Nervenzentrum ist der Schlundring, dessen obere oder Cerebralganglien über dem Schlund untereinander durch die einfache Cerebralkommissur verbunden sind, nach unten aber jederseits mindestens drei Kommissuren (oder Konnektive) entsenden zu entsprechenden Nervenknoten, je zwei zu den Pedalganglien und eine zu den Buccalganglien. Der zweiten Pedalganglienkommissur sind die Pleural- oder Kommissuralganglien eingelagert, die untereinander durch die Visceralkommissur mit den asymmetrischen Visceralganglien verbunden sind. Zwischen den Buccalganglien verläuft stets eine einfache Kommissur. Durch mediane Anastomose zweier Hirnnerven kann als eine Art vierter Schlundring noch eine Sublingualkommissur entstehen. Die Pedalganglien sind anfangs noch keine umschlossenen Nervenknoten, sondern lange, aus Nervenzellen und -fasern gemischte Markstränge, die den Fuß durchziehen und untereinander durch Querkommissuren strickleiterförmig zusammenhängen, so etwa bei niederen Diotocardien, Cypraea, Paludina, Cyclophorus. Allmählich verkürzen sie sich zu geschlossenen Knoten, die nur noch durch eine stärkere vordere und eine schwächere hintere (Parapedal-) Kommissur kommunizieren. Eine ähnliche Verkürzung macht sich innerhalb der Visceralkommissur geltend. Solange sie, bei niederen Prosobranchien, noch lang ist, wird sie am stärksten von der Torsion beeinflußt. Die beiden ersten ihr symmetrisch eingelagerten Parietalganglien, die ihre Nerven in die Halsgegend entsenden, sind so verlagert, daß das rechte zum Supra-, das linke zum Infraintestinalganglion wird (Fig. 6). Der hintere Teil der Kommissur enthält dann das eigentliche Visceral- oder Abdominalganglion für

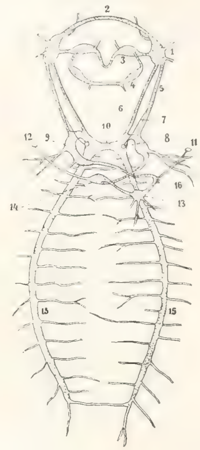


Fig. 6. Nervensystem von Patella. 1 Cerebralganglion, 2 Cerebralkommissur, 3 Labialganglion, 4 Buccalganglion, 5 Cerebropleuralkonnektiv, 6 Cerebropedalkonnektiv, 7 Hörnerv, 8 Statocyste, 9 Pleuralganglion, 10 Pedalkommissur, 11 rechtes, 12 linkes Osphradium (als je ein kleiner Hügel in der Mantelhöhle), 13 Visceralganglion, 14 Supraintestinalganglion, 15 Pedalganglien, noch als Markstränge, 16 Subintestinalganglion, nur angedeutet.

die Eingeweide und den Pallialkomplex. So beschreibt die Kommissur, von oben gesehen, die Form einer 8, und der Schlundring ist strepto- oder chiastoneur. Die Asymmetrie wird einigermaßen wieder ausgeglichen durch nachträgliche Anastomosen zwischen dem Supraintestinalganglion und dem linken, sowie zwischen dem Infraintestinalganglion und dem rechten Pleuralganglion. So entsteht eine scheinbare sekundäre Symmetrie, auf die v. Ihering die Orthoneuren gründete. Die Visceralkommissur ist durchweg verkürzt bei den Euthyneuren, d. h. Opisthobranchien und Pulmonaten, mit Ausnahme von Chilina, die noch einen Anklang an die Chiastoneurie zeigt.

Der Schlundring der Pulmonaten zeigt das größte Ebenmaß (Fig. 7). Die Unterschiede betreffen nur geringen Wechsel in der Länge der Kommissuren und Verschmelzung mehrerer Ganglien. Die Verschmelzungen sind vielfach nur scheinbare und werden meist durch ein dickes Neurilem vorgetäuscht. Die Cerebralganglien zerfallen in verschiedene Lappen und haben außen zum Teil eine hohle Partie, die durch die Abschnürung von Cerebraltuben entsteht. Ja die Cerebraltuben, welche eine fortdauernde Verstärkung der Hirnmasse vom Ektoderm aus bedeuten, können noch offen sein bis zur Haut (Paryphanta). Die Cerebralganglien, zu denen seiner Struktur nach auch das Tentakelganglion gehört, versorgen den Kopf und den Penis, doch läßt sich der Penisnerv durch das rechte Cerebralganglion hindurch

bis ins rechte Pedalganglion verfolgen. Die Pedalganglien, welche den Fuß innervieren, haben ein besonderes laterales Zentrum für die Epipodialnerven. Die Visceralganglien versorgen den Mantel und den hinteren Teil der Eingeweide, die Buccalganglien den vorderen Teil des Darmkanals.

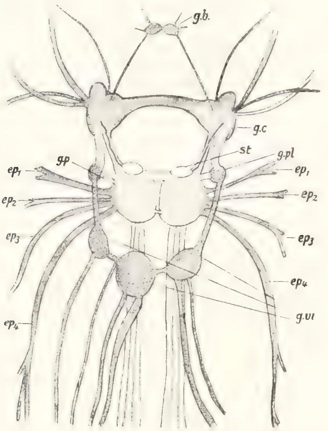


Fig. 7. Pulmonatenschlundring. ep_1—ep_4 Epipodialnerven, g.b Buccal-, g.c Cerebral-, g.p Pedal-, g.pl Pleural-, g.vi Visceralganglion.

Die Opisthobranchien und Pteropoden schließen sich entweder an die Verhältnisse der Pulmonaten an oder verschieben die Ganglien sämtlich auf die Oberseite des Schlundes, so daß schließlich bei Tethys ein nahezu einheitlicher Nervenknoten über dem Hirn liegt. In dieser Konzentration übertreffen sie auch alle Prosobranchien. Wie Dreyer 1910 zeigte, gehen die peripherischen Nerven der Nudibranchien zahlreiche Anastomosen ein, so daß man von jedem Punkte aus nach jedem Ganglion gelangen kann. Aehnlich scheinen innerhalb der Ganglien des Schlundringes viele Verbindungen zwischen den einzelnen Zentren vorzukommen, so daß deren Fasern durch andere Ganglien hindurchtreten und die peripherischen Nerven vielfach aus verschiedenen Wurzeln gemischt sind.

Dem peripherischen Nervennetz lagern sich vielfach kleine Ganglien ein. Es wird am dichtesten am Penis, am Vorderdarm und namentlich in der Sohle der Pulmonaten, wo sich bei den Aulacopoden ein sekundäres Strickleitersystem herausbildet, zur Regulierung der lokomotorischen Wellen.

Die Ganglienzellen sind von sehr verschiedener Größe, die größten liegen in den Visceralknoten der Euthyneuren. Das Tentakelganglion setzt sich aus kleinen Nervenzellen zusammen, die den Sinneszellen der Haut gleichen, ebenso der Belag der Cerebralkommissur bei den Euthyneuren. Die Ganglien des Schlundrings haben ein kompliziertes Gerüst von Gliazellen, die im Neurilemm wurzeln und vielfach in die großen Nervenzellen eindringen.

2e) Die Sinneswerkzeuge. Die Grundlage bildet die Sinneszelle, die mit freien Sinnesborsten über das Epithel hervorragt (Flemming). Durch lokale Häufung und Abgrenzung durch Deckzellen entstehen daraus Sinnesknospen. Dazu kommen noch subkutane Sinneszellen, welche die Endzweige ihres peripherischen Fortsatzes innerhalb des Epithels ausbreiten, ohne die Oberfläche zu erreichen. Es gelingt nicht, den verschiedenen Formen spezifische Wahrnehmungen zuzuerkennen. Getast als Drucksinn scheint zumeist ausgeschlossen, da die Tiere jede härtere Berührung meiden. Selbstverständlich wird auch die leiseste wahrgenommen. Möglich ist Temperatursinn. Die Sinnesknospen als Geschmacksorgane anzusprechen, verbietet u. a. ihre Häufung auf den Epipodialtastern. Vielmehr liegt wohl die Aufgabe vornehmlich auf dem Gebiet der chemischen Perzeptionen schlechthin, wobei der Mund hauptsächlich dem Geschmack dient; seine Schleimhaut ist nicht nur reich an Sinneszellen, sondern bei niederen Prosobranchien kommen in der Mundhöhle noch Geschmackspapillen als Reste eines Subradularorgans hinzu. Aber auch der Vorderrand der Limnaeensohle ist ein differenziertes Geschmackswerkzeug. Am besten scheint der Geruch lokalisiert zu sein, am Kopf in den Fühlern, in besonderen Sinnesleisten an den Atemorganen. Am feinsten scheint der Geruch in den Sinneskalotten der Landschneckenfühler differenziert, in den taschenförmigen, geschlitzten Tentakeln der beschalten Opisthobranchien und in der geblätterten Endkeule der hinteren Fühler oder Rhinophoren bei Nudibranchien. Ihr entspricht als gefiederte Leiste das Osphradium in der Kiemenhöhle höherer Prosobranchien („fausse branchie"), das, von einem Ganglion begleitet, neben der Kieme liegt. Bei niederen ist die Leiste noch mit der Kieme selber verbunden. Aehnliche Leisten finden sich in der Mantelhöhle der Tectibranchien und bei Pteropoden. Unter den Stylommatophoren wies Plate eine Osphradialleiste in der Lungenhöhle von Testacella nach. Bei den meisten Basommatophoren ist das Osphradium im Eingange der Lungenhöhle als ein kurzer, einfacher oder gespaltener Blindsack ausgebildet, der sich in ein Ganglion einsenkt, „Lacazesches Organ". Besondere Sinnes-

leisten stehen bei nackten Stylommatophoren am hinteren Umfang des Mantels in dem Eingange der Schalentasche (Täuber). Bei Janelliden, welche Decke und Boden der Schalentasche verwachsen lassen, liegen sie in einer abgekapselten Blase, die Plate als postpalliales Sinnesorgan beschrieb, in der Haut. Die Heliciniden tragen an der linken Seite des Operculums ein taschenförmiges Sinnesorgan (Bourne).

Die Statocyste, deren zarter Nerv im Cerebralganglion wurzelt, verbindet sich mit dem Pedalganglion, dem sie meist in Form einer Halbkugel aufliegt. Sie fällt weg bei sessilen Formen, wie Vermetus, ebenso bei der an ihrem Floß treibenden Janthina. Sie ist eine Blase mit einschichtigem Epithel, das aus verschiedenen, sämtlich wimpernden Zellformen besteht, durch welche der einzelne runde Statolith oder die zahlreichen, wetzsteinförmigen Otoconien in unausgesetzter zitternder Bewegung erhalten werden. Eine besondere Differenzierung erreicht die Blase bei den Heteropoden dadurch, daß sich die Hörzellen zu einer erhöhten Crista gruppieren.

Das Auge beginnt bei den Patellen in der Form eines offenen Bechers, der mit hohem Zylinderepithel ausgekleidet ist (Fig. 8). Es besteht aus zweierlei Zellen,

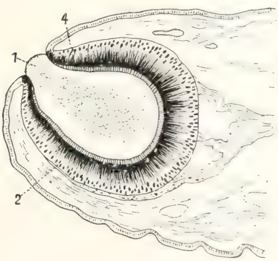


Fig. 8. Längsschnitt durch das noch offene Auge von Trochus. 1 Linse oder Glaskörper, 2 Retina, 3 Sehnerv, 4 Stäbchenschicht der Retina. Nach Pelseneer.

von einem Stiftchensaum umgebenen Sehzellen und Zwischenzellen. Letztere, auf die sich zumeist das Pigment beschränkt, sondern eine farblose Cuticula ab, welche den Becher zum Teil ausfüllt und auf den Enden der Sehzellen ruht. Dadurch, daß sich die vorderen Ränder des Bechers bis zur Berührung nähern und miteinander verschmelzen, schließt sich das Auge zum kugeligen Augapfel. Das Retinaepithel flacht sich vorn ab und wird zur inneren Schicht der durchsichtigen Cornea, deren äußere vom äußeren Epithel gebildet wird. Die Cuticula, welche die Blase ausfüllt, ist die Linse. Wenn sich bei den höheren Prosobranchien innerhalb derselben exzentrisch nach vorn ein stärker lichtbrechender kugeliger Körper als Linse aussondert, hat der Rest zwischen dieser und der Retina als Glaskörper zu gelten. Die höchste Ausbildung und Größe des Auges zeigen die Heteropoden. Hier zieht sich dieses in die Länge und wird annähernd konisch, so daß der Abstand zwischen der Linse und der Retina auf dem Hintergrund des Auges zunimmt. Die dunklen Seitenwände sind von durchsichtigen Fenstern unterbrochen, um Seitenlicht zur Wahrnehmung einzulassen. Eine andere Kombination findet sich bei Limax, eine pigmentfreie Ausstülpung in der vorderen Hälfte als Nebenretina. Gleichwohl ist es noch nicht gelungen, bei den Pulmonaten irgendeine Bedeutung des Auges für Lichtwahrnehmung nachzuweisen. Der Augenträger oder Ommatophor reagiert bei Annäherung eines Fremdkörpers erst bei so kurzem Abstand, daß vielmehr die allgemeine Empfindung der Haut verantwortlich gemacht werden muß. Schnecken, denen die Ommatophoren amputiert sind, verhalten sich genau so. Ja Yung leugnet bei der Weinbergschnecke auch jede dermatoptische Funktion und erklärt sie schlechtweg für blind. Paludinen zucken dagegen zusammen bei plötzlich greller Beleuchtung. Für die Sohle von Limax tenellus aber wies Künkel nach, daß das kleinste Stückchen sein lokomotorisches Wellenspiel wieder aufnimmt, sobald es von einem hellen Lichtstrahl getroffen wird. Der geringen Bedeutung des Auges scheint es auch nicht zu entsprechen, daß im Dunkeln lebende Schnecken, Vitrella in Höhlen, Caecilianella im Boden, auch Janthina die Augen verlieren; weit eher allerdings steht damit im Einklang das Herabdrücken der Sehorgane in und unter die Haut bis zu den Cerebralganglien mit gleichzeitiger Rudimentation bei vielen Opisthobranchien und Pteropoden.

Zu den Kopfaugen kommen bei einer Anzahl Oncidiiden die von Semper entdeckten und von Stantschinsky genauer beschriebenen Rückenaugen. Sie stehen vereinzelt oder in Gruppen auf den Papillen des Notums, in letzterem Falle regelrecht divergierend, als Ganzes rückziehbar. Das Rückenauge ist ohne Einstülpung in der Cutis selbst entstanden, so daß der Bulbus durch Bindegewebe nur unvollkommen gegen die Nachbarschaft abgegrenzt wird. Ihm lagert innen eine Pigmentschicht an, gegen welche die Außenenden der in einfacher Lage angeordneten Retinazellen gekehrt sind, invertiert wie beim Wirbeltierauge. Die einschichtige Cornea wird nur vom äußeren Epithel gebildet. Das Innere wird erfüllt von einer

einzigen oder einer Anzahl großer Linsenzellen, in einer Bindegewebskapsel, so zwar, daß eine bikonvexe Linse von dem dahinter gelegenen Glaskörper abgetrennt ist. Zwischen der Cornea und dem vorderen Umkreis der Linse ordnet sich die Hautmuskulatur zu einem Sphincter, der gleichzeitig Pupillenverengerung und Akkommodation besorgt. Dieses Auge ist wahrscheinlich leistungsfähiger als das Kopfauge. Es scheint zurückzugehen auf Hautsinnesorgane in der Cutis, bestehend aus einer linsenartigen Verdickung der Cuticula, verlängerten Epithelzellen darunter, und Riesenzellen, welche den Linsenzellen schon fast gleichen; dazu ein Nerv.

2f) Der Darmkanal (Fig. 9 bis 13). Der Tractus intestinalis beginnt bei den Proboscidiferen mit dem Rüssel, bei den Rostriferen mit der verlängerten Schnauze, meist aber mit der einfach am Vorderende gelegenen Mundöffnung. Sie führt öfter erst in einen kurzen Vorraum und dann in den Schlundkopf oder Pharynx mit der Radula. Der nimmt an seiner Oberseite den Schlund und daneben die beiden Speichelgänge auf. Bei niederen Prosobranchien erweitert er sich zu Schlundtaschen, die weiterhin als Jabot auf den Oesophagus übergreifen und seine Beeinflussung durch die Torsion deutlich

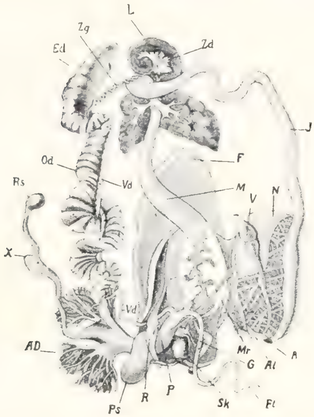


Fig. 9. Anatomie von Helix pomatia. A After, Ad fingerförmige Drüsen (Schleim-, Pfeildrüsen), Al Pneumostom aufgeschnitten, Ed Eiweißdrüse, F Fuß, Fl Flagellum (drüsiger Anhang des Penis), G Cerebralganglion, J Darm, L Leber, Lg Lunge, M Kropf oder Vormagen. Mr Penisretraktor, N Niere, Od Eileiterteil des Spermovidukts, P Penis, Ps Pfeilsack, R Fühlerretraktor, Rs Bursa copulatrix, Sk Schlundkopf, Sp Speicheldrüse, V Herzkammer, Vd Samenleiter, Vd_1 Prostata, X beginnendes Divertikel am Bursagang, Zd Zwitterdrüse, Zg Zwittergang. Nach Leuckart.

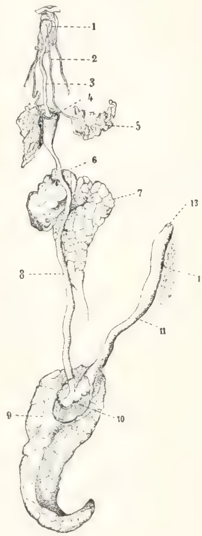


Fig. 11. Darmkanal von Murex trunculus. 1 Pharynx, 2 Speichelgänge, 5 Speicheldrüsen, 4, 6, 7 Drüsen des Vorderdarmes, 8 u. 7 Leibleinsche Drüse. 9 Mitteldarmdrüse (Leber), 10 Magen, 11 Enddarm, 12 Enddarm-(Anal-?)-Drüse, 13 After. Nach Haller.



Fig. 10. Darmkanal von Trochus. 1 Speicheldrüsen, 2 Radulascheide, 3 Schlundsäcke, 4 Schlund, 5 Magen, 6 Spiralcöcum, 7 Leber, 8 Enddarm. Nach Haller.

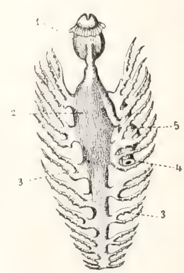


Fig. 12. Darmkanal von Aeolis. 1 Pharynx, 2 Magen, 3 Leber mit ihren in die Rückenpapillen eintretenden Verzweigungen, 4 After, 5 Enddarm. Nach Souleyet.

machen. Meist ist er eng, aber erweiterungsfähig mit hohen Längsfalten. Er pflegt sich zum Kropf zu erweitern. Im einfachsten Fall wendet der sich anschließende Darm nach rechts unmittelbar zum After und hat dabei

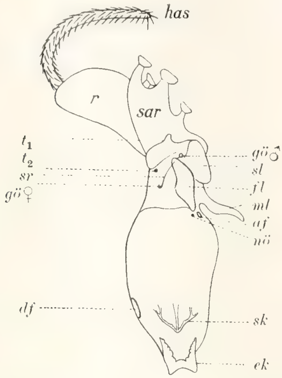


Fig. 13. Pneumoderma mediterraneum. Seitenansicht. af After, df dorsaler Drüsenfleck, ek Endkieme, fl Flosse (Epipodium), gö ♂, ♀ männliche und weibliche Geschlechtsöffnung, has ausgestülpter linker Hakensack, ml Mittellappen des Fußes (Sohle), nö Nierenöffnung, os Osphradium, r Rüssel, sar Arm mit Saugnäpfen, sk Seitenkieme, sl Seitenlappen des Fußes, sr Samenrinne, t_1 und t_2 vorderes und hinteres Tentakel. Nach Meisenheimer.

nur 2 Schenkel. In der Regel beschreibt er 4 Schenkel, bei Sand- und Schlammfressern unter Verlängerung weit mehr (Patelliden, Fissurelliden, Oncidiiden). Zwei überzählige Schenkel kommen auch bei Limaciden vor, und der letzte trägt einen gerade nach hinten in der Mittellinie verlaufenden Blinddarm, vermutlich den Rest des ursprünglichen Enddarms. Wo sich, wie häufig, der Harnleiter in den Enddarm öffnet, wird dessen Endstück zur Kloake. Ein kurzer Blinddarm kommt vereinzelt auch am ersten Darmschenkel vor, bei Rhipidoglossen als Spiralcoecum, er kann einen Kristallstiel enthalten, wie bei den Muscheln. Lokalisierte Drüsen sind: Lippendrüsen, Speicheldrüsen, Mitteldarmdrüse oder Leber und Analdrüse.

Der Mundeingang pflegt eine stärkere Cuticula zu tragen. Sie kann sich zu Kiefern verstärken, ursprünglich schmalen Conchinplatten, die sich in verschiedener Weise zu größeren Platten zusammenschließen, zu einem Bogen über dem Mund bei den Docoglossen und Pulmonaten, glatt, gerippt, mit Mittelzahn, mit Gaumenfortsatz usw., daher Aulaco-, Gonio-, Elasmognathen; Agnathen mit reduziertem Kiefer; sonst sind meist nur die beiden Seitenkiefer entwickelt. Noch erkennt man oft die Zusammensetzung aus einzelnen Conchinelementen, die von je einer Zelle abgeschieden werden. Auf solche Bildung gehen vermutlich die beiden ausstülpbaren Hakensäcke der gymnosomen Pteropoden zurück. Bei den Janthinen ist die Mundhöhle jederseits mit einer starken Conchinplatte ausgekleidet.

Die Radula, Raspel, Reibplatte, Zunge, wird im Hintergrunde der Radulascheide erzeugt, aus einer Querreihe von Zellen oder Odontoblasten, die einzeln oder in Gruppen die Zähne liefern. Mit der Radula rücken sie nach vorn, und eine andere Reihe tritt an ihre Stelle. Der Zusammenhang der Zahnreihen wird durch die Basalmembran gewahrt. Die Radulascheide ragt in der Regel eben an der Hinterseite aus dem Pharynx heraus. Bei den Patellen erreicht sie Körperlänge und windet sich in der Leibeshöhle auf. Die Raspel ruht im Pharynx auf dem löffelförmigen Zungenbalken oder Radulagerüst, über dessen Vorderrand sie sich hinwegschlägt. Der muskulöse Zungenbalken erhält bei den Prosobranchien versteifende Einlagerungen von knorpelartigem Chondroidgewebe, bald ein einheitliches Stück, bald in verschiedene, paarig hintereinander liegende Teile getrennt. Die nach hinten gerichteten Zähne der Radula, die man in den Rhachiszahn, in die Lateral- und Marginalzähne einteilt, geben mit ihrem Dentikelbesatz, ihrer Zahl und Anordnung eine gute Handhabe zur Klassifikation. Troschel versuchte das ganze System darauf zu gründen, zum mindesten für die Prosobranchien. Hier kann man unterscheiden zwischen Docoglossen oder Balkenzünglern mit wenigen, aber starken und plumpen Zähnen, Rhipidoglossen oder Fächerzünglern, mit sehr vielen Marginalzähnen, Taenioglossen oder Bandzünglern mit je 7 Zähnen und der Formel $2+1+1+1+2$, Ptenoglossen oder Federzünglern, mit lauter gleichgestalteten pfriemenförmigen Zähnen und Stenoglossen oder Schmalzünglern. Diese zerfallen wieder in die Rhachiglossen oder Schmalzüngler (s. S. 605), mit je 3 oder nur 1 Zahn in der Querreihe und die Toxoglossen oder Pfeilzüngler, welche 2 Zahnplatten dütenförmig zusammenrollen und noch mit Widerhaken versehen, so daß sie zu gefährlichen Giftzähnen werden. Das Schema wird im einzelnen vielfach durchkreuzt.

Das ursprünglichste, einfachste und gleichmäßigste Gebiß findet sich wohl bei den Pulmonaten, etwa 700 gleichmäßige Zähne mit je 2, am Rand nur mit einem Dentikel bei Ostracolethe z. B. Die Differenzierung läßt die mittleren Zähne stärker und mehrspitzig, die äußeren länger und schlanker

werden, die Radula der Raublungenschnecken gleicht schließlich der der Ptenoglossen. Die Tectibranchien schließen sich dem Durchschnitt der Pulmonaten an; die eu- und pseudothecosomen Pteropoden haben nur 3, die gymnosomen meist viele Zähne in einer Querreihe. Es handelt sich hier um Verschmelzung, ein Prinzip, welches die Nudibranchien am weitesten treiben, zu vielfacher Konvergenz mit den Rhachiglossen. Die Asco- oder Saccoglossen haben vor der Radula einen Blindsack am Boden der Mundhöhle, in dem sich die abgenutzten Zähne der Radula ansammeln. Bei den Aglossen endlich ist die Radula verloren gegangen (Eulimiden, Doridium u. a.).

Als Lippendrüsen, die zur Bewältigung lebender Beute mitwirken (vordere Speicheldrüsen), finden sich ein Paar Schläuche bei manchen Vorderkiemern (Janthina, Rhachiglossen) und unter den Soleoliferen bei Atopos. Bei ersteren verschmelzen bisweilen ihre Ausführgänge. Pakete einzelliger Drüsen, die einzeln nach außen sich öffnen, liegen bei vielen Stylommatophoren im oberen Umkreis des Mundes, wo sie als Sempersches Organ bezeichnet werden. De Speicheldrüsen sind Ausstülpungen der Pharynxwand, die in Acini oder Tubuli zerfallen mit einfachem Ausführgang. Ihre Herkunft zeigen noch Gruppen einzelliger Drüsen („sekundäre Speicheldrüsen“; Nalepa) in der Umgebung der Mündung der Speichelgänge bei Heliciden. Die Gänge erweitern sich bisweilen zu Reservoiren, die bei Dolium und Triton freie Schwefel- oder Asparaginsäure enthalten zur Betäubung der Stachelhäuter und Zerkleinerung ihres Kalkskeletts. Im Kropf findet sich vielfach eine ventrale Rinne mit hohen Längsfalten. Wo seine Wände drüsig erweitert sind, stülpt sich diese Drüsenkrause (s. oben) bisweilen zu einer großen einheitlichen unpaaren Drüse aus — Giftdrüse der Toxoglossen, Leibleinsche Drüsen der Rhachiglossen. Sonst pflegen die Falten der Darmwand höchstens einzellige Becherzellen und Wimperepithel zu tragen. Die wichtigste Verdauungsdrüse ist die Leber, die, hauptsächlich mit zwei Zellarten, Körner- und Fermentzellen, ausgestattet, zugleich sezerniert und resorbiert und zu diesem Zwecke die Nahrung in ihre Hohlräume aufnimmt. Im allgemeinen paarig mit sehr ungleichen Hälften, wird sie bei den Oncidiiden drei-, bei den Phyllirrhoiden vierfach. Bei Atopos ist sie ein einfacher unpaariger Sack, ähnlich bei den cladohepatischen Nudibranchien, wo sie sich aber verzweigt und ihre Aeste in die Rückenpapillen entsendet, an deren Spitze sie vielfach nach außen durchbrechen. Dabei erweitern sie sich zuletzt zu einer Tasche, in welcher die von den Beutetieren mit aufgenommenen unreifen Nesselkapseln ausreifen, um von der Schnecke schließlich als Schutzmittel verwendet zu werden. Bei den Saccoglossen verzweigt sich der Darm bis in alle Körperteile hinein. In der Gegend, wo die Lebergänge münden, pflegt die schwache Darmmuskulatur sich lokal zu verstärken zu einem Magenstiefel, der, innen mit verschiedenen Falten ausgestattet, die Nahrung in die Leber überzuführen hat. Man kann mehrere Abteilungen unterscheiden. Am weitesten geht es vielleicht bei den Lamellariiden, wo noch ein besonderer Drüsenbesatz dazu kommt. Bei den Sand- und Schlammfressern pflegt der Magen besondere conchinöse Wandverdickungen zu erhalten. Anfänge finden sich bei Neritiden und Limnaeen. Komplizierte Kauplatten kommen namentlich bei den Tectibranchien vor, der Magen wird zum Kaumagen. — Der Enddarm hat immer hohe Falten. Sie tragen bei Heliciden Schleimkrypten. Strombus hat eine verzweigte Analdrüse, die mit feiner Oeffnung in das Rectum mündet (Haller). Viele Opisthobranchien haben eine unbedeutende Analdrüse, die sich beim Embryo durch ihre gelbe Farbe als tätig erweist, nachher aber untätig und schwarz wird (Pelseneer).

2g) Exkretionsorgane (Fig. 14, 15). Die embryonalen Abscheidungsorgane sind die

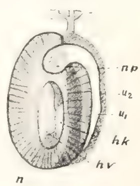


Fig. 14. Niere von Arion. hk Herzkammer, hv Vorkammer, n Niere, np Oeffnung zwischen Niere und Ureter, u_1, u_2 die beiden Ureterschenkel.

Urnieren (s. unter 3). Sie werden ersetzt durch die bleibende Niere oder das Nephridium. Doch ist als Anfang das Pericard zu betrachten, das einzig beglaubigte Cölom der Gastropoden. Denn nur bei Neritiden fand Bourne noch einen engen Cölomraum daneben, der sich durch einen kurzen Cölomtrichter in den Ausführgang der Gonade öffnet. Das Pericard öffnet sich durch die Nierenspritze oder den Renopericardialgang in die Niere, welche andererseits mit oder ohne Vermittelung eines Ureters oder einer Harnrinne den Harn entweder direkt nach außen, oder erst in den Atemraum oder in den Enddarm bezw. die Kloake entleert. Bei den Diotocardien ist das Nephridium paarig. Doch wird bald die linke Niere kleiner und gibt als Papillarsack die Verbindung mit dem Pericard und die Harnabscheidung auf. Dabei dient die rechte Niere zugleich

zum Ausleiten der Zeugungsstoffe. Bei allen übrigen ist nur die linke Niere vorhanden, und es wird meist angenommen, daß die rechte zu den Geschlechtswegen umgewandelt sei. Das Pericard ist von Plattenepithel ausgekleidet, das aber bei niederen Prosobranchien und bei Limnaeen durch lokale Einlagerung von Drüsensäckchen, der Pericardialdrüse, seine exkretorische Natur bezeugt. Sonst dient es zur Wasserabscheidung. Der Renopericardialgang ist mit starken Cilien ausgestattet, die einen nach außen gerichteten Flüssigkeitsstrom unterhalten. Die Niere zeigt Oberflächenvergrößerung bei Aeolidiern durch baumförmige Verästelung, bei den übrigen durch Lamellenbildung im Innern. Die Wandvorsprünge tragen das meist wimpernde sekretorische Epithel, Zellen mit distaler Vakuole, in welcher die runden, seltener kristallisierten Harnkonkretionen gebildet werden. Die Niere öffnet sich bei Prosobranchien und Tectibranchien in die Mantelhöhle, bei den Nudibranchien frei an der Körperoberfläche, mit mehrfachen Poren bei den Elysien (Pelseneer), an wechselnden Stellen und unter verschiedenen Kombinationen bei den Pulmonaten. Bald streckt sich das Nephridium in die Länge und mündet verjüngt am Pneumostom (Basommatophoren, Buliminus u. a.), bald bleibt es kompakt und öffnet sich tief in der Atemhöhle. Dann bildet sich auf deren Boden neben dem Enddarm eine Harnrinne. Durch deren Abschluß zum Kanal entsteht der Ureter, mit allen Uebergängen, zum Teil innerhalb derselben Gattung und Art, z. B. bei Arianta arbustorum. Diese Verhältnisse veranlaßten v. Ihering, die Lunge als eine Erweiterung des Harnleiters zu betrachten und die Stylommatophoren als Nephropneusta zu bezeichnen, gegenüber den Basommatophoren oder Branchiopneusta. Der Harnleiter beschreibt meist eine Biegung, der erste, weitere Schenkel läuft auf der Niere zurück, der zweite neben dem Rectum nach außen. Bei Vaginula und Ancylus knickt er sich mehrfach zusammen, so daß drei Schenkel dicht nebeneinander liegen, von denen der letzte sich verlängert und in die Kloake mündet. Noch komplizierter wird der Verlauf bei den Janelliden, bis zu vier langen Schenkeln, die in entgegengesetzter Richtung abwechseln, dabei an den Wendepunkten Blindsäcke aussenden und zum Teil noch Kommunikationen untereinander eingehen. Bei den Arioniden umschließt eine ringförmige Niere den Herzbeutel. Der Ureter bildet ebenfalls zwei Schenkel, unmittelbar einander umfassend. So erhalten sie eine ganz andere Beziehung zur Lunge als bei den typischen Stylommatophoren (s. unten). In dem Ureter der Stylommatophoren wies Plate Calottenzellen nach, die zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen verstreut sind. Sie tragen auf einem Polster je ein Bündel starrer, auseinandergespreizter Borsten.



Fig. 15. Niere von Bornella, einem Nudibranch. 1 Niere, 2 Renopericardialgang. 3 Stück vom Pericard, 4 Ureter, 5 Nierenöffnung. Nach Hancock.

Stickstoffprodukte werden wohl auch außerhalb der Niere abgeschieden. Dahin gehören u. a. die Guaninablagerungen in der Haut der Urocycliden und Speicherorgane an den Seiten der Heteropoden.

2h) Atmungswerkzeuge und Kreislauf. Als typische Respirationsorgane gelten die der Mantelhöhle. Dazu kommt aber die ganze Haut, namentlich deren Anhänge, von denen viele lediglich im Dienst der Atmung erworben wurden. Die tiefste Einstülpung der Mantelhöhle bildet die Lunge, bei Planorbis etwa. Bezeichnend ist der geringe Umfang und die Verschlußfähigkeit des Atemloches oder Pneumostoms. Chilina und Miratesta haben die Verschlußfähigkeit eingebüßt. Unter den lissopoden Pulmonaten fehlt die Lunge den Ancyliden, unter den Soleoliferen den Vaginuliden (nach Pelseneer) und Rathouisiiden. Die Onciididen haben sie am Hinterende als einen Sack, der nach links über die Medianebene hinübergreift, im Anschluß an die Niere. Sie erhält an der Decke ein respiratorisches Gefäßnetz, dessen Ausbildung im allgemeinen mit der Körpergröße parallel geht. Bei vielen Nacktschnecken tritt es auch auf den Boden der Lungenhöhle oder das Diaphragma über, und steigert sich bisweilen durch sekundäre Erhebung und Verschmelzung der Gefäßvorsprünge zu einem Lungenschwammgewebe (Parmacella, Anadenus). Die stärkste Umbildung erfährt es bei den Janelliden, bei denen Boden und Decke der Schalentasche miteinander verschmolzen sind (siehe oben). Hier geht die Verbindung zwischen den vorspringenden Gefäßen so weit, daß ein System feiner Luftröhren gebildet wird. Vom Pneumostom führt ein Atemgang in einen Lungenraum, der nach allen Seiten in die feinen Endröhren, welche in einen großen Blutsinus eintauchen, ausstrahlt. Plate wollte sie daher als Tracheopulmonaten allen übrigen, die er Vasopulmonaten nannte, gegenüberstellen. Bei den Testa-

cellen, deren Pneumostom nach rückwärts verlagert ist und zu einer entsprechenden Drehung der sämtlichen Mantelorgane, zur Opisthopneumonie, geführt hat, dehnt sich die Lunge an den Seiten der Leibeshöhle zu Luftsäcken oder Reservoiren aus (Plate). Lungenschnecken, die tief untertauchen, wie Limnaea im Genfer See, füllen ihre Lungenhöhle schließlich mit Wasser. Aehnlich die marinen Pulmonaten. Von ihnen entwickelte Siphonaria im Hintergrund der Lungenhöhle eine (sekundäre) Kieme.

Unter den Vorderkiemern hat Patella eine kleine Mantelhöhle ohne Kiemen, ebenso die sämtlichen Landdeckelschnecken oder Neurobranchien. Ein Lungenraum, der Luft aufnimmt, besteht noch bei den Ampullarien, er liegt über der Kiemenhöhle und hat seinen Zugang durch eine Oeffnung in deren Decke. Ein echtes Lungengefäßnetz an der Decke der Mantelhöhle findet sich noch bei einer Tiefsee-Pleurotomaria nach Bouvier. Im übrigen sind die Prosobranchien durch die Kammkieme oder das Ctenidium in der Mantelhöhle charakterisiert. Ursprünglich doppelt am Mantelrand angelegt, verlängert sich das Ctenidium allmählich nach rückwärts an der Decke des Atemraums. Das ursprüngliche Verhältnis hat noch Valvata bewahrt, nur daß das rechte Ctenidium zum tentakelartigen Anhang geworden ist; bei den Diotocardien sind — mit Ausnahme der Neritiden — beide Ctenidien vorhanden, bei den Pleurotomarien stehen sie am Rande und reichen so weit zurück, wie der Schalenschlitz. Bei den übrigen, d. h. den Pectinibranchien, ist nur das linke Ctenidium erhalten. Der Blutraum in den einzelnen Kiemenblättchen hat meist cuticular-versteifte Wände, das Epithel trägt hohe Wimpern, mit eingestreuten Becher-Schleimzellen, die bei Incisura sive Scissurella nach Bourne in besondere Fortsätze auf der Spitze rücken. — Alle übrigen Kiemen werden als sekundäre oder adaptive zusammengefaßt, zunächst die Lamelle mit gefalteten Flächen in der wenig vertieften Mantelhöhle der Tectibranchien, die noch am meisten den Vergleich mit einem echten Ctenidium aushält, ein schwellbarer Fortsatz am Pneumostom von Planorbis corneus, gefaltet bei Isidora und Miratesta, dazu die Kieme in der Lungenhöhle von Siphonaria (s. oben), spärliche Kiemenreste bei thecosomen Pteropoden, weiterhin der kiementragende Mantelrand der Docoglossen, das Epipodium von Haliotis, die verästelten Kiemen um den After der Dorididen, die verzweigten Epipodialanhänge der verwandten Tritoniiden und Polyceratiden, die Rückenpapillen der Aeolidier, äußere Mantelanhänge bei gymnosomen Pteropoden, der Mantelrand von Ancylus und Amphipeplea, die breiten Fühler der Limnaeen, die oft mit Kiemenfäden besetzten Rückenpapillen der Oncidiiden u. dgl. m. — Die ganze Haut endlich besorgt die Atmung allein, im Wasser bei den niedrigsten Nudibranchien, Elysien usw., auf dem Lande bei den Vaginuliden, deren schwellbare Rückenpapillen besonders dafür geeignet sind, so gut wie die pulsierenden Rückenrunzeln der Limaciden (Künkel).

Die Mantelhöhle enthält vielfach lokalisierte Drüsenepithelien, bald in breiter Fläche, bald in Streifen als Hypobranchialdrüse. Eine besondere Differenzierung erhält sie bei den Purpuriden, bei denen ein Teil des Streifens als Farb- oder Purpurdrüse erscheint, die ein blasses, am Lichte sich verfärbendes Sekret abscheidet. Aehnlich bei Janthina, welche durch den dunklen Farbstoff bei Angriffen das Seewasser zu trüben vermag.

Der Kreislauf vollzieht sich in geschlossenen Blutbahnen, die sich oft zu venösen Sinus erweitern. Die größten Sinus sind die durch Mesenterien unvollkommen voneinander getrennten Räume der Leibeshöhle. Die Arterien haben allein muskulöse Wände. Das Herz besteht bei den Diotocardien aus einer Kammer und zwei anfangs gleichen Vorkammern. Letztere nehmen das Blut auf aus den Atemorganen. Das Herz treibt es durch die bald geteilte Aorta teils in die Eingeweide (Arteria intestinalis), teils und hauptsächlich nach dem Schlundring (Arteria cephalica). Hier tritt es bei den niederen Formen zuerst in einen erweiterten Raum, der die Radulascheide einschließt, und von da in einzelnen Arterien in den Kopf, den Fuß und die vorderen Teile der Eingeweide. Bei den übrigen, die nur eine Vorkammer behalten haben, — Monocardien unter den Vorderkiemern, Euthyneuren — ist der vordere Blutraum zu einer gewöhnlichen Arterie verengert, doch findet sich bei Opisthobranchien an dieser Stelle eine große Blut- oder Lymphdrüse zur Erneuerung der Blutzellen. Bei einigen Monotocardien, Cypraea z. B., ist noch ein unbedeutender Rest des zweiten Vorhofs erhalten. Bei den Prosobranchien und Pulmonaten (mit Ausnahme der Opisthopneumonen) liegt die Vorkammer vor, bei den Opisthobranchien liegt sie hinter der Kammer. Zwischen Ventrikel und Atrium findet sich eine Klappenvorrichtung, die den Rückfluß des Blutes verhindert. Die Innervierung des Herzens ist trotz vieler Untersuchungen nur unvollkommen bekannt. Die venösen Sinus im Integument der Vaginuliden enthalten zahlreiche Spinkter, welche die Zirkulation, teils in der Haut zur Atmung, teils nach der Sohle zur Schwellung, regeln. In der Haut sammelt sich das venöse Blut

und wird durch seitliche Sinus nach den Atemwerkzeugen geführt. Diese werden von Sinus umgeben und durchsetzt, welche sich weiter in die Atemgefäße auflösen. Aus ihnen sammelt es sich dann und gelangt zur Vorkammer. Ein Teil dieses Blutes durchströmt erst die Niere.

Im allgemeinen vereinfacht sich der Kreislauf mit abnehmender Körpergröße, so daß bei kleinen, wie Ancylus, die Sinus über die geschlossenen Gefäße überwiegen.

Das Blut ist eine Hämolymphe, die nur Leukozyten enthält. Das sauerstoffübertragende Pigment ist nicht an Zellen gebunden, es ist nur ausnahmsweise eisenhaltig und rot (Planorbis), meist kupferhaltig und blaßblau. Die Zellen wirken teils als Phagozyten, teils aber gewebsbildend, so bei der im Winterschlaf fortwachsenden Niere der Heliciden (Krahelska).

2i) Die Geschlechtswerkzeuge (Fig. 10, 16 bis 18). Sie bestehen aus der Gonade,

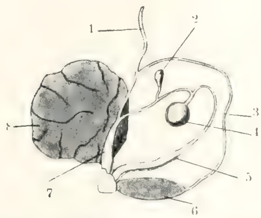


Fig. 16. Geschlechtsorgane von Archidoris tuberculata. 1 Zwittergang, 2 Receptaculum seminis (Befruchtungstasche), 3 Samenleiter, 4 Bursa copulatrix, 5 Vagina, 6 Penis, 7 Eileiter, 8 Eiweiß- + Nidamentaldrüse. Nach v. Ihering.

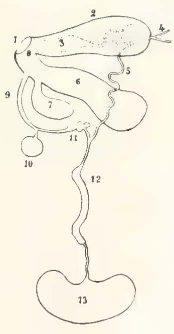


Fig. 17. Geschlechtswerkzeuge von Pleurobranchaea. 1 Geschlechtsöffnung, 2 Penisscheide, 3 Penis, 4 Penisretraktor, 5 Samenleiter, 6 Nidamentaldrüse, 7 Eiweißdrüse, 8 Atrium genitale, 9 Ovidukt, zugleich Vagina, 10 Bursa copulatrix, 11 Befruchtungstasche, 12 Zwittergang, 13 Zwitterdrüse. Nach Mazzarelli.

den Geschlechtswegen, den Reiz- und Begattungsorganen. Bei den niedersten Prosobranchien beschränken sie sich auf die Gonade, die zur Fortpflanzungszeit nach der rechten Niere durchbricht. Relativ einfach bleiben die Verhältnisse bei den getrenntgeschlechtlichen, kompliziert werden sie bei den hermaphroditischen. Alle sind zwitterig mit Ausnahme sehr vieler Prosobranchien.

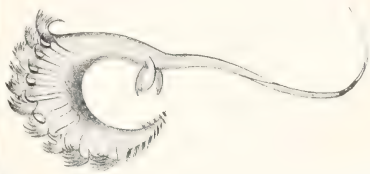


Fig. 18. Spermatophore einer Parmarionide.

Diese letzteren werden meistens als diöcisch bezeichnet und die Ausnahmen werden angegeben, z. B. Valvata. Doch sind Fälle bekannt geworden, wie von Patella, wo dasselbe Individuum erst männlich, dann weiblich sich verhält. Vermutlich kommen sie häufiger vor, so daß die Zahl der Hermaphroditen immer mehr praevaliert und die zwittrige Anlage durchweg zum Ausgangspunkt wird. Der Genitalschlauch ist anfänglich einheitlich bis zur Genitalöffnung. Von hier führt eine äußere flimmernde Samenrinne zum vorn gelegenen Penis, an dem sie hinaufzieht, oder den sie als Schlauch durchläuft; weiter schließt sich die Samenrinne in ganzer Länge zum schlauchförmigen Samenleiter und verlegt sich ins Innere, bei den Oncidiiden allerdings so, daß neben der inneren Leitung auch noch die äußere Rinne fortbesteht. Auf dieser Stufe ist also der männliche Porus vom weiblichen völlig getrennt. Der letztere kann sich dadurch verdoppeln, daß eine besondere Oeffnung für die Begattung, eine besondere für die Eiablage dient. Da die Begattungstasche oder Bursa copulatrix bei vielen Pulmonaten als eine Abspaltung des Genitalschlauchs erscheint, so kann man den Eindruck gewinnen, als ob die drei Oeffnungen, die im höchsten Falle vorkommen, auf der Teilung eines einfachen Schlauches beruhten; v. Ihering hat daher nach der Zahl der Geschlechtsöffnungen einen monaulen, einen di- und einen triaulen Typus unterschieden. Doch ist die Einteilung kaum von grundlegender Bedeutung, da die Begattungsöffnung ursprünglich als sekundäre Einstülpung entstanden zu sein scheint, so gut wie der Penis nicht überall mit dem Geschlechtsgang in Verbindung steht, sondern unabhängig erworben wurde ohne Zusammenhang mit der Genitalöffnung bei den Neritiden am Kopf, bei Ampullaria am Mantel. Das Grundschema

dürfte etwa sein: die Zwitterdrüse, der Zwittergang, dann Trennung der Wege im Genitalschlauch oder Spermovidukt durch zwei innere Längsleisten, Besatz der männlichen Rinne mit Prostatadrüsenschläuchen, getrennt oder kompakt, Besatz der weiblichen Leitung mit Eiweißdrüse (= Dotterstock), Schalendrüse und Nidamental- oder Laichdrüse. Dazu die Verlängerung der männlichen Leitung durch die Samenrinne zum Penis. Bei den diöcischen bleibt in jedem Geschlecht nur die eine Leitung bestehen. In sehr vielen Fällen trägt der Zwittergang Erweiterungen, entweder als Vesicula seminalis oder Samenbehälter, besonders groß bei den Pteropoden, — oder als Befruchtungstasche. Der Drüsenbesatz am Spermovidukt oder Uterus kann sich mannigfach differenzieren zu umschriebenen Drüsen, am stärksten bei Basommatophoren. Eine Bursa copulatrix kommt meist hinzu, doch erfolgt die Begattung bei vielen Prosobranchien, unter den Pulmonaten bei Placostylus direkt in den Eileiter. Hier und da bildet sich eine zweite sekundäre Bursa aus, bei manchen marinen Basommatophoren, bei Vaginuliden, nachdem die primäre die Selbstbefruchtung übernommen hat. Ein unterer Teil des Eileiters, unter dem Ansatz der Bursa, heißt Vagina. Die Bursa wird oft langgestielt, und ihr Stiel erhält wie bei Stylommatophoren noch einen langen Blindzipfel, ein Diverticulum, dessen proximales Ende mit dem oberen Ende des Uterus kommunizieren kann. Bei den Neritiden ist die Bursa am schärfsten von der Eileiteröffnung getrennt, sie kommuniziert mit ihm durch einen engen Gang, der von ihrem Blindende abgeht. Dadurch, daß der weibliche Porus, am Mantel in der Nähe des Afters, und der männliche, am Kopf, einander entgegenrücken, kommt schließlich eine einzige Zwitteröffnung zustande, meist mit einem besonderen Vorraum oder Atrium genitale. Seine Wand wird oft drüsig, mit einzelligen Phiolendrüsen (Parmacella, Zonites, Arion), oder mit komplizierteren Drüsenlappen (Amalia). Bei Oopelta enthält das Atrium einen Lappen, der noch die freie Samenrinne trägt und den Hergang der Zusammenziehung und Einstülpung deutlich verfolgen läßt. Bei den Stylommatophoren wird das Sperma im Epiphallus, einem Abschnitt des Vas deferens, meist in eine S p e r m a t o p h o r e eingeschlossen, einen länglichen Körper, der mit seinem Endfaden bisweilen Körperlänge erreicht und mit allerlei Leisten und Haken verziert sein kann. Der Umstand, daß unter den Vorderkiemern Nerita (B o u r n e), unter den Basommatophoren Siphonaria (K ö h l e r) Spermatophoren erzeugen, spricht auch diesen altertümlichen marinen Formen terrestrischen Ursprung zu.

Noch tritt zu allen diesen Einrichtungen ein sekundäres Element hinzu, das, durch Funktionswechsel, die Aufgabe eines Stimulationsorgans übernimmt, eine Lippendrüse nämlich. Atopos hat zwei lange symmetrische Lippendrüsen (s. oben), von denen die rechte sich bereits mit dem Penis verbindet als P f e i l d r ü s e. Weiterhin wird die linke ausgeschaltet, und nur die rechte bleibt am Penis oder nach der Vereinigung beider Genitalporen, am Atrium, durch dessen verschiedene Erweiterung sie bald auf die männliche, bald auf die weibliche Leitung übertritt. In der ursprünglichen Form ist sie z. B. bei Amalia cypria erhalten, ähnlich bei Oncidiiden, bei Ancylus wird sie ein einfacher Schlauch, ähnlich bei den Pteropoden und unter den Prosobranchien bei den Heteropoden. Bei den Vaginuliden vervielfältigt sie sich, ebenso bei manchen Zonitiden und Heliciden. Der Ausführgang erhält eine vorspringende Papille, die oft zu einer Conchin- oder Kalkspitze erhärtet, d. h. zu einem hohlen Liebespfeil (Vitrina brevis, Parmarion u. a.). Bei manchen verschwindet die Drüse, und die Papille wird solid, fleischig als Clitoris (Parmacella), mit Kalksporn (Lytopelte u. a.); bei wieder anderen bleibt die Drüse, einfach oder mehrfach, erhalten, trennt sich aber von der Papille, die nun in einem besonderen Pfeilsack liegt und den Liebespfeil enthält. Bei großen Heliciden wird er im Vorspiel zur Copula aus- und in die Haut des Partners eingestoßen, wobei er abbricht, um dann erneuert zu werden. In den meisten Fällen wird er indes zurückgezogen, ohne abzubrechen. Dabei kann er sich verdoppeln und verdreifachen, indem Nebenpfeilsäcke entstehen. Das höchste leistet in dieser Hinsicht die Urocyclidengattung Trichotoxon, bei der mehr als 12 derbe Pfeile, je 2 in engerer Muskelscheide, gebildet werden, mit dreikantiger Spitze, dazu noch mit einem borstigen Conchinüberzug. Diese wechselvollen Verhältnisse sind von besonderem taxonomischem Werte.

Dazu kommen noch R e i z o r g a n e a n d e r e r N a t u r, Reizpapillen auf chondroider Unterlage, Kalkspitzen usw., im Penis und Atrium, bei manchen Planorbis mündet der Samenleiter durch ein hohles Kalkstilet, Anadenus hat im Atrium eine kräftige Striegel aus Conchindornen. Derlei Reizorgane finden sich, wenn auch in schwächerer Ausbildung, ebenfalls bei vielen Nudibranchien. Der Penis liegt bei den Vorderkiemern einfach als äußeres Organ frei. Bei den Euthyneuren, ausnahmslos bei den Pulmonaten, wird er ein- und bei der Copula durch Blutdruck ausgestülpt. Deshalb bekommt er hier einen Retraktor, dem sich oft sekundäre Retraktoren und Retentoren zugesellen.

Bei verschiedenen Gruppen bilden sich sekundäre Verbindungen 1. zwischen dem Divertikel des Bursaganges und dem Uterus bei manchen Heliciden und Neritiden, 2. bei letzteren zum Teil an diesem Divertikel ein Seitengang, „ductus enigmaticus“ Bourne, der sich in die Mantelhöhle öffnet, als eine vierte Genitalöffnung, 3. zwischen dem Samenleiter und der Bursa copulatrix bei einer Testacella und regelrecht bei Vaginuliden. Verbindung 1 bildet den kürzesten Weg für das Sperma aus der Bursa in die Befruchtungstasche, da es sonst durch den Spermovidukt hinaufwandern muß; Verbindung 3 dient der Selbstbefruchtung. Diese ist nicht nur aus diesem anatomischen Befund zu erschließen, sondern ebenso bei anderen Raublungenschnecken aus der Tatsache, daß die Spermatophoren im Penis zurückgehalten und durch verschiedene Einrichtungen, pressende Faltenwülste oder eine Kalkpyramide in der Peniswand, geöffnet, also nicht nach außen entleert werden; unmittelbar nachgewiesen ist sie für alle deutschen Limaciden und Arioniden durch Künkel. Der kosmopolitische Agriolimax laevis entbehrt namentlich in den Tropen immer des Penis und pflanzt sich dort nur durch Selbstbefruchtung fort.

2k) Zeugungsstoffe und Laich. Den gewöhnlichen Spermatozoen, die nach Retzius' Untersuchungen bei den verschiedenen Gruppen feinere Unterschiede zeigen, steht bei Vorderkiemern der zweite Typus der wurmförmigen Spermien gegenüber. Zuerst von Paludina bekannt, sind sie jetzt von einer ganzen Reihe von Arten nachgewiesen. Sie sind chromatinärmer, meist walzenförmig, an den Enden mit Wimperbüscheln, und haben mit der Befruchtung anscheinend nichts zu tun. Die Copula fällt weg bei den niederen Aspidobranchien, die keinen Penis haben. Hier werden die Zeugungsstoffe, auf den vom ♀ ausgehenden chemotaktischen Reiz hin, ins Meerwasser entleert und daselbst die Eier befruchtet. Hier und da lassen sich bei Vorderkiemern sekundäre Geschlechtsunterschiede wahrnehmen. Sie bestehen, von verschiedener Färbung der Gonade abgesehen, in geringerem Umfang und etwas anderem Habitus der Schale. Bei den Stylommatophoren pflegt der Copula ein Liebes- oder Vorspiel voranzugehen, das in gegenseitigem, oft heftigem Belecken, Reizen durch Liebespfeile usw. besteht und teils die Umstimmung des Muskeltonus bewirkt, um den Blutdruck zur Ausstülpung des Penis zu verwenden, teils die Abscheidung der jetzt erst gebildeten Spermatophore bezweckt. Die Begattung ist bei den Stylommatophoren, Pteropoden und Opisthobranchien meist gegenseitig, bei den Basommatophoren einseitig, so daß das ♂ das ♀ besteigt und ohne Vorspiel den Penis in die weiter rückwärts gelegene weibliche Oeffnung einsenkt. Bei Limnaeen kommt es vor, daß ein drittes Individuum sich hinzugesellt. Dann wirkt das unterste Tier rein weiblich, das oberste rein männlich, das mittlere weiblich gegen das obere, männlich gegen das untere. Die Kette kann sich durch weitere Individuen verlängern. Bei weitem der größte Reichtum im einzelnen Verhalten kommt den Stylommatophoren zu. Die Dauer der Copula wechselt von wenigen Minuten bis zu vielen Stunden. Das Ei enthält stets einen kleinen runden Dotter. Die Nahrung wird in der Form von Eiweiß mitgegeben aus der Eiweißdrüse nach der in der Befruchtungskammer vollzogenen Befruchtung. Weiterhin kommt eine strukturlose Schale hinzu, die aus mehreren Schichten bestehen kann und bei vielen Landpulmonaten, namentlich xerophilen, Kalk enthält, zunächst in Form einzelner Kriställchen, dann in geschlossener Lage. Dazu tritt eine wechselnde Laichbildung, die natürlich bei den ovoviviparen wegfällt. Vivipar sind viele Stylommatophoren, Clausilien, Heliciden, Achatinen, einzelne Vaginuliden, das Pteropod Halipsyche und manche Prosobranchien, Paludina, Turritellen, die supralitorale Littorina rudis. Bei den Paludinen enthält der Uterus eine kontinuierliche Entwickelungsserie in allen Stadien. Der Laich kann sehr verschieden gebildet werden. Viele Stylommatophoren legen die Eier, ohne sie zu verbinden, auf einen Haufen zwischen Laub, Moos oder Humus. Helix bohrt mit dem Fuß eine rundliche Höhlung in die Erde, legt die Eier hinein und glättet die Erde darüber. Cochlostylen vom Ostpol legen die Eier nebeneinander auf Baumblätter, die sie mittels des Fußes zu einer Düte zusammenrollen oder deren Ränder sie zusammenleimen. Achatinen und Bulimus legen hartschalige Eier von Taubeneigröße. Limaciden und Vaginuliden verbinden die Eier durch eine Schleimschicht zu einer rosenkranzförmigen Laichschnur. Bei den Basommatophoren und Opisthobranchien entsteht durch Aufquellen der äußeren Schleimschicht ein Laich, in dem die Eier eingebettet sind. Die Heteropoden tragen eine aus der Vagina heraushängende Laichschnur mit sich herum. Die Opisthobranchien pflegen die schlanke Laichschnur in langen Spiralen zu befestigen. Die grabende Natica stellt eine Sandschüssel her, in deren Wände die Eier eingebettet sind. Bythinellen hüllen jedes Ei einzeln in eine Kapsel, Neritina viele. Die Kapseln werden auf der Schale befestigt und springen mittels eines Deckels auf, wie ähnlich bei vielen marinen Vorderkiemern. Die Hydrobien bilden einen Laich, den sie in Sandkörner einhüllen. Die Littorinen haben ähnliche Laichformen, nur bei

der in der höchsten Flutgrenze lebenden Littorina littorea wird daraus ein schwimmender Laich. Die Lamellariiden fressen ein Loch in den Mantel der Ascidien, von denen sie leben, legen ihre Eier hinein und verschließen es mit einem Deckel. Voluten befestigen große linsenförmige Laichkapseln in leere Weichtierschalen. Wie weit bei dieser und ähnlichen Formen die Drüsen der Mantelhöhle (s. oben) mitwirken, ist noch unsicher. Für höhere Prosobranchien aber ist durch Pelseneer die Beteiligung der Sohlendrüse nachgewiesen. Die Eier gleiten in deren Hohlraum und werden mit einer Kokonhülle von wechselnder Gestalt umgeben, flach bei Fusus, bei anderen, Nassa z. B., gestielt, becherförmig, gezackt usw. Janthina befestigt solche Eikapseln auf der Unterseite ihres Flosses, andere ordnen sie in ein- oder mehrfache Reihen, Buccinum häuft sie zu Klumpen. Die Kapseln enthalten meist viele Eier, selbst Hunderte. Die Opisthobranchien lassen zum großen Teil, die Pulmonaten jeden Dotter getrennt in einer Eischale.

3. Ontogenie (Fig. 19 bis 21). Bereits

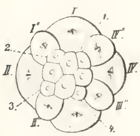


Fig. 19. Ein Furchungsstadium, vom animalen Pol aus gesehen. I bis IV Macromere, von denen sich I″ bis IV″ abgeschnürt haben. 1 bis 4 Micromere (Uebereinstimmung mit Anneliden). Nach Korschelt und Heider.

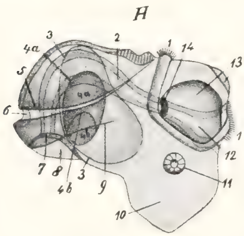


Fig. 20. Embryo von Paludina. 1 Velum, 2 Mitteldarm, 3 Leber, 4 Pericard mit zwei durch ein Septum getrennten Abteilungen 4a und 4b, 5 Rand der Schale, 6 Schalenfalz, 7 After, 8 Mantelhöhle, 9 Mantelrand, 10 Fuß, 11 Statocyste, 12 Schlund, 13 Tentakel, 14 Auge. Nach v. Erlanger.

in der Dotterstruktur ist die künftige Rechts- oder Linksdrehung der Schnecke angedeutet. Die Furchung verläuft spiralig radiär nach dem gleichen Schema wie bei den Polycladen und Anneliden, daher hierfür auf Wolterecks Bearbeitung der Anneliden (Bd. I, S. 439ff.) verwiesen werden kann. Das Ektoderm wird durch drei Quartette gebildet, das Mesoderm geht aus der Zelle 4d hervor usw.

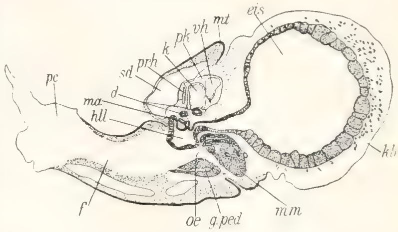


Fig. 21. Sagittalschnitt durch einen Embryo von Limax maximus, bei dem die Eingeweide im Begriff sind in den Fuß einzuwandern. d Darm, ei Eiweißstock, f Fuß, g.ped Pedalganglion, hll hinter linker Leberlappen, k Herzkammer, kb Kopfblase, ma Magen, mm Mundmasse, mt Mantel, oe Oesophagus, pc Podocyste, pk Pericard, prh Harnleiter, sd Schalendrüse, vh Vorhof. Nach Meisenheimer.

Der Embryo niedrigstehender Gastropoden (Docoglossen, Saccoglossen) ist kaum von dem eines Polychäten zu unterscheiden. Ja einzelne Larven haben, wie manche Anneliden, sekundäre Wimperringe, z. B. von Pteropoden. Die Furchung ist entweder gleichmäßig oder ungleichmäßig, je nach der Dottermenge, die das Ei enthält. Makro- und Mikromere sind bei den niederen Prosobranchien oder Aspidobranchien wenig verschieden. Die Zelle D ist oft kleiner oder größer als die 3 anderen Makromere, bald mit Rücksicht auf das System, bald ohne solche. Die Rhachiglossen z. B. enthalten die verschiedenen Typen. Bei der ersten Teilung bleibt, soweit Ungleichheit vorhanden ist, die Zelle AB bei den Streptoneuren kleiner als bei den Opisthobranchien, weil nach Pelseneer bei den letzteren im erwachsenen Zustande der Kopfteil überwiegt: ja die Detorsion der letzteren soll damit zusammenhängen. Für die Rosette und das Kreuz genügt es, auf Woltereck s Schilderung (l. c.) zu verweisen. Die Trochophora oder der Veliger plattet sich nicht ab, wie bei vielen Anneliden, sondern bleibt rundlich. Die Zusammensetzung des Velums oder Prototrochs aus 16 (4×4) Zellen des ersten Quartetts bleibt auf ursprünglicherem Stadium stehen, als bei den Anneliden, denn es bleibt am Rücken offen, ohne daß sich sekundäre Wimperzellen aus dem zweiten Quartett in die Lücke einschöben. Ich habe geglaubt, es auf das Epipodium der erwachsenen beziehen zu sollen. Die Gastrulation erfolgt auch hier epibolisch durch Umwachsung der Entodermzellen, wenn viel Dotter vorhanden

ist, sonst der Regel nach embolisch durch Einstülpung. Der Gastrulamund schließt sich ebenso von den Seiten her, so daß die Ränder beim Zusammenlegen zunächst eine Spalte lassen, die nach dem Verkleben der mittleren Teile vorn den Eingang in den Urdarm, hinten den After frei lassen. Letzterer pflegt sich zu schließen, um später wieder an gleicher Stelle durchzubrechen. Der After liegt anfangs in der Mittellinie am Hinterende. Der Veliger der Docoglossen besitzt in der Mitte des Velarfeldes dasselbe Apikalorgan mit Wimperschopf wie die Trochophora der Würmer. Neben dem Enddarm legt sich das Mesoderm an zunächst in Form zweier symmetrischer Mesodermstreifen. Fraglich bleibt es, wie weit andere Ektodermelemente durch Einwanderung sich am Aufbau des Mesenchyms beteiligen. Zwei Analzellen, neben dem After, liefern nach Pelseneer die larvale Analdrüse; sie entsprechen vielleicht der Wimperzelle neben dem After der Trochophora von Polygordius. Hinter dem Munde legt sich jetzt auf der Ventralseite der Fuß an, entweder als einfache, kielartig vorspringende Zellreihe, wie bei Vaginula, oder als derber Wulst mit seitlichen Ausladungen. Das Rückenepithel wird hoch und liefert die Schalendrüse, bisweilen mit mittlerer Einsenkung. Bei Vaginula besteht die Schalenanlage nach Sarasins aus einem dünnen, strukturlosen Plättchen, das durch die von den Seiten her nach oben vordringenden Mantelwülste abgehoben und abgestoßen wird. Sonst vertieft es sich durch ungleiches Wachstum an seinen Rändern und wird zu einer Kappe, die sich exogastrisch nach vorn über den Kopf legt, eine Lage, die sie schließlich als Schalenapex bei den Docoglossen noch beibehält. Nun setzt eine doppelte Bewegung ein, die eine, die Pelseneer nicht ganz glücklich als „ventrale" Verschiebung bezeichnet, läßt den After auf der rechten Seite nach vorn wandern, so daß der Darm nunmehr eine Krümmung beschreibt, die andere ist die Torsion, jene Drehung, die zur Aufwindung der Schale führt. Sie zeigt sich an der asymmetrischen Form der Schale und am Schalenmuskel (Columellaris), der von ihr zum Kopf führt. Seine vorderen Teile sind gegen den Anfang um 180° gedreht. Die Torsion, die gelegentlich individuell, bei Littorina z. B., ausfällt, womit der Untergang der Larve besiegelt ist, führt die Schale zugleich aus der exogastrischen Lage in die gewöhnliche endogastrische über, und zwar bei manch n mit großer Geschwindigkeit. Es fragt sich, ob die Fälle, in denen der After schließlich in der Mittellinie liegt, wie bei den Dorididen, auf sekundärer Detorsion, d. h. möglichster Rückkehr zur Symmetrie beruht, wie sie den Euthyneuren zukommt, oder ob er die Torsion gar nicht mitmacht. Daß ich den Blinddarm der Limaciden für den ursprünglichen Enddarm halte, wurde oben bemerkt. Dann würde der After durch sekundären Durchbruch entstanden sein. Als typische Larvenorgane haben die paarigen Urnieren zu gelten, die eine auffällige Verschiedenheit zeigen. Sie bewahren nur bei den Pulmonaten das Verhalten, das allgemein als das ursprüngliche gilt, nämlich den Aufbau aus wenigen durchbohrten Zellen, deren oberste eine Wimperflamme enthält. Bei Vorder- und Hinterkiemern sind es dagegen Zellgruppen, oft nur oberflächlich im Ektoderm, die hier und da gefärbte Konkretionen einschließen. Die Zellen werden nachher abgeworfen. Sehr frühzeitig wird auf dem Fußrücken das Operkulum abgeschieden, sowohl bei Strepto- wie Euthyneuren. Es fehlt nur den Pulmonaten in der Regel, kommt aber doch bleibend unter den Basommatophoren, — Amphibola, vorübergehend den Auriculiden, unter den Soleoliferen ebenso vorübergehend den Oncidiiden zu, unter den lissopoden Stylommatophoren Parmacella. Die Cerebral- und Pedalganglien entwickeln sich getrennt durch Ektodermverdickung und nachherige Ablösung, wozu bei den ersteren weiterer Nachschub kommt durch Cerebraltuben. Aehnlich entstehen vom Ektoderm aus die Augen. Die Fühler sprossen heraus. Das Stomodaeum stülpt sich ein und treibt einen ventralen Blindsack hervor, die Radulatasche, in der die ersten Zahnreihen noch nicht die volle Zahl der Zahnplatten zu enthalten pflegen. Der Darm verlängert und windet sich. Zwei Aussakkungen, anfangs noch nahezu symmetrisch, ergeben die Lebern. Wimperepithel läßt den Dotter gleichmäßig durch Magen und Lebern wandern. Die Mantelhöhle vertieft sich. In ihr sprießt bei Prosobranchien die Kieme in Gestalt einer Reihe von Papillen, die sich allmählich verlängern. Bei den Stylommatophoren kann man unterscheiden zwischen einer flachen Mantelhöhle und einer in deren Hintergrund beginnenden Lunge. Höchst auffällig ist es, daß bei den Embryonen der Nudibranchien nach Pelseneer die Mantelhöhle eine verengerte Oeffnung hat, wie die Lunge der Pulmonaten. Die Hämolymphe wird im Blastocöl umhergetrieben durch die Kopf- oder Nackenblase, eine Erweiterung mit maschigem Mesenchym, die regelrecht pulsiert, synchronisch mit dem inzwischen gebildeten Herzen, etwa 60-mal in der Minute. Ihr wirkt bei den Embryonen der Stylommatophoren eine Schwanzblase oder Podocyste entgegen. Sie wird zum Teil so groß, daß sie sich über die Schale hinüberschlägt und mit breiter Fläche der Eischale anlegt, als eine Art Allantois der Atmung und Abscheidung zugleich dienend. Ihr weiteres

Schicksal ist unbekannt. Da sie sich aber bis zum Ausschlüpfen erhält und eine Schwanzdrüse zu dieser Zeit nach Semper noch nicht angelegt ist, wiewohl sie nachher gleich da ist, so hat man sie wohl als Proctodaeum zu betrachten, das bei den Tieren mit Schwanzdrüse sich nach dem Auskriechen einstülpt und zur Schwanzdrüse wird.

Eine Besonderheit findet sich bei vielen Rhachiglossen, die, wie erwähnt, oft sehr viele Eier in einer Eischale bergen. Entweder entwickeln sich dann alle, wie bei Nassa, zu Embryonen, was bei dem beengten Raum zu allerlei Mißbildungen und Verschmelzungen führt, oder eine Anzahl Eier bleibt unbefruchtet, wie bei Purpura und Buccinum. Sie dienen dann den sich entwickelnden Geschwistern zur Nahrung — Adelphophagie.

Die geringste Veränderung haben die Basommatophoren nebst den Prosobranchien des Süßwassers durchzumachen, die in der fertigen Gestalt ausschlüpfen und gleich zum benthonischen Leben übergehen, demnächst die Stylommatophoren. Vereinzelt kommt abgekürzte Entwickelung vor bei relativ großen und dotterreichen Eiern; so schlüpft von den Nudibranchien Cenia ohne Schale und Velum aus nach Pelseneer. Die marinen Formen haben das Segel entweder als einfachen Troch bei den niedersten Prosobranchien, oder mit seitlichen Ausladungen zu vermehrter Schwimmfähigkeit. Diese steigert sich bei vielen Warmwasserformen, indem das Segel sich zu langen Fortsätzen auszieht. Die Velarzipfel erreichen im höchsten Falle jederseits die 4-Zahl, entsprechend den ursprünglichen Epipodialtastern, auf die sie zurückzuführen sein dürften, namentlich bei Heteropoden, höheren Taenioglossen und Stenoglossen. Solche Formen werden eupelagisch und führen oft weite Wanderungen aus. Damit verbinden sie besondere Abänderungen ihrer Schale. Sie bleibt kalkarm und bildet oft ihre Mündung um mit Ausschnitten für die Velarzipfel. Man hat diese Tiere meist als besondere Gattungen beschrieben, Sinusigera für die Purpura-, Macgillivrayia für die Doliumlarve usw. Der Einfluß des warmen Wassers zeigt sich unter Umständen an den Arten desselben Genus; so macht die nordische Purpura lapillus keine weitere Verwandlung durch, während die südlichen Arten eupelagische Larven haben. Die auffälligste Umbildung zeigen die als Echinospira bezeichneten Larven der Lamellariiden in den Warmwassergebieten. Hier wird das Periostracum abgehoben und erweitert zu einer symmetrischen, abgeflachten, gekielten Schwimmschale oder Scaphoconcha, die während des Schwimmens nicht weiter zunimmt. Durch den Mantelrand an ihrer Mündung befestigt, sitzt darin die kleine Larve, die allmählich wächst und dabei auf ihrem Rücken das Ostracum als flaches Kalkschälchen abscheidet. Nach dem Anlanden wird die Scaphoconcha abgeworfen und die Kalkschale von den Mantelrändern überwachsen.

Parasitische Schnecken (Fig. 22, 23). Während die postembryonale Umwandlung

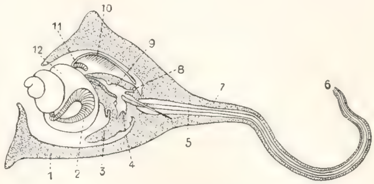


Fig. 22. Schematischer Längsschnitt durch Stilifer. 1 Scheinmantel, 2 Magen, 3 Fuß, 4 Pedalganglion mit Statocyste, 5 Oesophagus, 6 Mund, 7 Rüssel, 8 Auge, 9 Cerebralganglion, 10 Kieme, 11 After, 12 Leber. Nach P. und F. Sarasin.

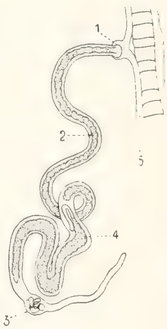


Fig. 23. Entoconcha mirabilis. 1 Vorderende, 2 Rest des Darms, 3 Hoden, 4 Ovarium, 5 Periintestinalgefäß der Synapta, an welchem der Schmarotzer haftet. Nach Joh. Müller.

der terrestrischen Schnecken und der aquatilen vom Beginn der benthonischen Lebensweise sich beim weiteren Wachstum im wesentlichen auf die Ausbildung der Schalenmündung und der Geschlechtswerkzeuge beschränkt, erfahren die Schmarotzer vielfach die tiefgreifendsten Veränderungen. Sie finden sich nur bei Echinodermen; neuerdings hat Pelseneer 2 Formen bei Muscheln, also bei Weichtieren selbst, gefunden. Nils Rosén hat die letzte Zusammenstellung gegeben. Sie scheinen auf 2 Wurzeln zurückzugehen. Schon im Paläozoikum kommt Capulus seßhaft an Crinoidenkelchen vor, Eulimen fand Semper frei kriechend im Magen einer Holothurie. Von diesen kaum veränderten Formen geht eine Kette allmählicher Umwandlung bis zur schlauchförmigen Entoconcha, die Joh. Müller für einen Wurm nahm, der Schnecken erzeugte,

denn er enthielt Embryonen von typischer Gastropodengestalt. Thyca, Pelseneeria und Turtonia leben ektoparasitisch auf Seeigeln, einen kurzen Rüssel in deren Haut senkend, wobei Turtonia noch den Platz wechseln kann. Mucronalia senkt einen langen Rüssel in den Wirt ein, Stilifer selbst senkt sich in die Haut ein, Megadenus lebt in der Wasserlunge einer Holothurie, alle drei nähren sich von den Körpersäften des Wirtes, stehen aber noch mit der Außenwelt in Verbindung und haben daher, wie die vorige Gruppe, ihre Kieme noch behalten. Die stärkste Umwandlung durch Entoparasitismus haben Gasterosiphon, Entocolax, Entoconcha und Enteroxenos erfahren. Die allgemeinste Veränderung besteht in einem Scheinmantel, der an der Basis des Rüssels hervorwuchert und die Schnecke einhüllt. Das tritt schon stark hervor bei Stilifer, bei Gasterosiphon umhüllt er nicht nur die Schnecke, sondern zieht sich noch zu einem langen Rohr aus, so daß das Tier äußerlich eine an beiden Enden verlängerte Spindel darstellt, die aber im Innern noch die Morphologie eines Gastropoden zeigt; diese ist bei Entocolax ganz geschwunden, Entoconcha und Enteroxenos sind endlich zu einem einfachen Schlauch geworden. Die Reduktion der einzelnen Organe geht verschiedene Wege. Die Schale schwindet von Gasterosiphon an. Der Fuß ist bei Turtonia und Pelseneeria vollentwickelt, nahezu so bei Mucronalia, bei Stilifer und Gasterosiphon wird er zu einem unbedeutenden Lappen, bei Megadenus ist er vorhanden und beherbergt zwei Fußdrüsen, eine sogar von abnormer Größe, den übrigen fehlt er. Die Niere schwindet bald. Die Radula fehlt durchweg. Speicheldrüsen scheinen nur noch bei Thyca vorhanden. Die Leber bleibt am längsten erhalten. Den schlauchförmigen mangeln Enddarm und After. Kieme und Herz schwinden von Gasterosiphon an. Von den Sinneswerkzeugen sind vielfach noch Tentakel, Augen und Statocysten erhalten, weil die Tiere in der Jugend vermutlich eine Zeitlang frei leben. Durchweg bleiben natürlich die Geschlechtsorgane bestehen, aber sie entbehren der sekundären Anhänge und sind hermaphroditisch.

4. Biologie. 4a) L e b e n s w e i s e. Die Schnecken sind in erster Linie von der Feuchtigkeit abhängig. Eingetrocknete Lungenschnecken nehmen Wasser durch den Mund und die Haut auf, Nacktschnecken zunächst im Uebermaß, so daß sie erst wieder einen Teil abgeben müssen, um fressen zu können (Künkel). Winter- und Trockenschlaf richten sich nach der Temperatur und Feuchtigkeit. Sie können mehrere Jahre dauern, bei Ampullaria und bei Wüstenschnecken. Süßwasserschnecken vertragen zum Teil das Einfrieren im Eis. Unter dem Eis bleiben viele munter und lebhaft, verdauen aber nicht und sondern in der Schale keinen Kalk ab, so daß das fortwachsende Periostracum Jahresringe bildet. Die dicksten und festesten Schalen entstehen im tropischen Litoral, auf dem Lande in trockenen Gegenden. Schnecken mit turmförmiger Schale kriechen vorwiegend an senkrechten Wänden, solche mit napfförmiger sitzen meist träge auf der Unterlage, bei den Patellen so, daß die Schalenränder genau den Unregelmäßigkeiten des Felsens folgen. Gleichwohl unternehmen die Tiere nächtliche Wanderungen, von denen sie an den Ausgangspunkt zurückkehren. Die Verbreiterung der Außenlippe bei den Flügelschnecken dient zur Herstellung der Gleichgewichtslage, sie kehren, von der Woge hin- und hergeworfen, jedesmal wieder die Mündung nach unten. Die symmetrischen Schalen der pelagischen Heteropoden, bei den Atlantiden mit einem Kiel versehen, ebenso der Pteropoden stellen das Gleichgewicht beim Schwimmen her, Pteropoden mit asymmetrischer Schale, wie Limacina und Creseis, steigen in schräger Richtung auf und ab. Die Stylommatophoren sind ans Land gebunden, mit Ausnahme der Oncidiiden, die zum Teil in der Brandungszone leben, und der Succineen, die auch im Süßwasser sich zu benehmen wissen; manche Raublungenschnecken, zumal Testacella, halten sich meist im Boden auf. Die Stylommatophoren haben sich von der Wärme weit unabhängiger gemacht, als die Landdeckelschnecken, die am Ost- und Westpol die Tropen kaum überschreiten, aber auch in Europa in der gemäßigten Zone haltmachen.

Von den Basommatophoren leben die Auriculiden auf dem Lande, mit Ausnahme des kleinen Carychium und des höhlenbewohnenden Zoospeum in Meeresnähe. Die übrigen sind zumeist an das Süßwasser gebunden, wo sie in der Nähe der Oberfläche bleiben, um Luft schöpfen zu können. Doch gehen auch namentlich einzelne Limnaeen bis auf den Grund der Seen, wo sie schließlich nicht nur durch die Haut atmen, sondern Wasser in die Lungenhöhle nehmen. Die marinen halten sich in der Nähe der Küsten auf, wo sie die Atemhöhle bald mit Luft, bald mit Wasser füllen. Die Opisthobranchien sind aufs Meer beschränkt, nur Alderia geht in unseren Meeren ins Brackwasser, die Hedyliden auf dem malaiischen Archipel in den Unterlauf der Flüsse. Sie sind im allgemeinen Bodenbewohner, doch vermögen manche mit Hilfe der Epipodien zu schwimmen, so Gastropteron, Aplysia usw. Die Phyllirrhoiden schwimmen frei im Wasser, soweit sie sich nicht, wie Cephalopyge, an Siphonophoren festhalten. Glaucus hält sich in umgekehrter Lage an der Oberfläche, wobei die seitwärts gerichten Rückenpapillen

als Ausleger dienen. Dieser Modus knüpft an die Fähigkeit aller Wasserschnecken an, mindestens in der Jugend in umgekehrter Lage an dem vom Fuß ausgeschiedenen Schleimband am Wasserspiegel zu hängen. Das Schleimband wird vom Propodium mit Luftblasen versorgt bei Janthina, die an diesem Floß in Warmwassergebieten flottiert. In ihnen halten sich die eupelagischen Larven vieler Prosobranchien auf, sowie die Heteropoden, von denen Atlanta sich noch zeitweilig festheftet, die übrigen, durch Schleim gequollen, zeitlebens schwimmen, indem sie sich mit dem Kielfuß vorwärts bewegen, Pterotrachea auch durch Schlängelungen des ganzen fischartigen Körpers. Die übrigen marinen Vorderkiemer leben benthonisch, einige festgewachsen, die meisten im Litoral, eine Anzahl bis in die Tiefsee hinunter. Die Pteropoden endlich sind durchweg pelagisch, die meisten im warmen Wasser.

Die typische Lokomotion der Gastropoden ist ein Gleiten der Sohle auf der Unterlage, mit zwischengeschaltetem Schleim. Dabei ist der Fuß durch Blut geschwellt. Bei den Stylommatophoren ziehen lokomotorische Querwellen von hinten nach vorn über die Sohle weg, mit automatischer Regelmäßigkeit. Sie rühren von Längsmuskeln her. Wie diese den Fuß regelrecht nach vorn treiben können, ist noch nicht aufgeklärt, trotz vieler Versuche. Bei den Holopoden nehmen sie die ganze Breite der Sohle ein, bei den Aulacopoden beschränken sie sich auf das lokomotorische Mittelfeld. Die Unterschiede sind dieselben wie bei den Landplanarien mit schmaler oder breiter Kriechsohle. Sie kommen in ähnlicher Weise vielen marinen Formen zu. Bei den Basommatophoren sind die Wellen diffus über die ganze Sohle zerstreut, man erkennt sie nur, wenn das Tier am Wasserspiegel hängt. Bei manchen, z. B. Pomatias, sieht man Wellen von vorn nach hinten durch den Fuß ziehen, sie machen indes den Eindruck von pulsierenden Blutwellen. Bei vielen Vorderkiemern, welche den Fuß durch eine mediane Furche geteilt haben, wirken die beiden Hälften abwechselnd, bei manchen wird jede Hälfte wiederum physiologisch geteilt, so daß in dem einen Feld die Wellen von hinten nach vorn, im anderen von vorn nach hinten ziehen. Cyclostoma, mit diffusen Wellen, kriecht so, daß abwechselnd je eine Hälfte sich vom Boden loslöst, daß also gewissermaßen Schritte gemacht werden, wobei die kreisförmige Schnauze durch abwechselndes Ansaugen und Loslösen unterstützt. Das Schwimmen der Opisthobranchien und Pteropoden geschieht durch den Schlag der seitlichen Fußverbreiterungen, Para- und Epipodien. Mantelanhänge können als Schwebmittel dienen.

Zum Graben im Schlamm benutzen die Bulliden das aus den Fühlern gebildete Kopfschild (s. oben). Vorderkiemer tun es mit dem Fuß, der vielfach durch Wasseraufnahme geschwellt wird, am stärksten bei Natica. Hier liegen am Vorderrande, im Bereiche der vorderen Fußdrüse, auf welche wohl die Einrichtung zurückzuführen ist, Poren, die durch Sphincter verschlossen werden können. Sie führen in verzweigte Räume, welche sich tief zwischen die Gewebe erstrecken. — Manche Heliciden bohren Löcher im Kalkgestein, das sie vermutlich durch ausgeschiedene Kohlensäure auflösen.

Der Rückzug in die Schale erfolgt bei den beschalten Formen durch den Schalenmuskel, das Herausstrecken durch das Blut, welches durch den Muskeltonus des Integumentes gegen den Vorderkörper gepreßt wird. Aehnlich geschieht das Ausstülpen des Penis. Wenn dabei sowohl die ausgestreckte Schnecke wie die retrahierte gleicherweise die Schale ausfüllt, ja wenn sie sich noch weiter ins Gehäuse zurückziehen kann, so wird der Volumunterschied ausgeglichen durch die Raumveränderung der Atemhöhle. Basommatophoren benutzen bisweilen die Luft in der Atemhöhle als Schwimmblase, um sich aus tieferen Schichten an die Oberfläche des Wassers tragen zu lassen.

Die Nahrung der Gastropoden ist sehr vielseitig. Fast alle Familien der Stylommatophoren haben einen Seitenzweig getrieben, der sich vom Raube nährt. Die Raublungenschnecken sind Spezialisten, deren Beute entweder in anderen Schnecken oder in Regenwürmern besteht. Die Tatsache erklärt sich aus der Vorliebe namentlich altertümlicher Schnecken für Pilze und Flechten (Clausilien, Pupen, Nacktschnecken usw.). Die Wüstenschnecke Helix desertorum mästet sich an den Algen, die sie mit dem aufgenommenen Sande erbeutet. Die höheren sind dann vielfach zur Herbivorie übergegangen, so daß sie die Erwerbung vieler Schutzmittel gegen Schneckenfraß, Haare, Bitterstoffe, Raphiden usw. von seiten der Pflanzen vermittelt haben. Hier und da kommt Befruchtung der Blüten durch Schnecken vor. Süße und saftige Früchte werden vielfach bevorzugt. Einen gleich ursprünglichen Zug zeigen die Pteropoden. Die Thecosomen nähren sich von Mikroplankton, das sie durch das Wimperfeld ihrer Flossen dem Munde zutreiben, die Gymnosomen aber von Thecosomen, wenigstens Clione lediglich von Limacina. Die Docoglossen weiden den Ueberzug der Felsen ab, der aus Algen und niederen Tieren besteht; daher die derben Radulazähne. Niedere Rhipidoglossen fressen vielfach Tang, Neritina Süßwasserschwämme. Die sessilen Wurmschnecken breiten den

Schleim aus ihrer großen Fußdrüse schleierartig aus und verzehren ihn dann mit allen Organismen, die daran sitzen. Die grabenden Schnecken beuten die Kleintierwelt im Meer aus. Der dabei mitaufgenommene Sand hat zur Bildung der Kauplatten im Magen geführt (s. oben). Die Heteropoden und Janthina sind gefräßige Räuber, die jede Beute annehmen. Die Rhachiglossen sind vielfach Aasfresser, wie Nassa, welche während der Ebbe mit den Leichen aufräumt, oder Räuber, welche namentlich andere Mollusken, Schnecken und Muscheln, angreifen. Bei letzteren brechen sie entweder die Schalenränder mittels des Peristoms auf, oder sie bohren die Schalen mit der Radula an, unter erweichender Mitwirkung von Bohrdrüsen, ähnlich Natica. Durch das kreisrunde Bohrloch wird dann der Rüssel gesenkt. Wie die parasitischen Schnecken haben höhere Taenioglossen, Dolium, Tritonium, nähere Beziehungen zu den Echinodermen, die sie mit Hilfe ihres sauren Speichels (s. oben) bewältigen. Die Lamellariiden sind Spezialisten an Ascidien, an und von denen sie leben, viele Nudibranchien an Hydrozoen, deren Nesselkapseln sie dann zu eigenem Schutz verwerten (s. oben). Niederste Saccoglossen leben in Symbiose mit Zoochlorellen, von denen ihr Körper durchsetzt ist. — Aufspeicherung von Reservestoffen erfolgt namentlich in Form von Glykogen, das entsprechend während des Winterschlafs verbraucht wird. Denn wenn auch die Lebensprozesse dabei herabgesetzt sind, der Herzschlag verlangsamt wird und das Körpergewicht abnimmt, so geht doch der Stoffwechsel weiter, und die Abscheidung der Niere wird nicht unterbrochen.

Die Färbung der Schale und Haut scheint meist eine einfache Folge von klimatischen Einflüssen auf die Pigmentablagerung zu sein, bisweilen wird sie aber auch biologisch verwertet. Im allgemeinen begünstigt die Wärme buntere Farben. Die pelagische Janthina ist violett, Glaucus, seiner Rückenlage entsprechend auf der Bauchseite marineblau, auf der Oberseite silberweiß, durch Einlagerung von Guaninkörnchen ins Epithel. Grelle Farben wirken oft als Schreckmittel, rot bei Chromodoris, gelbe Spitzen der Rückenpapillen auf blauem Grunde bei Aeolis, Formen, die durch Ekelstoffe oder Nesselkapseln geschützt sind. Nudibranchien zeigen vielfach Schutzfärbung, rote Doto auf Rotalgen, ähnlich Lamellarien u. a.

Phyllirrhoe ist durch hohes Leuchtvermögen ausgezeichnet. Die Phosphoreszenz ist an bestimmte Zellen gebunden und unterliegt dem Einfluß des Nervensystems.

Das Lebensalter ist nur von wenigen Arten genauer festgestellt, namentlich durch Künkel. Unsere Nacktschnecken und viele Nudibranchien sind meist nur einjährig, Limax maximus mehrjährig, Helixarten erreichen 5 und 6 Jahre. Hier und da übersteht ein Individuum mehr Winter als der Durchschnitt und zeigt dann Riesenwuchs. Die Lebensenergie erschöpft sich mit der Zeugungskraft, die Anzahl der Eier im Gelege nimmt ab, und das Tier geht bald ein. Die pelagischen Janthinen und Heteropoden treten oft in riesigen Schwärmen auf, die dann wieder verschwinden, ohne daß die Abhängigkeit von der Lebensdauer bekannt wäre.

Die Gastropoden haben viele Feinde, insofern sie zahlreichen Tieren zur Nahrung dienen, Insektivoren, Vögeln, Echsen, Amphibien, Fischen, vereinzelt selbst Schlangen; dazu im Süßwasser den Planarien, Rüsselegeln. Nacktschnecken werden von Carabiden und Lampyridenlarven verfolgt. Als Schmarotzer kommen namentlich Nematoden und Trematoden in Betracht, den letzteren dienen sie als Zwischenwirte, indem sie ihre Sporocysten und Redien beherbergen. So ist Limnaea truncatula der Zwischenwirt des Leberegels, die amphibische Lebensweise der Succineen hat die merkwürdige Anpassung des Distomum macrostomum veranlaßt, dessen Sporocyste in der Leber der Schnecke sitzt und einzelne Brutschläuche, als Leucochloridium paradoxum bezeichnet, in die Fühler der Schnecke vortreibt, wo sie von den zur Tränke kommenden Singvögeln als Insektenlarven verspeist werden.

4b) Regeneration. Zu den erwähnten Schutzmitteln der Schutz- und Trutzfarben, der erborgten Nesselkapseln, der bergenden Schale und des Deckelverschlusses, des Schleims kommt etwa noch die Abscheidung besonderer Säfte, zum Trüben des Wassers bei Janthina, von abschreckendem Geruch bei Aplysia, Hyalina alliaria und anderen, dazu endlich noch ein hohes Regenerationsvermögen, das nicht nur zerbrochene Schalen auszubessern (siehe oben), sondern auch verloren gegangene Weichteile wieder zu ersetzen erlaubt. Auf der leichten Regeneration der Fühler und Augen beruht z. B. die erwähnte Anpassung des Leucochloridium paradoxum; denn das mit dem Brutschlauch abgerissene Tentakel wird schnell erneuert, worauf abermals von der Sporocyste aus ein Schlauch einwuchert. Zur höchsten Steigerung ist die Einrichtung gediehen, wenn sich mit dem Regenerationsvermögen Autotomie verbindet. Ein Helicarion wirft auf dem Lande, Harpa, die Harfenschnecke, im Meere auf Reiz das Ende des Fußes ab, das dem Verfolger überlassen bleibt.

4c) Verwendung. Die Verwendung der Gastropoden von seiten des Menschen ist mannigfach. Als Nahrung dienen namentlich

Stylommatophoren, in Mitteleuropa die Weinbergschnecke und marine Vorderkiemer, Littorina, Buccinum und andere. Unzivilisierte Völker verwenden die Schalen oft als Geld, Cypraea moneta in Afrika und Indien, Haliotis-Stücke in Amerika u. dgl., ebenso als Schmuck in der verschiedensten Kombination und Zurichtung. Dazu der Gebrauch als Werkzeuge, Terebra als Bohrer oder Hacke, Cypraea als Löffel oder Dose usw.

5. Systematik und Phylogenie. Die großen Abteilungen sind eingangs genannt. Sie sind bloß aus praktischen Rücksichten aufgestellt, ohne daß damit über die wirklichen Verwandtschaftsverhältnisse etwas ausgesagt wäre. Diese sind unklar genug. Die gewöhnliche Anschauung, wonach das Leben nicht nur, sondern auch die einzelnen Tierkreise dem Meere entstammen, liegt den meisten Spekulationen zugrunde, die von einem phantastischen, noch bilateral-symmetrischen Prorhipidoglossum ausgehen, über dessen Bau im einzelnen die Ansichten stark differieren, so gut wie über die Ursachen der Aufwindung und Asymmetrie; Pelseneer vertritt die Ableitung von Anneliden, indem er sich namentlich auf das Nervensystem stützt. Aber den Gastropoden fehlt doch die Segmentierung und Metamerie, daher man sie höchstens mit dem Annelidenkopf vergleichen darf. Pelseneer hat, ebenso in erster Linie nach dem Bau des Schlundrings, die Pteropoden von den Opisthobranchien abgeleitet, und zwar in zwei Reihen, indem er die Thecosomen an die Bulloiden, die Gymnosomen an die Aplysioiden angliedert. Beide würden mit den Tectibranchien ins Mesozoikum zurückreichen. Aber die Paläontologie scheint den Pteropoden ein weit höheres Alter bis ins Paläozoikum zuzusprechen; und man hat daher wohl für die Gruppen der Tectibranchien wie für die der Pteropoden nach einer parallelen Entwicklung aus anderer Wurzel zu suchen. Siphonaria findet man noch jetzt bald unter den Pulmonaten (Fischer, Pelseneer und andere), bald unter den Opisthobranchien (Thiele). Die Euthyneuren werden gewöhnlich als Hermaphroditen den dioecischen Streptoneuren gegenübergestellt. Aber unter den letzteren gibt es genug Zwitter, und zwar gerade unter altertümlichen, wie Docoglossen und Valvata.

Alle solche Dissonanzen machen die üblichen Spekulationen verdächtig, und man hat nach einem anderen Wege zu suchen. Als einziges Organ, das durchweg asymmetrisch gebaut ist, hat die Gonade und der Geschlechtsweg zu gelten. Daß die Geschlechtsöffnung nicht aus medianer Lage verschoben ist, wird bewiesen durch die Genitalrinne, welche bei den Stylommatophoren durchweg auf beiden Seiten vorkommt. Zudem wird in Ausnahmefällen noch auf der linken Seite, symmetrisch zur rechten, ein normaler Penis gebildet, mit allen Einzelheiten, doch ohne Verbindung mit der Gonade und daher nicht funktionsfähig. Die Asymmetrie des Eingeweidesackes kann folglich nur auf die einseitige Lage der Geschlechtsöffnung, ursprünglich am Mantel, zurückgeführt werden. Der Ursprung liegt auf dem Lande. Dafür spricht die Struktur der hinteren Hälfte des Atemhöhlendaches bei Pleurotomaria als Lungengefäßnetz mit randständigen, d. h. nachträglichen Kiemen, ebenso sicher die Atemhöhle mit engem Pneumostom beim Embryo der Nudibranchien, der nachher als Veliger ausschlüpft: vor der Trochophora also die Lungenschnecke; weiter wird die größere Ursprünglichkeit des Pulmonatenembryos bezeugt durch die Wimperflammen der Urnieren (s. oben), sie weisen auf Plathelminthen, d. h. Turbellarien zurück, von denen ebenso die Anneliden ausgehen. Die lokomotorischen Wellen weisen in derselben Richtung, d. h. auf Landplanarien. Das einfachste Schälchen scheint in der Tat das bald abgeworfene embryonale Conchinhäutchen der Vaginuliden zu sein. Daran schließt sich das sack- oder kugelförmige von Paraparmarion und den Embryonen von Docoglossen und Nudibranchien, es entspricht dem exogastrischen Apex der Patellenschale, dem endogastrischen von Parmacellilla und Pteropoden. Eine solche Rechnung, welche die Kiemen erst nach der Einwanderung ins Wasser entstehen läßt, hat den Vorteil, daß sie nicht mit unbewiesenen hypothetischen Kiemen zu rechnen braucht, die verschwunden sein sollen, sondern mit realen Verhältnissen. Auf dem Lande entwickeln sich früh verschiedene Zweige, die Soleoliferen, die lissopoden Stylommatophoren und die Landdeckelschnecken. Letztere, durch ihr Operculum am besten vor den klimatischen Einflüssen geschützt, behalten ihre weite Mantelöffnung, ihre soliden Fühler usw. Die Stylommatophoren dagegen stellen in der Gegenwart die schärfste Anpassung an das Landleben dar, ihr Schlundring läßt trotz starker Konzentration alle Ganglien getrennt, den verschärften Anforderungen an die einzelnen Körperteile entsprechend. So sind altertümliche Züge, namentlich im Nervensystem, höchstens bei Landdeckelschnecken erhalten. Sonst finden wir die verschiedenen archaistischen Stufen im Wasser, wo sie konserviert blieben, wobei nur das Ektoderm weitere Anpassungen gewann. Das System kann also die primitiven Stufen bei den marinen Vorderkiemern bestehen lassen, nur mit dem Vorbehalt, daß sie vom Lande stammen und viele ektoder-

male Einzelheiten dazu gekommen sind, namentlich typische und adaptive Kiemen. So findet der Schlitz in der Schale der Pleurotomarien, die zu den ältesten gehören, seine Erklärung; so weit er reicht, so weit reicht auch der Anteil des Tieres, der nach der Einwanderung ins Wasser erworben wurde. Die gleiche Auffassung hat für die paläozoischen Bellerophonten zu gelten, nur daß bei ihnen die starke gewundene Schale noch symmetrisch und exogastrisch war, woraus für die innere Organisation der gleiche Schluß folgt. Einmal eingeleitete Konzentrationen im Nervensystem konnten bei dem Gleichmaß des Wassers weitergehen über die Stufe der Pulmonaten hinaus. Daß sich bei alledem der Stammbaum und die Verwandtschaft im einzelnen noch längst nicht überall nachrechnen läßt, ist ein Nachteil, der bei der umgekehrten Herleitung vom Wasser aufs Land ebenso lästig empfunden wird, nur daß bei ihr das Verständnis der großen allgemeinen Züge wegfällt. Die erste Schale war eine erhärtete Absonderung auf dem Rücken des Turbellars, gewonnen als Trockenschutz, und nachher mit der Rückenhaut verklebt.

Bei der Ueberfülle der Gestalten kann das System nur in abgekürzter Form gegeben werden.

Klasse Gastropoda.

I. Unterklasse Bellerophontidae.

Paläozoische Schalen, symmetrisch und vermutlich exogastrisch, meist mit langem Schlitz.

II. Unterklasse Streptoneura (Chiastoneura).

Visceralkommissur in Form einer 8 mit eingelagertem Supra- und Infraintestinalganglion.

1. Ordnung Prosobranchia, Vorderkiemer.

Mit weitoffener Atemhöhle. Das Ctenidium liegt in der Regel vor dem Herzen. Meist diöcisch.

1. Unterordnung Diotocardia (Scutibranchia, Aspidobranchia).

Herz bei den altertümlicheren mit 2 Vorkammern, die Kammer vom Enddarm durchbohrt.

Tribus Docoglossa, Balkenzüngler. Schale napfförmig mit nahezu exogastrischem Apex. Kein Operculum. Nur eine Vorkammer. Einfacher Kiefer über dem Mundeingang. Radula mit wenigen Zähnen in einer Querreihe, aber einige davon mit sehr starkem Epithem. Sekundäre Kiemen unter dem Mantelrande. Mit becherförmigen Augen.

Fam. Patellidae. Napfschnecken ohne Kieme in der Atemhöhle.

Fam. Acmaeidae. Mit einem Ctenidium in der Atemhöhle.

Tribus Rhipidoglossa, Fächerzüngler. Radula mit sehr vielen Marginalzähnen. Kiefer paarig. Die Tribus setzt mit typischer Diotocardie ein, nachher schwindet eine Vorkammer. Ebenso die Ctenidien. Epipodium meist gut entwickelt. Pedalganglien als Markstränge. Darm mit Schlundtaschen und einem Spiralcöcum. Schale mit Perlmutter.

Fam. Pleurotomariidae. Schale mit langem Schlitz.

Fam. Haliotidae. Schale mit weit offener Mündung und kurzer Spira. Ohne Deckel.

Von den uralten Pleurotomarien leben noch rezente Vertreter in der Tiefsee der Antillen und der ostasiatischen Gewässer. Die Haliotiden stellen ihre umgebildeten Nachkommen im Litoral dar, deren Schalenschlitz überbrückt und in Löcher abgeteilt ist.

Fam. Fissurellidae. Schale kegelförmig, schließlich ohne Gewinde. Zunächst mit Schlitz. Durch Schluß vom Peristom her wird daraus eine Oeffnung, die sich zuletzt bis auf die Spitze des Kegels verschiebt.

Emarginula. Fissurella.

Bei den folgenden ist nur ein Ctenidium vorhanden, nebst einer Vorkammer.

Fam. Trochidae. Schale kreiselförmig. Deckel hornig, Augen offen, becherförmig. Trochus mit 3 oder 4, Margarita mit 5 bis 7 Paaren von Epipodialtastern.

Fam. Stomatiiden. Schale ohrförmig, wie bei Haliotis, doch ohne Schlitz.

Stomatella. Gena.

Fam. Delphinulidae. Gewundene Schale. Horniges Operculum. Obere Palmetten auf der Stirn.

Delphinula mit 5, Cyclostrema mit 3 oder 4 Paar Epipodialtastern.

Fam. Turbinidae. Schale gewunden. Dicker, runder Kalkdeckel. Epipodialtaster. Turbo mit kugeliger, Phasianella mit höherer Spira.

Fam. Neritidae. Derbe Kalkschale, das Innere ist resorbiert. Kalkiges Operculum mit Muskelapophyse. Keine Epipodialanhänge. Penis am Kopf, ohne Verbindung mit der Genitalöffnung. Begattungsporus von dem für die Eiablage getrennt.

Nerita marin, Neritina fluviatil. In den Tropen zum Teil außerhalb des Wassers auf Mangroven.

Hier schließen sich die kleinen marinen Cocculiniden an mit vorwiegend napfförmiger Schale.

Fam. Helicinidae. Landformen der Tropen aus Ost- und Westpolgebiet. Ohne Kiem . Statt dessen Lungenhöhle.

Helicina mit, Proserpina ohne Operculum.

2. Unterordnung Monotocardia (Pectinibranchia).

Durchweg nur noch eine Vorkammer, ein Ctenidium, Osphradium, Nephridium; die entsprechenden Organe der rechten Seite sind geschwunden. Das Zentralnervensystem ist mehr oder weniger konzentriert.

Tribus Taenioglossa, Bandzüngler. Die Radula hat 7 Zähne in der Querreihe, doch kommen Abweichungen vor; manche sind agloß. Die Schale ist anfangs holostom mit ganzrandiger Mündung, bei den höheren siphonostom. Der Mund rückt allmählich auf die Spitze einer Schnauze vor.

A. Platypoda, mit Kriechfuß.

Fam. Paludinidae. Vivipare Süßwasserformen. Pedalganglien als Markstränge mit Querkommissuren, strickleiterförmig. Niere mit Ureter.

Paludina holarktisch. Cleopatra afrikanisch.

Fam. Cyclophoridae. Landschnecken mit Lunge. Pedalganglien als Markstränge. Mit

Operculum. Cyclophorus mit niedrig konischem Gewinde, tropisch und subtropisch. Pomatias mit gestreckter Spira, bis Mitteleuropa. Cyclosurus mit abgelöster, evoluter Spira. Opisthopoma. Pupina. Pupinella. Atractus usw.

Fam. Ampullariidae. Amphibisch mit Lungensack über der Kiemenhöhle. Die Luft wird durch einen Sipho hereingeholt. Tropisch.

Ampullaria mit rechts-, Lanistes mit links- (ultra-rechts) gewundener Schale.

Fam. Littorinidae. Mit den altertümlichen Schlundtaschen; zum Teil noch mit Stirnpalmetten. Littorina an der Meeresküste, wo die Arten nach den Höhenstufen geordnet sind, so daß die höchsten nurnoch selten vom Spritzwasser getroffen werden. Cremnoconchus terrestrisch in Indien. Lacuna und Fossarus marin, letzterer mit Palmetten.

Planaxis nahestend.

Fam. Cyclostomatidae. Landschnecken mit konzentrierten Ganglien. Schnauze mit Endscheibe, ohne Kiefer. Fuß mit tiefer Längsfurche.

Cyclostoma s. Ericia bis Mitteleuropa. Choanopoma. Omphalotropis. Cistula. Acroptychia.

Fam. Aciculidae. Kleine Landschnecken mit länglicher Spira und hornigem Deckel. Acicula s. Acme bis Mitteleuropa.

Fam. Rissoidae. Aehnliche Schale. Mit Kieme. Mit 2 Epipodialfilamenten. Rissoa litoral. Litiopa pelagisch an Sargassum.

Fam. Hydrobiidae. Mit Kieme. Kleinere Brack- und Süßwasserformen. Hydrobia s. Paludestrina im Brackwasser, früher auch im salzigen Mansfelder See. Bithynia mit Kalkdeckel im Süßwasser. Lithoglyphus mit niedergedrückter Spira und hornigem Operculum, im Süßwasser. Bithynella kleine Süßwasserformen. Vitrella s. Lartetia in Quellen und Höhlen der Kalkgebirge. Assiminea luftatmend, an der Küste.

Einige abweichende Formen, wie die kleine Homalogyra mit abgeflachter Schale u. a.

Fam. Truncatellidae. Kleine längliche Schalen. Tier mit Kieme, an warmen Meeresküsten. Truncatella.

Fam. Valvatidae. Kleine rundliche oder abgeflachte Schalen; rundes Operculum. Zwitter. Kieme gefiedert und randständig. Von der rechten nur die Rhachis erhalten als ein Tentakel. Süßwasser.

Valvata.

Fam. Hipponychidae. Schale kegelförmig. Fuß schwach, heftet sich durch eine Kalkausscheidung (Operculum?) fest.

Hipponyx.

Fam. Capulidae. Schale mützenförmig mit reduziertem Gewinde. Ihr Inneres zum Teil resorbiert, mit hufeisenförmigem Muskeleindruck.

Capulus. Thyca schmarotzend an Echinodermen, das paläozoische Platyceras an Haarsternen.

Fam. Calyptraeidae. Mit abgeflachter Spira. Im Inneren der Schale ein Kalkseptum oder -trichter. Calyptraea, Crepidula, Crucibulum.

Fam. Cypraeidae. Schale mit langer, schmaler Mündung, wobei der letzte Umgang die vorhergehenden vollständig umgreift, durch die heraufgeschlagenen Mantelränder poliert.

Cypraea. Trivia. Pedicularia. Ovula.

Fam. Naticidae. Schale kugelig, genabelt. Augen verkümmert. Fuß mit Wasserporen, schwellbar. Grabend im Schlamm. Natica.

Fam. Lamellariidae. Schale mehr oder weniger im Mantel eingeschlossen. Kein Deckel. Kiefer oben vereinigt. Mit besonderer Schwimmlarve oder Echinospira. Zum Teil Zwitter.

Lamellaria. Velutina. Marsenina. Oncidiopsis.

Fam. Melaniidae. Gestreckte Schalen, zum Teil dekolliert. Mantelrand gefranst. Melania. Melanopsis. Im Süßwasser der wärmeren Länder bis zu den Südostalpen.

Die fossilen Pseudomelanien und Nerineen schließen sich vermutlich hier an.

Fam. Cerithiidae. Mit langer, meist knotiger Spira und kurzem Sipho.

Cerithium marin. Cerithidea im Brackwasser. Triforis linksgewunden. — Ohne Sipho mit kurzer Schale: Modulus.

Fam. Pyramidellidae. Lange Spira mit heterostrophem Apex. Tentakel taschenförmig. Zwischen Fuß und Schnauze ein vorspringendes Mentum. Agloß. Kleine Formen.

Pyramidella. Odostomia, hermaphroditisch.

Fam. Eulimidae. Aehnlich. Tentakel solid. Meist agloß.

Hierzu wohl die parasitischen Familien der Turtoniidae, Stiliferidae und Entoconchidae (s. oben).

Fam. Vermetidae, Wurmschnecken. Festgewachsen. Die kegelförmige Spira löst sich nachher los und wächst als unregelmäßiges Rohr weiter.

Vermetus. Siliquaria mit Schalenschlitz.

Fam. Caecidae. Minimale Tiere mit fast ganz abgerollter Schale, kriechen durch Wimperung.

Caecum.

Fam. Turritellidae, Turmschnecken. Schale sehr schlank. Mantelrand gefranst, ohne Sipho.

Turritella.

Fam. Xenophoridae. Schale flach kegelförmig, mit Fremdkörpern besetzt.

Xenophora.

Fam. Struthiolariidae. Schale länglich oval. Radula mit überzähligen Marginalzähnen.

Struthiolaria, in südlichen Meeren.

Fam. Chenopodidae. Schale mit flügelförmig verbreiterter Außenlippe. Gewöhnlicher, schlanker Kriechfuß.

Fam. Strombidae, Flügelschnecken. Schale ähnlich. Springfuß.

Strombus. Pteroceras, Teufelskralle.

Fam. Tritoniidae. Schale länglich, Spira zugespitzt. Sipho entwickelt. Derber Kriechfuß.

Tritonium, Tritonshorn; meist große Formen.

Fam. Cassididae, Helmschnecken. Spira konisch. Mündung auf der Spindelseite zurückgeschlagen und poliert.

Cassis. Cassidaria.

Fam. Doliidae, Tonnenschnecken. Schale aufgeblasen. Fuß groß. Sipho und Rüssel lang.

Dolium.

B. Heteropoda, Kielfüßer, pelagisch in wärmeren Meeren. Mit ähnlichem Fuß wie die Strombiden, aber die Pleuralganglien verschmelzen mit den Cerebralganglien.

Fam. Atlantidae. Tier ganz in das Gehäuse zurückziehbar. Mit Operculum.

Atlanta. Oxygurus.

Fam. Carinariidae. Körper groß, zylindrisch gequollen, nicht in die Schale zurückziehbar.

Carinaria. Cardiapoda mit rudimentärer Schale.

Fam. Pterotracheidae. Körper ähnlich. Ohne Schale.

Pterotrachea.

Fam. Pterosomatidae. Körper gequollen mit seitlichen Ausladungen.

Pterosoma.

Tribus Ptenoglossa, Federzüngler.

Raubtiergebiß. Viele spitze pfriemenförmige Zähne in einer Querreihe. Die hier zusammengestellten Familien sind vermutlich an verschiedenen Stellen zwischen die Taenioglossen einzuordnen, die Tribus beruht nur auf Konvergenz der Radula.

Fam. Janthinidae. Pelagische Schnecken der Warmwassergebiete, die an ihrem Floß (s. oben) treiben. Vielfach ohne Augen.

Janthina, Veilchenschnecke, mit violetter, Recluzia mit hornfarbiger Schale.

Fam. Scalaridae s. Scalidae. Schlanke Schalen, deren Umgänge sich vielfach nicht berühren, daher man abnorme Schalen von ähnlicher Form bei anderen Schnecken als scalarid bezeichnet.

Scalaria.

Fam. Solariidae. Flach kegelförmige, weit genabelte Schale. Tier mit langem Rüssel.

Solarium.

Tribus Rhachiglossa.

Schmalzüngler. Schlundkopf klein. Radula mit je 1 oder 3 Zähnen in der Querreihe. Unpaare Giftdrüse ventral am Schlund.

Fam. Fasciolariidae. Turbinellidae. Buccinidae. Spindelförmige Schalen. Die zum Teil grabenden Tiere wenig verschieden. Fasciolaria. Fusus. Turbinella. Fulgur. Buccinum. Nassa. Bullia, mit Augenverkümmerung. Columbella. Canidia im Süßwasser am Ostpol.

Fam. Mitridae. Schlanke, schwere Schalen. Langer Rüssel. Mitra, Bischofsmütze.

Fam. Muricidae, Stachel- und Purpurschnecken.

Purpura. Murex. Trophon. Urosalpinx.

Fam. Coralliophilidae. Schale fest zwischen Korallen, röhrenförmig verlängert.

Magilus. Rhizochilus.

Fam. Volutidae. Schale sehr verschieden, mit Spiralfalten an der Spindel, z. T. ovovivipar.

Voluta. Yetus. Cymba.

Fam. Olividae. Schale schlank und poliert. Vorderfuß abgesetzt. Zum Teil blind.

Oliva. Olivella. Ancilla.

Fam. Harpidae, Harfenschnecken. Schale mit polierten Querrippen in regelmäßigen Abständen.

Harpa.

Tribus Toxoglossa, Pfeilzüngler.

Organisation ähnlich der der Rhachiglossen, mit denen sie oft als Stenoglossa vereinigt werden. Der Radula fehlt der Mittelzahn in jeder Querreihe. Die beiden vorhandenen Zähne rollen sich ein und bekommen Widerhaken.

Fam. Pleurotomariidae. Schale länglich, mit kurzem Schlitz.

Pleurotoma mit vielen Verwandten in tropischen Meeren und in der Tiefsee.

Fam. Conidae, Kegelschnecken. Spira flach, Mündung schmal. Conus. Tropisch bis ins Mittelmeer.

Fam. Terebridae. Schale schlank. Augen auf der Spitze der Fühler.

Terebra.

III. Unterklasse Euthyneura.

Schlundring mit lauter abgerundeten Ganglien (ohne Markstränge). Visceralkommissur verkürzt. Ohne echtes Ctenidium. Hermaphroditisch.

2. Ordnung Pulmonata.

Lungenschnecken. Lagebeziehung zwischen Herz und Atemorganen wie bei den Prosobranchien.

1. Unterordnung Basommatophora.

Augen an der Basis der Fühler.

Fam. Auriculidae. Schale länglich oval mit Mündungsfalten. Oft noch mit äußerer Samenrinne. An der Meeresküste.

Auricula. Alexia. Melampus. Pedipes. Carychium im Binnenlande. — Otina mit ohrförmiger Schale.

Fam. Amphibolidae. Mit Deckel. Marin. Nehmen Wasser in die Atemhöhle.

Amphibola.

Fam. Siphonariidae. Mit flach konischer Schale. Tentakel verkümmert. Im marinen Litoral. Wasseratmend.

Siphonaria mit adaptiver Kieme in der Atemhöhle. Gadinia.

Fam. Chilinidae. Atemhöhle weit geöffnet, nicht verschließbar. Visceralkommissur noch lang und etwas gedreht.

Chilina.

Fam. Limnaeidae. Schale länglich. Mit verschließbarem Pneumostom.

Limnaea. Amphipeplea.

Fam. Ancylidae. Schale napfförmig. Atemhöhle kaum angedeutet.

Ancylus. Acroloxus. Protancylus. Gundlachia.

Fam. Planorbidae. Schale flach oder länglich. Unterer Mantellappen oft zur Kieme umgewandelt.

Planorbis. Miratesta. Isidora (Pulmobranchia).

Fam. Physidae. Mantelränder mit fingerförmigen Fortsätzen.

Physa.

2. Unterordnung Stylommatophora.

Augen an der Tentakelspitze. Landschnecken.

Tribus Soleolifera.

Ohne Schale. Sohle mit dichten Querfurchen.

Fam. Rathouisiidae. After und Zwitteröffnung vorn rechts nahe dem Penis. Ptenogloß.

Atopos. Rathouisia.

Fam. Vaginulidae. Zwitteröffnung gegen die Mitte. After hinten. Ohne Atemorgan. Hautatmung.

Vaginina. Vaginula. Pleuroprocta.

Fam. Oncidiidae. Auch die Zwitteröffnung hinten. Mit Lunge am Hinterende. Die Sohle glättet sich allmählich aus. Auf dem Lande oder im Litoral des Meeres.

Oncidium. Oncidiella. Oncidina. Peronina.

Tribus Lissopoda.

Sohle glatt. Sie werden bald nach der vorhandenen oder fehlenden Längsfelderung der Sohle in Aulacopoda und Holopoda, bald nach der vorhandenen oder fehlenden Schwanzdrüse

in Zonitidae und Helicidae eingeteilt. Bald wieder wird die Form des stets einfachen Kiefers zugrunde gelegt, ohne daß scharfe Gliederung möglich wäre.

Fam. Janellidae. Nacktschnecken, deren Schalenfragmente in engen Schalenkammern abgekapselt sind. Ohne äußerlich sichtbaren Mantel. Büschellunge (s. oben). Von Neuguinea bis Neuseeland.

Janella s. Athoracophorus. Aneitea. Aneitella. Triboniophorus.

Fam. Succineidae. Mit äußerer oder innerer Schale. Elasmognath.

Succinea. Hyalimax.

Fam. Ostracolethidae. Innere Schale, aus einer Kalkplatte und großer Conchinmembran bestehend. Radula mit sehr vielen gleichen Zähnen. Samenleiter durch eine Reihe scheibenförmiger Muskelplatten gehend.

Ostracolethe.

Fam. Parmarionidae. Halbnacktschnecken mit teilweise vom Mantel überwachsener Schale. Mit Schwanzdrüse.

Parmarion. Micro-, Para-, Apoparmarion. Helicarion. Mariaella.

Fam. Limacidae. Nacktschnecken mit innerer Schale. Oxygnath. Ohne Pfeildrüsen und Liebespfeil.

Limax. Agriolimax. Lytopelte. Paralimax. Metalimax.

Fam. Vitrinidae. Die Schale durch einen Mantellappen gestützt. Oxygnath. Ohne oder mit Pfeildrüse und hohlem Liebespfeil.

Vitrina und andere Gattungen.

Fam. Urocyclidae. Nacktschnecken mit innerer Schale. Mit Schwanzdrüse. Ohne oder mit Pfeildrüse, dann mit soliden, oft zahlreichen Liebespfeilen.

Urocyclus. Dendrolimax. Trichotoxon.

Fam. Parmacellidae. Mit innerer Schale. Mit äußerer Mantelrinne. Mit fleischigem Reizkörper.

Parmacella. Amalia.

Fam. Zonitidae. Mit äußerer dünner Schale. Oxygnath.

Zonites. Hyalinia. — Zonitoides. — Thyrophorella.

Fam. Naninidae. Aehnlich. Mit Schwanzdrüse.

Nanina. Conulus.

Fam. Arionidae. Nacktschnecken, deren innere Schale oft zerfallen ist. Aulacognath. Die Niere umfaßt rings das Perikard.

Arion. Geomalacus. Anadenus. Anadenulus. Ariolimax. Prophysaon. Hemphillia. — Oopelta.

Fam. Philomycidae. Die innere Schale ist geschwunden. Mantel und Schalentasche nimmt den ganzen Rücken ein.

Philomycus.

Fam. Achatinellidae. Schale gestreckt. Radula ähnlich der der Janelliden.

Achatinella von den Sandwich-Inseln.

Fam. Cylindrellidae. Turmförmige Schale, vielfach dekolliert. Ohne Genitalanhänge.

Cylindrella. Eucalodium.

Fam. Pupidae. Längliche Schalen, meist mit Mündungsfalten. Ohne Liebespfeil.

Pupa. Isthmia. Vertigo. Acanthinula.

Fam. Buliminidae. Schale ähnlich, größer. Mit Pfeildrüse, ohne Pfeil.

Buliminus. Chondrula u. a.

Fam. Clausiliidae. Schlanke Schalen. Mit Clausilium (s. oben).

Balea ohne Clausilium. Clausilia, in viele Genera gespalten.

Fam. Achatinidae. Ohne sekundäre Genitalanhänge.

Achatina. Limicolaria. Stenogyra. Cochlicopa. Caecilianella.

Fam. Punctidae. Kleine Schale, Kiefer aus getrennten Platten zusammengesetzt. Früher unter Heliciden und Pupiden verteilt.

Punctum. Sphyradium.

Fam. Endodontidae. Kleine Heliciden mit einheitlichem Kiefer, aber ohne sekundäre Genitalanhänge.

Patula. Endodonta. Flammulina u. a.

Fam. Helicidae. Mit Pfeilsack und zugehörigen Drüsen, in sehr verschiedener Kombination. In viele Unterfamilien zerlegt, von denen die Eulotiden oft als besondere Familie herausgehoben werden.

Eulota. Helix. Tachea. Campylaea. Hygromia usw.

Fam. Rapacia. Raublungenschnecken. Mit Ptenoglossengebiß, bald ohne Kiefer als Agnatha, bald mit Kiefer (Selenitidae, Plutonia). Eine Gruppe, die auf Konvergenz aus den verschiedensten Familien beruht. Die Genitalorgane entbehren durchweg der Anhangsdrüsen und Reizorgane. Man wird sie in eine Reihe von Familien zu zerlegen haben.

Glandinidae: Glandina, Oleacina (Achatinen ähnlich).

Testacellidae: Mit kleiner, an das Ende gerückter, hyalinenartiger Schale. Testacella. Daudebardia. Libania.

Helixartige, mit und ohne Kiefer: Selenitidae. Paryphanta. Aerope.

Pupenartige: Streptaxis. Gibbus.

Parmacellenartige, mit innerer Schale: Parmacellilla. Trigonochlamys. Pseudomilax.

Mit einer Schale und reduziertem Mantel am Hinterende: Apera. Selenochlamys.

Vitrinenartige Nacktschnecke: Plutonia.

Dazu von den Soleoliferen die Rathouisiiden.

3. Ordnung Opisthobranchia.

Die Vorkammer liegt infolge von Detorsion hinter der Kammer. Wo 4 Tentakel ausgebildet sind, ist das hintere Paar durch Flächenvergrößerung zu Rhinophoren geworden. Marin.

1. Unterordnung Tectibranchia.

Mit Mantel und äußerer Schale, die nur bei wenigen Formen weggefallen ist. Marin.

Tribus Bulloidea s. Cephalaspidea.

Mit äußerer Schale. Das Operculum schwindet. Mantelhöhle mit gefalteter Kieme. Tentakel zum Grabschild verwachsen; dessen Form wechselt je nach den Familien. Parapodien. Visceralkommissur ziemlich lang. Meist offene Samenrinne, selten zum Samenleiter geschlossen.

Fam. Actaeonidae. Allein noch mit Operculum. Parapodien kaum angedeutet. Keine offene Samenrinne.

Actaeon.

Fam. Ringiculidae. Tornatinidae. Ohne Epipodien. Tornatiniden ohne Radula.

Ringicula. Tornatina.

Fam. Scaphandridae. Bullidae. Mit großen Epipodien. Radula mit wenig oder vielen

Zähnen in einer Querreihe und entsprechend verschiedenen Zahnformen.

Scaphander. — Bulla. Acera.

Fam. Aplustridae. Kopfschild mit 4 freien Tentakeln.

Aplustrum.

Fam. Philinidae. Mit innerer Schale. Bei Doridium fehlt die Radula. Bei Gastropteron werden die Parapodien sehr groß.

Philina. Doridium. Gastropteron.

Fam. Peltidae. Ohne Schale.

Pelta.

Fam. Lophocercidae. Parapodien groß, zum Schwimmen geeignet, bei Lobiger zweilappig (Epipodialtaster).

Lophocercus. Lobiger.

Tribus Aplysioidea s. Anaspidea.

Schale reduziert oder fehlend. 4 Tentakel. Die Fußverbreiterungen sind höher angesetzt, echte Epipodien. Samenrinne.

Fam. Aplysiidae. Schale halb oder ganz eingeschlossen oder fehlend. Epipodien von verschiedener Größe, bei Notarchus auf dem Rücken verwachsen. Relativ groß.

Aplysia. Aplysiella. Phyllaplysia. Notarchus.

Tribus Pleurobranchoidea s. Notaspidea.

Ohne Mantelhöhle. Kieme daher nach außen gedrängt. Ohne Fußverbreiterungen. Keine Samenrinne, männliche und weibliche Oeffnung benachbart. Visceralkommissur kurz.

Fam. Umbrellidae. Mit freier napfförmiger Schale.

Umbrella.

Fam. Pleurobranchidae. Schale innerlich oder fehlend.

Pleurobranchus. Pleurobranchaea.

2. Unterordnung Nudibranchia.

Ohne Schale, Mantel und Ctenidialkieme. Kiefer und Radula sehr verschieden, oft verschmelzen alle Zähne einer Reihe zu einem. Marin.

Tribus Hedyloidea.

Der Visceralsack springt nach Art der Gehäuseschnecken auf dem Rücken vor, ist aber nicht gewunden.

Fam. Hedylidae. Im Unterlauf der Flüsse am Ostpol.

Tribus Pleurophyllidioidea.

Mantel flach den Rücken bedeckend. Beiderseits unter dem Mantelrand Kiemen. After seitlich. Ohne Radula. Fühler zu einem Grabschild verwachsen. Im Meer grabend.

Fam. Pleurophyllidiidae. Wahrscheinlich hierher auch die Fam. Phyllidiidae.

Pleurophyllidia.

Tribus Holohepatica.

Leber kompakt.

A. Doridoidea. After in der Mittellinie, von einem Kiemenkranz umgeben. Kalkspicula in der Haut.

Fam. Polyceratidae. Mit Kopfsegel. Kiemen nicht retraktil.

Polycera. Euplocamus. Ancula. Goniodoris u. a.

Fam. Dorididae. Epipodiallinie den Kopf umgreifend. Kiemen retraktil.

Doris. Chromodoris.

Fam. Doridopsidae. Ohne Radula.

Doridopsis.

B. Tritonioidea. After seitlich. Meist mit Epipodialkiemen.

Fam. Tritoniidae. Mit Kopfsegel.

Tritonia. Marionia.

Fam. Scyllaeidae. Mit blattförmigen Epipodialtastern.

Scyllaea, pelagisch an Sargassum.

Fam. Tethyidae. Mit großem Kopfsegel und blattförmigen Epipodialtastern.

Tethys. Melibe.

Fam. Dendronotidae. Mit verzweigten Tentakeln und Epipodialtastern.

Dendronotus.

Fam. Phyllirrhoidae. Ohne äußere Anhänge. Seitlich komprimiert. Die Leber zerfällt in vier Schläuche, als Uebergang zur folgenden Tribus.

Phyllirrhoe mit seitlichem, Cephalopyge mit kopfständigem After.

Tribus Cladohepatica. Leber verzweigt, die Zweige treten in die meist in Querreihen gestellten Rückenpapillen (Epipodialtaster) ein, wo sie sich oft durch Taschen mit erborgten Nesselkapseln (s. oben) nach außen öffnen.

Fam. Aeolididae. Mit spindelförmigen Rückenpapillen, die sich nach außen öffnen.

Aeolis.

Fam. Glaucidae. Die Rückenpapillen auf seitlichen Vorsprüngen. Pelagisch.

Glaucus.

Fam. Dotonidae. Jederseits eine Reihe warziger Rückenpapillen.

Doto.

Fam. Proctonotidae. Anus in der Mittellinie.

Proctonotus. Janus.

Fam. Fionidae. Rückenpapillen membranartig verbreitert; pelagisch.

Fiona.

Tribus Sacco- s. Ascoglossa.

Leber in der Haut stark verzweigt. Ohne Kiefer.

Fam. Hermaeidae. Mit Rückenpapillen.

Hermaea. Phyllobranchus. Alderia im Brackwasser bis zur östlichen Ostsee.

Fam. Elysiidae. Ohne Rückenpapillen. Mit seitlicher Epipodialverbreiterung.

Elysia.

Fam. Limapontiidae. Ohne Verbreiterung. Aeußerlich planarienartig.

Limapontia. Actaeonina. Cenia.

?Fam. Rhodopidae. Zweifelhaft ist die Stellung der planarienartigen Rhodope, ohne Mantel, Kieme, Radula, Tentakel usw.

4. Ordnung. Pteropoda. Flossenfüßler.

Eupelagisch. Mit großen seitlichen Fußverbreiterungen oder Flossen. Augen- und Fühlerreduktion.

1. Unterordnung Thecosomata (Euthecosomata).

Schale gewunden oder gestreckt, schließlich abgeplattet symmetrisch. Mit der Streckung verbindet sich eine Drehung der inneren Organe um 180°. 3 Zähne in einer Querreihe der Radula. Ernährung durch Mikroplankton, welches durch ein Wimperfeld der Flosse dem Munde zugeführt wird.

Fam. Limacinidae. Schale gewunden.

Limacina. Peraclis. Procymbulia.

Fam. Cavoliniidae. Schale gestreckt.

Creseis. Hyalocalix. Styliola. Clio. Cuvierina. Diacria. Cavolinia.

2. Unterordnung Pseudothecosomata.

Ohne Schale. Mit einer Pseudoconcha, d. h. einem verdickten Mantel, pantoffelförmig oder mehr flach. Mund vorgezogen, schließlich Rüsselbildung. Ernährung ähnlich.

Fam. Cymbuliidae.

Cymbulia. Corolla. Gleba. Tiedemannia. Bei Desmopterus fehlt die Mantelverdickung. Flossen mit je einem Epipodialtaster.

3. Unterordnung Gymnosomata.

Räuberisch. Mit Hakensäcken zum Ergreifen der Beute, dazu zum Teil Cephaloconen oder Lippententakel mit Saugnäpfen.

Radula anfangs mit 3, dann mit vielen Zähnen in einer Querreihe.

Fam. Halopsychidae. 3 Radulazähne in einer Reihe. Körper rundlich.

Halopsyche.

Fam. Thliptodontidae. Mehr Radulazähne. Körper nach unten zugespitzt.

Thliptodon.

Fam. Clionidae. Körper gestreckt. Mit Cephaloconen oder Buccalkegeln.

Clione. Paraclione.

Fam. Notobranchaeidae. Mit dreistrahliger Endkieme.

Notobranchaea.

Fam. Clionopsidae. Langer Rüssel, vierstrahlige Endkieme.

Clionopsis.

Fam. Pneumodermatidae. Teils Seiten-, teils Endkieme. Der ausstülpbare Mund ist mit Saugnäpfen besetzt, die sich meist auf zwei Armen (Lippenfühlern) gruppieren.

Pneumodermopsis. Spongiobranchaea. Pneumoderma. Schizobrachium.

6. Verbreitung. Alle 4 Ordnungen haben ihren größten Reichtum in der warmen Zone, manche Familien sind auf die wärmeren Teile beschränkt. Unter den Pulmonaten gehören die echten Achatinen der äthiopischen Region an, die Testacelliden Europa, die Janelliden dem südöstlichen alten Festlandsrand von Neuguinea bis Neuseeland, die Rathouisiiden dem Gebiet von Hinterindien bis zu den Philippinen usw. Viele Formen sind für geologische Probleme von Bedeutung geworden, Glazialrelikte bei uns, Ampullarien und Melanien für die Trennung Südostbrasiliens vom westlichen Südamerika durch die Verbindung zwischen Amazonas und Laplata u. dgl. Bipolarität in der Arktis und Antarktis mit Ausschluß aller Zwischengebiete zeigt z. B. Clione limacina. Das Durcheinander erklärt sich am besten aus der zeitlichen Verbreitung. Alle Ordnungen treten bereits im Paläozoikum auf, allerdings zunächst noch mit Ausnahme der Opisthobranchien, deren meist schwache Schalen sich wenig für paläontologischen Nachweis eignen. Von den marinen Prosobranchien, die naturgemäß am besten bekannt sind, enthält das Paläozoikum Docoglossen, Rhipidoglossen und einfachere, kleinere und mit einfacher Schalenmündung versehene Taenioglossen. Im Perm tritt eine Verarmung ein, worauf im Mesozoikum eine neue Blüte einsetzt. Manche von den alten Familien sind ausgestorben. Dafür kommen allmählich die höheren Taenioglossen, die Rhachi- und Toxoglossen dazu. Mit der Kreide sterben wieder einige Familien aus, namentlich die dickschaligen Nerineen, andere, wie die Chenopodiden, nehmen ab, die meisten aber kontinuierlich zu bis zur Gegenwart. Von dieser Grundlage aus läßt sich die heutige geographische Verbreitung am einfachsten ableiten nach den Gesetzen der Pendulationstheorie. Die tropischen Faunen setzen zunächst in Mitteleuropa ein, unter dem Schwingungskreis, die echt tropischen rezenten Familien haben meist noch Vertreter im Mittelmeer als ihrem Nordpunkt. Manche sind gleichzeitig nach Südosten und Südwesten, nach den Schwingpolen zu verschoben, so daß z. B. identische Tritoniumarten in Ost- und Westindien leben ohne Verbindung. Dasselbe gilt von den Pulmonaten. So sind von den höheren Stylommatophoren, den Heliciden im weiteren Sinne, die Endodontiden zwar Kosmopoliten, haben aber ihre größte Dichtigkeit und ihren größten Formenreichtum auf der südlichen Erdhälfte, namentlich im Südosten, Australien und Neuseeland, die höchsten dagegen, die Heliciden im engeren Sinne, erreichen ihr morphologisches Maximum in Mittel- und Südeuropa; ähnlich die Limaciden, von denen Limax maximus, die größte außertropische Landnacktschnecke, geradezu unter dem Schwingungskreis in den Südalpen ihre Kulmination hat in bezug auf Körperumfang und biologisch-histologische Sonderung, indem sie das rote Pigment nach außen entleert.

Literatur. *Eine Reihe von Zeitschriften sind der wissenschaftlichen Malakologie gewidmet: Nachrichtsblatt der deutschen Malak. Ges., Journal de Conchyliologie, Journal of Conchology, Proceedings of the malacological Society, Nautilus u. a. — Auch die großen, noch fortlaufenden systematischen Werke berücksichtigen jetzt die Morphologie:* **Martini und Chemnitz,** *Systematisches Conchylienkabinett.* — **Tryon,** *Manual of conchology, fortgesetzt von* Pilsbry. — **Rossmässler,** *Ikonographie der europäischen Land- und Süßwassermollusken, fortgesetzt von* Kobelt. — *Zusammenfassende Werke:* **C. Semper,** *Reisen im Archipel der Philippinen. Landmollusken, 1870.* — **P. Fischer,** *Manuel de Conchyliologie, 1887.* — **A. H. Cooke,** *Molluscs, 1895, in the Cambridge natural history.* — **Pelseneer,** *Mollusques, 1897, in Blanchards Traité de Zoologie, u. a. a. O.* — **Simroth,** *Prosobranchia und Pulmonata, in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 1898 bis 1913.* — **K. Hescheler,** *Mollusca, in Lang, vergleichende Anatomie der wirbellosen Tiere, 1900.* — **E. Korschelt und K. Heider,** *Lehrbuch*

der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere, 1890f. — **Meisenheimer,** *Pteropoda, 1905, in „Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition".* — **Pelseneer,** *Recherches sur l'embryologie des gastropodes, in Mém. de l'acad. de Belgique, 2te Sér., III, 1911. Dazu sehr viele monographische Abhandlungen.* — **E. Bouvier,** *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. Ann. sc. nat. Zool. (7), III, 1887.* — **R. Perrier,** *Recherches sur l'anatomie et l'histologie de rein des Gastéropodes prosobranches. Ann. sc. nat. Zool. (7), VIII, 1890.* — **F. Bernard,** *Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. sc. nat. Zool. (7), IX, 1890.* — **B. Haller,** *Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchien, 1894.* — **N. Rosén,** *Zur Kenntnis der parasitischen Schnecken. Lund 1910.* — **Simroth,** *Das System der Gastropoden. Verh. d. deutsch. zool. Ges., 1911.*

H. Simroth.

Gastropoda.

Paläontologie.

1. Einleitung. 2. Morphologie der Gastropodenschale: a) Symmetrieverhältnisse und Schalenformen. b) Schalenaufbau. c) Skulptur. d) Struktur. 3. Uebersicht über die fossilen Gastropoden: a) Prosobranchia. b) Pulmonata. c) Opisthobranchia. d) Pteropoda. — Anhang. 4. Geologische Verbreitung und Bedeutung der Gastropoden.

1. Einleitung. Die Gastropoden sind die formenreichste Klasse unter den lebenden Mollusken. Obwohl sie ihre höchste Blüte erst in der Jetztzeit erleben — gegenwärtig existieren mehr als 15 000 Arten — gehören doch die Schnecken schon zu den ältesten Lebewesen der kambrischen Meere. Ihre Gehäuse finden sich in Marin- ebenso wie in Brack- und Süßwassersedimenten fast aller Formationen, und auch Ablagerungen äolischer Natur sind sie nicht fremd. Eine Anzahl besonders charakteristischer Gruppen wie †Bellerophonacea[1]), †Nerineidae und andere sind nach relativ kurzer Lebensdauer bereits in der Vorzeit erloschen; andere hingegen erweisen sich als auffallend langlebig. So haben z. B. die Familien der Pleurotomariidae, Littorinidae, Capulidae, Pyramidellidae und andere die weite Spanne erdgeschichtlicher Entwickelung vom Kambrium bis zur Gegenwart überdauert.

Zahlreiche Forscher haben sich dem Studium fossiler Gastropoden gewidmet. J. Ahlburg, E. Bellardi, E. Beyrich, E. Billings, J. Böhm, R. Brösamlen, M. Coßmann, W. H. Dall, W. Delhaes, K. Deninger, D. Häberle, G. F. Harris, R. Hoernes, W. H. Huddleston, H. von Ihering, V. Jakowlew, F. Kaunhoven, E. Kittl, E. Koken, De Koninck, G. Lindström, Lycett, Martin, D'Orbigny, R. B. Newton, Perner, E. Picard, F. A. Quenstedt, J. W. Salter, F. Sandberger, Sarderson, W. Scofield, H. Simroth, A. Spitz, F. Stoliczka H. Troschel, E. Ulrich, P. E. Vinassa de Regny, K. A. Zittel und andere mehr sind bestrebt gewesen, teils, die Fülle der Formen in Schrift und Bild festzulegen, teils, die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge aufzudecken und die Gastropoden in einem System zu ordnen.

Fossil sind stets nur die Schalen der Gastropoden überliefert worden, so daß man von dem für die Systematik so wichtigen Weichkörper vorzeitlicher Schnecken so gut wie gar keine direkte Kenntnis hat, sondern nur aus Analogien, die im Schalenbau zwischen fossilen und rezenten Formen bestehen, schließen kann, daß auch die Organisation keine wesentlich andere gewesen ist als die der lebenden (siehe zoologischen Teil). Einzelne morphologische Merkmale der fossilen Schalen wie Muskeleindrücke, Schlitzband und andere geben über den Bau einzelner in systematischer Hinsicht untergeordneter Organe des Weichkörpers geringe Auskunft.

2. Morphologie der Gastropodenschale. Zwar stimmen die fossilen Gastropoden im Bau ihrer Schalen ziemlich gut mit den lebenden überein, doch da die Schale dem Paläontologen den einzigen Anhalt gewährt für systematische, stammesgeschichtliche und biologische Untersuchungen, so ist ihre Morphologie im folgenden etwas näher zu erörtern, als dies im zoologischen Teil (siehe dort) geschehen konnte.

2a) Symmetrieverhältnisse und Schalenformen. Die Schale der Gastropoden besteht gewöhnlich aus einem einzigen häufig mit einem Deckel versehenen Stück, das in der Regel vollkommen asymmetrisch ist. Bilaterale Symmetrie der Gehäuse ist eine seltenere Erscheinung, die bei gewissen napf- oder mützenförmigen Schnecken (Patellidae, Acmaeidae und Fissurellidae (Fig. 1))



Fig. 1. †Emarginula Münsteri Pictet. Obere Trias, St. Cassian. Vergrößert. s Schlitz. Nach Zittel.

auftritt. Zweiseitig symmetrisch sind ferner die in einer Ebene aufgewundenen

[1]) Ein † vor einem Gruppen-, Gattungs- oder Artnamen bedeutet: nur fossil bekannt.

Röhren der †Bellerophonacea (Fig. 2) und des Heteropods Atlanta, die hierdurch einen an bestimmte Cephalopoden erinnernden Habitus erlangen. Symmetrie beherrscht unter den Pteropoden die Schalen der Cavoliniidae (Fig. 3), die ohnehin durch ihre

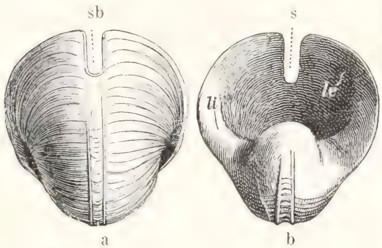


Fig. 2. †Bellerophon bicarenus Lev. Kohlenkalk. Tournay, Belgien. s Schlitz; sb Schlitzband. Nach Zittel.

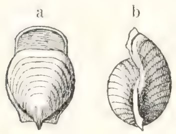


Fig. 3. †Cavolinia tauriniensis Sism. Miocän. Turin. a auf eine Klappe gesehen; b beide Klappen von der Seite. Nach Zittel.

Zweiklappigkeit eine Sondergruppe im Kreise der Gastropoden repräsentieren.

Die Windungen der asymmetrischen Schnecken legen sich in mannigfaltigster Weise um die Aufrollungsachse, so daß eine große Formverschiedenheit der Gehäuse erzielt wird.

Folgende Gestalten der Schalen lassen sich unterscheiden (Steinmann):

Das Gehäuse ist:

1. walzenförmig (Pupa): die Umgänge nehmen nach unten nur wenig an Dicke zu.
2. turmförmig oder verlängert (Turritella): zahlreiche langsam und regelmäßig an Dicke zunehmende Umgänge.
3. eiförmig (Purpura): Gewinde kurz, letzter Umgang mehr oder weniger oval.
4. spindelförmig (Fusus): Schale beiderseits zugespitzt.
5. kegelförmig oder konisch (Trochus): regelmäßig konisch mit glatter Grundfläche.
6. kreiselförmig (Turbo): regelmäßig konisch mit konvexer Grundfläche.
7. kugelig (Pinulia): Gewinde kugelig, letzter Umgang sehr breit.
8. mützenförmig (Capulus): Gewinde kurz oder fast fehlend, letzter Umgang trompetenförmig erweitert.
9. niedergedrückt (Straparollus): Gewinde kaum hervorragend, Umgänge regelmäßig an Weite zunehmend.
10. scheibenförmig (Planorbis): Umgänge nahezu in einer Ebene liegend.

Bei den Vermetidae ist die Röhre korkzieherartig in freier Schraubenspirale (Fig. 4) oder auch ganz unregelmäßig gewunden, so daß Formen entstehen, die den Gehäusen der schalentragenden Anneliden (Serpula) zum Verwechseln ähnlich sind. Begründet ist diese aberrante Schalenform wohl durch die meist sessile Lebensweise dieser Gruppe.



Fig. 4. †Siliquaria striata Desh. Chaussy bei Paris ($^1/_2$ natürliche Größe). Nach Zittel.

2b) Aufbau der Schale. Für die Betrachtung wird die Schneckenschale so orientiert, daß der ältere geschlossene Abschnitt, die Spitze, nach oben, der geöffnete jüngste Teil, die Basis, nach unten gerichtet ist, und zwar derart, daß sich die Oeffnung der Röhre, die Mündung, dem Beschauer zukehrt (Fig. 5). Liegt die Mündung links, so handelt es sich um eine linksgewundene Schale; befindet sie sich, wie es bei den weitaus meisten Schnecken der Fall ist, auf der rechten Seite, so ist das Gehäuse rechtsgewunden. Die sich berührenden Umgänge legen sich oft in der Aufrollungsachse um eine solide Säule, die Spindel (columella), über die in vielen Fällen spirale Wülste, die Spindelfalten, verlaufen. Sie erstrecken sich von der Basis bis zur Spitze, sind jedoch nur an der Mündung sichtbar. Berühren sich die Windungen der geschlossenen Kegelspirale nicht achsial, so entsteht ein konischer Hohlraum, der Nabel, der bei den einzelnen Gruppen sehr verschiedene Weite und Tiefe besitzen kann. Durch eine schwielige Verdickung, die Nabelschwiele, kann dieser Hohlraum entweder ganz verschlossen werden, oder es entsteht bei teilweiser Verdekkung eine Nabelritze.

Die Umgänge des Schneckengewindes (spira) legen sich im allgemeinen in einer Kegelspirale dicht übereinander. Dabei können sie sich teilweise oder auch ganz verhüllen, so daß nur der letzte Umgang sichtbar bleibt: involuter Typ (Cypraea) (Fig. 6). Die gewöhnlich durch eine Vertiefung gekennzeichnete Berührungslinie der nicht involuten Umgänge bezeichnet man als Naht.

Kalkige Querböden (Septen), wie sie in den Anfangswindungen z. B. bei Melania,

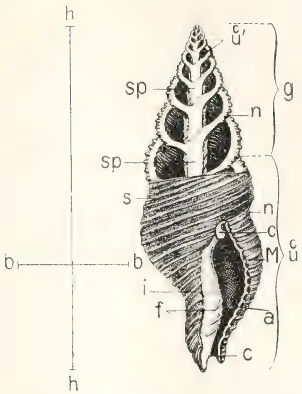


Fig. 5. Eine rechtsgewundene Schneckenschale (Latirus) zur Betrachtung aufgestellt; das Gewinde (g) ist der Länge nach bis zum letzten Umgang (u) aufgeschnitten; h-h Höhe oder Länge des Gehäuses; b-b Breite oder Dicke; B Basis; S Spitze; n letzter Umgang (ganz); u' erste durch Querwände abgeschlossene Umgänge; g Gewinde; n vertiefte Naht zwischen den einzelnen Umgängen; sp Spindel; f deren Falten; M Mündung; c unterer, c[1] oberer Kanal; a Außenlippe; i Innenlippe; s Längsskulptur (Spiralstreifen) der Schalenoberfläche. Nach Steinmann.

Cerithium, Vermetus, †Euomphalidae und anderen beobachtet werden, oder massive Ausfüllung der Spitze mit Kalk bei Strepsidura beweisen, daß sich der Eingeweidesack bei fortschreitendem Wachstum des Tieres aus den älteren Windungen in einen vorderen Wohnraum zurückgezogen hat. Sind Querblätter vorhanden, so ist die Spitze bisweilen abgeworfen, wie analoge Erscheinungen auch von einzelnen gekammerten Cephalopoden (Ascoceras) bekannt sind.

Die Mündung des Schneckengehäuses kann sehr verschieden gestaltet sein; häufig ist sie kreisrund bis oval, doch kann sie sich auch mehr oder minder verengen und dann halbmond- bis spaltförmig erscheinen. Ihr Umriß, der Mundsaum (peristoma), bildet bei den geologisch älteren Formen meistens einen ringsum geschlossenen, zusammenhängenden oder ganzen (holostomen) Mundrand, bei den jüngeren sind Außen- und Innenrand meistens als Außen- und Innenlippe voneinander getrennt. Diese Scheidung ist dann recht scharf, wenn unten (oder auch oben) ein kurzer Kanal, ein Ausguß, entwickelt ist, wodurch die Mündung nach unten (bezw. vorn) ausgeschnitten oder ausgegossen wird. Die untere, für den Atemsipho bestimmte Ausbuchtung kann zu einem geraden, gebogenen oder rückwärts gekrümmten, recht langen



Fig. 6. †Cypraea subexcisa A. Braun. Oligocän. Weinheim bei Alzey. Involute Schale. Nach Zittel.

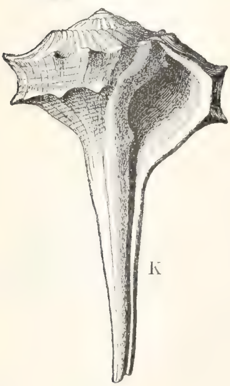


Fig. 7. †Tudicula rusticula Bast. Miocän. Grund bei Wien. K der sehr lange vordere Kanal. Nach Zittel.



Fig. 8. †Harpagodes Oceani Brongt. Oberer Jura. Lindener Berg bei Hannover. Die ausgebreitete Außenlippe mit fingerförmigen Fortsätzen. Nach Zittel.

Kanal ausgezogen sein (siphonostom). Besondere Länge erreicht er bei Clavella, Tudicula (Fig. 7) und Murex. Die Innenlippe wird durch eine besondere Kalkschwiele oder durch die Wand des vorletzten Umganges gebildet und legt sich in der Regel fest an diesen an. Der Außenrand verläuft in der Fortsetzung des letzten Umganges entweder gerade oder nach innen gebogen. Ist er nach außen umgeschlagen, so verbreitert er sich bisweilen flügelartig und ist dann bei ausgewachsenen Individuen zu fingerförmigen, hohlen Fortsätzen ausgezogen, die bei den Chenopodidae, vor allem aber bei der Gattung †Harpagodes eine ansehnliche Länge erreichen können (Fig. 8). Sie werden durch Wucherungen des Mantels hervorgerufen. Innen- und Außenlippe können mit Zähnen, Falten und Kerben verziert sein. — Die Mehrzahl der †Bellerophonacea (Fig. 2) ebenso wie der Diotocardia und die Gattung Siliquaria trägt in der Außenlippe eine Spalte, welche einem Schlitz im Mantelrande des Tieres entspricht. Beim Weiterwachsen der Schale schließt sich diese Spalte entweder ganz — dann bildet sich ein von zwei parallelen Leisten (Pleurotomaria) (Fig. 9) oder auch von Wellenlinien (Siliquaria, Polytremaria) begrenztes Schlitzband, oder der nachwachsende Mantel verschließt den Schlitz nur unvollkommen, so daß eine oder mehrere Reihen von Löchern offen bleiben; Beispiel: Haliotidae. Löcher und Schlitz wirken ablenkend auf den Verlauf sowohl der Längs- wie der Querskulptur (Fig. 9).



Fig. 9. †Pleurotomaria subscalaris Desl. Jura. Bayeux, Calvados. n Naht; s Schlitz; sb Schlitzband. Nach Zittel.

Der meist aus horniger, zuweilen auch aus kalkiger Substanz bestehende Deckel, den viele Gastropoden zum Verschließen der Schalenöffnung auf dem Hinterteil des Fußes tragen, ist paläontologisch ziemlich bedeutungslos, da er, wenn er überhaupt erhaltungsfähig ist, fast immer von der Schale getrennt ist.

2c) Skulptur. Die Skulptur der Oberfläche des Schneckengehäuses, welche für die Abgrenzung kleinerer Gruppen von Bedeutung ist, kann in vertieften Furchen oder erhabenen Wülsten und Leisten, in Rippen ebenso wie in Falten, Knoten und Stacheln bestehen. Eine besondere Funktion ist ihr kaum beizumessen. Sie ist als Spiral- oder Längsskulptur zu bezeichnen, wenn sie parallel der Naht verläuft, während die Querverzierungen senkrecht dazu gerichtet sind.

2d) Struktur. Die durch den Fossilisationsprozeß ihres conchinösen Periostracums (Epidermis) und damit des eingelagerten Pigments beraubte Gastropodenschale besteht in der Regel aus einer einzigen Schicht von kohlensaurem Kalk, dem Ostracum, das durch ein sehr dichtes porzellanähnliches Gefüge ausgezeichnet ist. Bei gewissen Familien ist unter dieser (äußeren) Schalenschicht noch eine (innere) Perlmutterlage, das Hypostracum, von der Manteloberfläche ausgeschieden worden, welche ähnlich wie die Perlmutterschicht der Lamellibranchiaten aus feinen parallelen Kalklamellen aufgebaut ist. In der äußeren dicht struierten Schicht lassen sich drei Lagen von dünnen, senkrecht zur Schalenoberfläche stehenden Blättern unterscheiden, die aus parallel aneinander gereihten schiefen Prismen zusammengesetzt sind. Die Blätter der inneren Lage sind zur Erhöhung der Festigkeit um 90° gegen die äußeren gedreht.

Einige Schnecken vergrößern die Masse und damit die Widerstandsfähigkeit ihrer Schale eigenartigerweise dadurch, daß sie wie gewisse Foraminiferen (Agglutinantia) ihre Oberfläche mit agglutinierten Fremdkörpern in Gestalt von Fragmenten anderer Mollusken, Korallen oder von Steinchen bedecken. Dieses ist der Fall bei Xenophora (Fig. 10) und †Philoxene.

Fig. 10. †Xenophora agglutinans Lam. Eocän. Damery bei Epernay. F agglutinierte Fremdkörper (Muschelschalen). Nach Zittel.



3. Uebersicht über die fossilen Gastropoden. Sind die Verwandtschaftsverhältnisse der lebenden Gastropoden schon unklar, so gilt dies in noch weit höherem Maße von der Stammesgeschichte der fossilen. Die Untersuchungen der Forscher, die bemüht gewesen

sind, über die phylogenetischen Beziehungen Licht zu breiten, haben gezeigt, daß lediglich auf Grund der Schalen die Stammesgeschichte keineswegs zu klären ist. Wohl ist es gelungen, eine Anzahl geschlossener Formenreihen aufzustellen — Waagen und Koken erkennen Reihen unter den paläozoischen Pleurotomariiden und †Bellerophontiden, Burckhardt unter den mesozoischen Pleurotomariiden, Neumayr entdeckte einzelne im Kreise der Paludinen des südungarischen Tertiär, und Hilgendorf studierte die Entwickelung von Planorbis multiformis Bronn im obermiocänen Süßwasserkalk von Steinheim in Württemberg — doch führt die große Variation der Formen in diesen Reihen nur deutlicher die Aussichtslosigkeit vor Augen, die Stammesfäden auf paläontologischem Wege restlos zu entwirren. Ueber die Verwandtschaftsverhältnisse der paläozischen Schnecken verdanken wir Koken einige Kenntnis.

Das System der lebenden Gastropoden beruht im wesentlichen auf anatomischen Merkmalen des Weichkörpers wie Bau des Herzens und Nervensystems, der Respirations- und Generationsorgane, der Radula und anderem, die bei fossilen Schnecken unbekannt sind. Es bleibt demgemäß als einziger Anhalt für systematische Betrachtungen die Schale. Diese ist jedoch bei genetisch weit voneinander entfernt stehenden Gruppen häufig ebenso ähnlich, als sie, wie oben erwähnt, bei nahen Verwandten verschieden gestaltet sein kann, so daß die auf Grund morphologischer Momente der Schale vorgenommene Gruppierung vielfach unnatürlich und daher unbefriedigend ist. Im folgenden wird an der Hand des von Simroth mit neuesten Untersuchungen an lebenden Formen in Einklang gebrachten Systemes der Gastropoden eine Uebersicht gegeben.

Uebersicht über die fossilen Schnecken.

Die Organisation des Nervensystems gliedert die Gastropoden in zwei nicht übermäßig scharf voneinander geschiedene Unterklassen: Streptoneura und Euthyneura. Diese umfassen vier Ordnungen: Prosobranchia, Pulmonata, Opisthobranchia, Pteropoda. Als Anhang der Pteropoda werden ausgestorbene Formen von unsicherer systematischer Stellung behandelt: †Conulariidae, †Tentaculitidae, †Hyolithidae. Von der Zittelschen Einteilung weicht die hier angenommene insofern unwesentlich ab, als die Heteropoda den Prosobranchia als biologisch differenzierte Gruppe unter- und nicht nebengeordnet werden.

Unterklasse. Streptoneura (Chiastoneura).

A. Ordo. Prosobranchia, Cuvier. Vorderkiemer.

Die formenreichste Gruppe unter den Gastropoden. Drei Unterordnungen: a) †Bellerophonacea, b) Diotocardia. c) Monotocardia. — Kambrium bis jetzt.

a) Subordo. †Bellerophonacea. M'Coy.

Schale in einer auf freie Beweglichkeit des Tieres hindeutenden Planospirale gewunden, ziemlich dick, mit dünner Perlmutterschicht. Außenlippe mit medianer Einbuchtung oder Schlitz (Fig. 2). Kambrium bis Perm (? Trias), Blüte im Karbon. Marin. Von Deshayes werden die Bellerophonaceen wegen ihrer Aehnlichkeit mit der symmetrischen Schale von Atlanta zu den Heteropoden gestellt, von de Koninck zu den Aspidobranchiern (Diotocardia).

†Salpingostoma Roem. Silur, Devon.
†Tremanotus Hall. Silur, Devon.
†Phragmostoma Koken. Silur.
†Euphemus M'Coy. Karbon.
†Bucania Hall. Silur, Devon.
†Bucaniella Meek. Silur bis ? Trias.
†Temnodiscus Kok. Silur, Devon.
†Bellerophon Montf. Silur bis Perm.
†Mogulia, †Warthia Waag. Perm.
†Isospira Koken. Unter-Silur.
†Cyrtolitina Ul. und Scof. Silur.

b) Subordo. Diotocardia. Bouvier.

Herz meistens mit zwei Vorkammern. Schale entweder symmetrisch, napf- bis mützenförmig, oder in asymmetrischer Kegelspirale gewunden. Kambrium bis Jetztzeit.

I. Tribus. Docoglossa, Balkenzüngler. (Cyclobranchina.) Kambrium bis jetzt. Marin.

Fam. Patellidae. Acmaeidae. Lepetidae.

Die Schalen der drei Familien sind symmetrisch-mützenförmig und weisen kaum nennenswerte Unterschiede auf, so daß die seltenen fossilen Exemplare nicht zu unterscheiden sind.

II. Tribus. Rhipidoglossa, Fächerzüngler. (Aspidobranchina.)

1. Fam. †Rhaphistomidae. Kambrium, Silur. Marin.

Die †Rhaphistomidae sind als ein Kollektivtypus aufzufassen, der mit den Pleurotomariidae gemeinsamen Ursprungs ist und ebenso zu den †Euomphalidae enge Beziehungen hat.

†Rhaphistoma Hall.
†Eccyliopterus Remélé. Unter-Silur.

2. Fam. Pleurotomariidae. Silur bis jetzt. Marin.

Schale in mehr oder minder steiler Kegelspirale gewunden, innen mit perlmutterglänzenden Hypostracum. Außenlippe mit Schlitz, dem ein über alle Umgänge verlaufendes Schlitzband entspricht (Fig. 9).

Die Pleurotomariiden sind vielleicht, wie de Koninck und Koken vermuten, von den †Bellerophonacea abzuleiten, doch muß die Abzweigung dieser asymmetrischen Gruppe schon in sehr früher Zeit erfolgt sein, da bereits das Untere Kambrium die Gattung †Rhaphistoma birgt.

Pleurotomaria Defr. mit zahlreichen Subgenera. Silur bis Jetztzeit, Blüte im Mesozoikum.

†Kokenella Kittl. Trias.
†Polytremaria de Kon. Karbon.
†Ditremaria d'Orb. Jura.

†Trochotoma Deslongch. Trias bis Jura.
†Temnotropis Laube. Trias.
Scissurella d'Orb. Kreide bis jetzt.
†Cantantostoma Sandb. Devon.
†Murchisonia d'Arch. u. Vern. mit zahlreichen Subgenera. Silur bis Trias, Blüte im Devon und Karbon.

3. Fam. †Euomphalidae. Kambrium bis Kreide, Blüte im Karbon. Marin.

Schale in stumpfkegelförmiger bis scheibenförmiger (Fig. 11), zuweilen aufgelöster Spirale

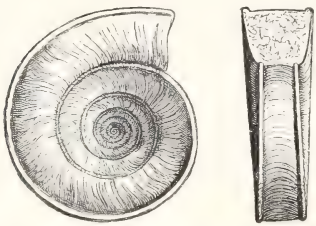


Fig. 11. Discohelix orbis Reuß. Lias, Hinterschafberg, Oberösterreich. a von der Seite; b in der Aufrollungsebene. Nach Zittel.

gewunden, weitgenabelt. Einzelne (ältere) Formen mit Schlitzband. Die ersten Windungen zuweilen gekammert.

Lindström und Koken sehen in dem Auftreten eines Schlitzbandes bei den älteren Euomphaliden (†Pleuronotus Hall) ein Anzeichen für eine nahe Verwandtschaft mit den Pleurotomariidae, speziell mit der Gattung †Rhaphistoma. Koken unterscheidet zwei Reihen: eine ältere, die Schizostoma (Euomphalus s. str.) -Reihe, und eine jüngere, die Discohelix-Reihe.
†Platyschisma M'Coy. Silur bis Karbon.
†Straparollus Montf. Devon bis Karbon.
†Phanerotinus Sow. Devon, Karbon.
†Philoxene Kayser. Devon, Karbon.
†Euomphalus Sow. (Schizostoma Bronn) und zahlreiche Subgenera. Silur bis Trias, Blüte im Karbon.
†Discohelix Dunk. (Fig. 11) Trias bis Kreide.
†Coelodiscus Brös. Jura.

4. Fam. Haliotidae. Kreide bis Jetztzeit. Marin.

Schale ohrförmig mit randlichem Gewinde, letzter Umgang abgeplattet mit weitausgedehnter Mündungslippe; Außenlippe abgeschrägt und am linken Außenrande eine Reihe ovaler Löcher oder Perforationstuben.

Die Haliotidae leitet Delhaes von den Pleurotomariiden ab, indem er an die Stelle des Pleurotomarienspaltes und -bandes die Löcherreihe treten läßt unter beständiger rascher Verbreiterung der Mündungslippe und Vermehrung der Spiralrippen, wobei die normale Querskulptur in eine „scherende" Skulptur übergeht; an Stelle der Basis tritt die Columellarlippe, und der Nabel verschwindet. Das Uebergehen der Pleurotomarien in die Haliotiden erklärt ihm zum Teil das auffällige Verschwinden zahlreicher Pleurotomariengruppen von Beginn der Kreidezeit an. Auch Koken und Burckhardt vermuten eine Verwandtschaft der Pleurotomariidae und Haliotidae. Nahe Beziehungen der Pleurotomariidae zu den Fissurellidae sind ebenfalls nicht zu leugnen.

Einzige Gattung Haliotis Lin. Obere Kreide bis jetzt. Selten fossil.

3 Subgenera: Haliotis Linné s. str. — Teinotis H. und A. Adams. — Padollus Montfort.

5. Fam. Fissurellidae. Karbon bis Jetztzeit. Marin.

Schale symmetrisch, napf- oder mützenförmig. Wirbel nach hinten gekehrt, häufig durchbohrt. Vorderrand zuweilen mit Spalt (Fig. 1).

Emarginula Lam. Karbon bis jetzt. Rimula Defr. Lias bis jetzt. Fissurella Lam. Karbon bis jetzt. Scutum Montf. Eocän bis jetzt.

6. Fam. Stomatidae. ? Trias bis jetzt.

Schale niedrig, ähnlich wie Haliotis. Perlmutterglänzendes Hypostracum. Selten fossil.

Stomatia Gray; Stomatella Lam.

7. Fam. Trocho-Turbinidae Koken. Silur bis jetzt.

Schale kreisel-, scheiben- bis turmförmig oder pyramidal. Hypostracum vorhanden. Mündung rundlich bis oval. Außenlippe niemals umgeschlagen. Deckel sehr dick, kalkig oder hornig. Die lebenden Turbiniden werden im wesentlichen nach der Beschaffenheit ihrer kalkigen Deckel unterschieden. Da man diese aber bei fossilen sehr selten kennt, so bleibt die genauere Bestimmung häufig unsicher. Dieselbe Unsicherheit besteht für die mit hornigem Deckel versehenen Trochiden.

Koken hält es für wahrscheinlich, daß sich die Turbo-Trochus-Formen mit Pleurotomaria und †Euomphaliden fast gleichzeitig aus einem fissurellidenähnlichen wenig spezialisierten Gastropod entwickelten.

Turbo Lin., Silur bis jetzt. Collonia Gray. Chrysostoma Gray, Trias bis jetzt. Uvanilla Gray, Trias bis jetzt. Margarita Leach, Trias bis jetzt. Trochus (s. str.) Lin., Kreide bis jetzt. Tectus Montf., Trias bis jetzt. Ziziphinus Leach, Trias bis jetzt. Eutrochus Adams, Jura bis jetzt. †Flemingia de Kon., Silur bis Trias. Gibbula Leach, Jura bis jetzt. Oxystele Phil., Kreide bis jetzt. Clanculus Montf., Trias bis jetzt. Euchelus Phil., ? Devon bis jetzt. Craspedotus Phil., Jura bis jetzt. Umbonium Link, Devon bis jetzt. Teinostoma Link, Karbon bis jetzt.

Solariella Wood, Tertiär bis jetzt. †Polytropis de Kon., Silur, Devon. †Cyclonema Hall, Silur, Devon. Die Trocho-Turbinidae Kokens werden von Zittel auf mehrere Familien: Turbinidae, Trochidae, Umboniidae verteilt.

8. Fam. Phasianellidae. Jura bis Jetztzeit.

Schale oval verlängert, Turbo-ähnlich, aber Spirale höher; ungenabelt. Deckel dick, kalkig, außen konvex.

Phasianella Lam. Jura bis jetzt.

9. Fam. Xenophoridae. Silur bis jetzt.

Schale kreiselförmig, Umgänge oben häufig mit agglutinierten Fremdkörpern bedeckt (Fig. 10). Basis konkav oder eben.

Die Xenophoridae dürften aus derselben Wurzel stammen wie die Trocho-Turbinidae.

Onustus Humphrey, Silur bis jetzt. †Omphalopterus Roem., Silur. Xenophora Fischer, Kreide bis jetzt.

10. Fam. Delphinulidae. Silur bis jetzt.

Schale kreisel- oder scheibenförmig, außen mit Stacheln, Rippen oder Falten verziert. Mündung ganzrandig; Außenlippe meist umgeschlagen.

†Coelocentrus Zittel, Trias. Delphinula Lam., Jura bis jetzt. Liotia Gray, Jura bis jetzt. Lippistes Montf., Kreide bis jetzt. †Brochidium Kok., Trias.

11. Fam. Cyclostrematidae. Trias bis Jetztzeit.

Cyclostrema Marr., Tertiär bis jetzt. Adeorbis S. Wood, Trias bis jetzt. Vitrinella Ad., Jura bis jetzt. †Helicocryptus d'Orb., Jura, Kreide.

12. Fam. Neritidae. Silur bis jetzt. Teils marin, teils Süßwasserbewohner. Schale oval bis halbkugelig mit kurzem Gewinde; letzter Umgang sehr groß. Deckel kalkig.

†Naticopsis M'Coy, Silur bis Trias.
†Turbonitella de Kon., Devon bis Perm.
Neritopsis Grateloupe, Trias bis jetzt.
†Fossariopsis Laube, Trias.
†Pseudofossarus Koken, Trias.
†Platychilina Kok., Trias.
Nerita (s. str.) Lin., Kreide bis jetzt.
Neritina Lam., Tertiär bis jetzt.
†Neritoma Morris, Oberer Jura.
†Lissochilus Pethö, Trias bis Oberer Jura.
†Hologyra Koken, Trias.
†Oncochilus Pethö, Trias, Jura.
†Deshayesia Raulin, Tertiär.
†Neritaria Koken, Trias.
†Velates Montf., Eocän.
†Pileolus Sow., Jura bis Eocän.

Zittel verteilt die genannten Formen auf zwei Familien: Neritopsidae und Neritidae, die sich durch ihre voneinander abweichenden Deckel unterscheiden; bei Zittels Neritidae findet Resorption der ersten inneren Umgänge statt. Sie sind ebenso wie die terrestren Heliciden wahrscheinlich aus Naticopsis hervorgegangen.

c) Subordo. Monotocardia. Bouvier. (Ctenobranchina.)

Herz mit einer Vorkammer. Kambrium bis jetzt. Meeres-, Süßwasser- und Landschnecken.

I. Tribus. Taenioglossa, Bandzüngler.

Die Schale ist anfangs holostom, bei den höheren Formen siphonostom.

α) Platypoda, mit Kriechfuß.

1. Fam. Paludinidae. Jura bis jetzt. Süß- und Brackwasserbewohner.

Schale konisch bis turmförmig, ungenabelt oder mit enger Nabelspalte. Mündung ganzrandig.

Die einzige Gattung Paludina Lam. ist in süßen, sumpfigen Gewässern recht häufig, in brackischen seltener.

Subgenera: Vivipara Lam. Campelona Raf. Tulotoma Haldem.

2. Fam. Cyclophoridae. Obere Kreide bis jetzt. Landbewohner.

Cyclophorus Montf. Obere Kreide bis jetzt.
Cyclotus Guilding. Obere Kreide bis jetzt.

3. Fam. Ampullariidae. Obere Kreide bis jetzt. Süß- oder Brackwasserbewohner.

Schale kugelig, eiförmig bis scheibenförmig, Mündung ganzrandig, Außenlippe schwach umgeschlagen. Die Schalen sind zum Teil nicht von Natica zu unterscheiden.

Ampullaria Lam. Subgenera: Lamistes Montf. Meladomus Gray, beide linksgewunden.

4. Fam. Littorinidae. Unter-Silur bis jetzt. Marin.

Schale kreiselförmig. Mündung ganzrandig. Außenlippe scharf.

Die Littorinidae haben sich wahrscheinlich, wie Koken vermutet, in paläozoischer Zeit vor ihrer heutigen Differenzierung als Trochonematidae Zittels von den Trocho-Turbinidae abgezweigt.

Littorina Fer., Jura bis jetzt. †Eunema Salter, Silur bis ?Kreide. †Eucyclus Deslongch., Muschelkalk. †Gonionema Koken, Silur. †Purpurina d'Orb., Trias bis Kreide. †Holopea Hall, Silur, Devon. †Onkospira Zitt., Jura. †Cirrus Sow., Trias, Jura. †Hamusina Gemm., Lias. †Platyacra v. Amm., Lias. Lacuna Turton, Trias bis jetzt. Fossarus Phil.

5. Fam. Cyclostomidae. Kreide bis jetzt. Landbewohner.

Schale sehr verschieden gestaltet, kreisel- bis scheiben- oder turmförmig. Mündung meist zusammenhängend.

Cyclostoma Lam., Tertiär bis jetzt. Megalostoma Guilding, Kreide bis jetzt. Pomatias Studer, Tertiär bis jetzt. †Strophostoma Desh., Obere Kreide bis Miocän.

6. Fam. Rissoidae. Jura bis jetzt. Marin.

Schale klein, kreisel- bis turmförmig. Mündung hinten winkelig, vorn häufig mit Ausguß.

Rissoa Frém., Jura bis jetzt. Rissoina d'Orb., Jura bis jetzt. †Keilostoma Desh., Kreide, Tertiär. †Diastoma Desh., Tertiär. †Mesostoma Desh., Tertiär.

7. Fam. Hydrobiidae. Kreide bis jetzt. Süß- oder Brackwasserbewohner.

Schale klein, kreisel- bis turmförmig, meist dünn.

Hydrobia Hartm. Kreide bis jetzt. Pyrgula Christ., Tertiär und lebend. †Micromelania Brus., Tertiär. †Fossarulus Neum., Oberes Miocän. †Prososthenia Neum., Tertiär. Bythinia Leach, Wealden bis jetzt u. a.

8. Fam. Valvatidae. Oberer Jura bis jetzt. Süßwasserbewohner.

Schale konisch oder scheibenförmig, genabelt. Mündung ganzrandig.

Valvata Müll., Jura bis jetzt.

9. Fam. Hipponychidae. Capulidae. Horiostomidae. Calyptraeidae. Kambrium bis jetzt. Marin.

Schale napf- bis mützenförmig oder ± gerade (Fig. 12 u. 12), mit spiral gekrümmtem Wirbel. Zum Teil mit großem hufeisenförmigen Muskeleindruck im Innern (Fig. 12).

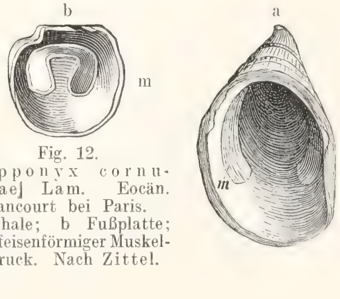


Fig. 12.
†Hipponyx cornucopiae Lam. Eocän. Liancourt bei Paris.
a Schale; b Fußplatte; m hufeisenförmiger Muskeleindruck. Nach Zittel.

Einige der in diese Familie gehörigen Gattungen bewegen sich sehr wenig und bleiben fast zeitlebens an einer Stelle der Unterlage, der sie sich anschmiegen, haften. Die geringe Beweglichkeit ist wohl die Ursache, daß Schalen produziert werden, die wie bei †Orthonychia (Fig. 13) fast

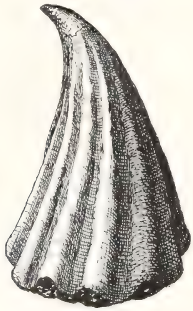


Fig. 13. †Orthonychia elegans Barr. Ober-Silur. Lochkow, Böhmen. Nach Zittel.

gerade gestreckt sind und an Formen erinnern, wie sie gewisse Lamellibranchiaten (†Rudistae) und Brachiopoden (†Richthofeniidae) infolge ihrer sessilen Lebensweise bauen.

Hipponyx Defr. Kreide bis jetzt. Der Fuß sondert eine dicke deckelartige kalkige Fußplatte ab (Fig. 12b).

Capulus Montf., Kambrium bis jetzt. †Stenotheca Salt., Kambrium. †Orthonychia Hall, Silur, Karbon. †Platyceras Conrad, Kambrium bis Trias. †Pollicina Koken, Silur, Devon. †Platystoma Conr., Silur, Karbon. Galerus Gray, Trias bis jetzt.

†Horiostoma Mun. Chalm., Devon. †Tubina Barr., Silur bis Trias. Pseudotubina Koken, Colubrella Koken, Trias.

Calyptraea Lam., Tertiär bis jetzt. Crepidula Lam., Kreide bis jetzt. Crucibulum Schum., Tertiär; lebend.

10. Fam. Cypraeidae. Jura bis jetzt. Marin.

Schale oval, Gewinde kurz, zuweilen vollständig von dem letzten Umgang eingehüllt (Fig. 6). Mündung vorn und hinten in einen kurzen Kanal verlaufend, Außenlippe einwärts gebogen.

Erato Risso, Kreide bis jetzt. Ovula Brug. Tertiär bis jetzt. †Gisortia Jusseaume, Eocän. Cypraea Lin., Jura bis jetzt. Trivia Gray, Tertiär und lebend.

11. Fam. Naticidae. Trias bis jetzt. Marin.

Schale mit kurzem Gewinde und großem letzten Umgang.

Sigaretus Lam., Tertiär und lebend. Natica Lam. mit vielen Subgenera, Trias bis jetzt. Deshayesia Raul., Tertiär.

12. Fam. Melaniidae. Jura bis jetzt. Süß-, seltener Brackwasserbewohner.

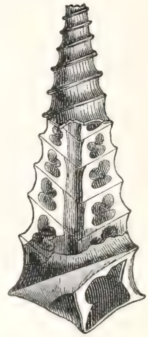
Schale turmförmig bis oval, Spitze meist abgestutzt und korrodiert.

Melania Lam., Oberer Jura bis jetzt. †Stromatopsis Stache, Eocän. Pyrgulifera Meek, Obere Kreide und lebend. Melanopsis Fer., Obere Kreide bis jetzt. Pleurocera Raf., Wealden bis jetzt. †Ptychostylus Sandb., Wealden.

13. Fam. †Nerineidae. ? Trias bis Kreide. Marin.

Schale sehr dick, turmförmig, pyramidal bis eiförmig. Mündung mit kurzem Kanal oder seichtem Ausguß. Spindel und Lippen mit kräftigen durchlaufenden Falten (Fig. 14).

Fig. 14. †Nerinea dilatata d'Orb., Oberer Jura. Oyonnax, Ain. Der mittlere Teil bis zur Hälfte aufgeschnitten, um die dicke Schale und die kräftigen Spindelfalten zu zeigen. Nach Zittel.



†Aptyxiella Fisch., ? Trias, Jura.
†Trochalia Sharpe, Jura, Kreide.
†Nerinella Sharpe, Jura.
†Nerinea Defr., Jura, Kreide.
†Ptygmatis Sharpe, Jura, Kreide.
†Stieria Math., Jura, Kreide.

14. Fam. Cerithiidae. Perm bis jetzt. Marin und brackisch.

Schale turmförmig. Mündung vorn mit kurzem Kanal.

†Postularia Koken, Trias, Lias. †Promathilda Andreae, Perm bis Lias. Mathilda Semper, Jura bis jetzt. †Cerithinella Gemm., Jura. †Cryptaulax Tate, Jura. †Pseudoalaria Huddelst., Jura. †Ditretus Piette, Jura. Bittium Leach, Jura bis jetzt. †Eustoma Piette, Jura. Cerithium Ad., Jura bis jetzt. Potamides Brongt, Kreide bis jetzt.

15. Fam. Pyramidellidae. Silur bis jetzt. Marin.

Schale turm- bis eiförmig. Mündung gerundet oder mit schwachem Ausguß.

†Macrochilina Bayle, Silur bis Trias. †Loxonema Phil. und zahlreiche Subgenera, Silur bis Jura. †Omphaloptycha v. Amm., Perm bis Lias. †Chemnitzia s. str. d.Orb., Jura, Trias. †Bourgetia Desh., Jura. †Pseudomelania Pictet et Camp., ?Karbon bis Eocän. †Euchrysalis Laube, Trias, †Coelostylina Kittl, ?Karbon bis Eocän. Turbonilla Risso, Tertiär und lebend. Niso Risso, Trias bis jetzt.

Die Subgenera von Loxonema faßt Koken zu einer Familie der Loxonematidae zusammen; Chemnitzia (Pseudomelania), Omphaloptycha, Microschiza, Rhabdoconcha, Euchrysalis, Coelostylina zu der Familie der Chemnitziidae.

16. Fam. Vermetidae. Karbon bis jetzt. Marin.

Schale anfangs in geschlossener, später in unregelmäßiger freier Spirale oder überhaupt von

Anfang an in lockerer Spirale gewunden (Fig. 4), häufig mit Scheidewänden. Freilebend oder sessil.

Vermetus Ad., ? Karbon bis jetzt. †Provermicularia Kittl, Trias. Siliquaria Brug. Kreide bis jetzt.

17. Fam. Caecidae. Tertiär und lebend. Schale anfangs scheibenförmig, später röhrenförmig gebogen. Die abgeworfene Spitze durch eine Scheidewand ersetzt.

Caecum Flem., Tertiär und lebend.

†Orygoceras Brusina, Tertiär.

18. Fam. Turritellidae. Trias bis jetzt. Marin. Schale hoch turmförmig, zugespitzt. Mündung vorn zuweilen mit kurzem Ausguß.

Turritella Lam. und Subgenera, Trias bis jetzt, Blüte Tertiär. †Glauconia Giebel, Kreide.

19. Fam. Chenopodidae. Jura bis jetzt. Marin.

Schale spindelförmig bis turmförmig. Mündung vorn in einen Kanal auslaufend. Außenlippe flügelartig erweitert, gefingert oder verdickt.

†Alaria Morr. u. Lyc., Jura, Kreide. †Spinigera d'Orb., Jura. Chenopus (Aporrhais) Phil. und zahlreiche Subgenera, Jura bis jetzt.

20. Fam. Strombidae. Jura bis jetzt. Marin.

Schale konisch bis turm- oder spindelförmig mit zugespitztem Gewinde. Mündung mit Kanal. Außenlippe häufig ausgebreitet und mit fingerförmigen Fortsätzen (Fig. 12).

†Harpagodes Gill., Jura, Kreide.

Strombus Lin., Kreide bis jetzt. Terebellum Lam., Tertär und lebend. Rostellaria Lam., Kreide bis jetzt. †Hippochrenes Montf., Obere Kreide und Eocän. Rimella Ag., Obere Kreide und lebend.

21. Fam. Tritoniidae. Kreide bis jetzt. Marin.

Schale dick, ei- bis spindelförmig. Mündung mit verdickter Außenlippe und Kanal.

Triton Montf., Kreide bis jetzt. Distortrix Link, Tertiär und lebend. Ranella Lam., Tertiär und lebend.

22. Fam. Cassididae. Obere Kreide bis jetzt. Marin.

Schale kugelig bis eiförmig. Mündung verlängert mit kurzem Kanal. Innenlippe zuweilen gekörnelt oder runzelig.

Cassidaria Lam., Obere Kreide bis jetzt. Cassis Lam., Tertiär bis jetzt. Oniscia Sow., Kreide bis jetzt.

23. Fam. Doliidae. Kreide bis jetzt. Marin.

Schale bauchig, tonnenförmig. Mit gedrehtem oder geradem Kanal.

Dolium Lam., Kreide bis jetzt. Ficula Swainson, Untere Kreide bis jetzt.

24. Fam. Columbellariidae. Jura bis jetzt. Marin.

Schale länglich oval, mit kurzem konischen Gewinde. Mündung vorn und hinten mit Kanal.

†Columbellaria Rolle, Oberer Jura, Kreide.

†Zittelia Gemm., Oberer Jura.

†Columbellina d'Orb., Kreide.

Columbella Lam., Tertiär und lebend.

β) Heteropoda, Kielfüßler.

Freischwimmende pelagische Meeresschnecken. Als Urheteropoden sieht Koken die fast symmetrisch in einer Planospirale gewundenen Schalen der paläozoischen Gattung †Porcellia Leveillé (Fig. 15), Devon bis Karbon, ebenso wie einen Teil der Gattung †Cyrtolites Conrad, Kambrium bis Karbon an, wegen ihrer Skulptur und Struktureigentümlichkeiten des Schlitzbandes. Außer diesen alten Formen finden sich fossile Heteropoden nur in jungtertiären Ablagerungen, und zwar die beiden Gattungen Atlanta Lesson (Schale planospiral aufgerollt,

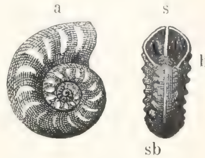


Fig. 15. †Porcellia Puzosi Lev. Kohlenkalk. Tournay. a von der Seite; b in der Aufrollungsebene; s Schlitz; sb Schlitzband. Nach Zittel.

mit Schlitz) und Carinaria Lam. (Schale mützenförmig, gekielt). Für einen direkten genetischen Zusammenhang der paläozoischen Formen mit den jüngeren Heteropoden erscheint das Zeitintervall zu groß. Vielmehr ist es wahrscheinlich, daß zu verschiedenen Zeiten Gastropodengruppen zu Heteropoden als biologisch differenzierte Typen umgestaltet worden sind.

II. Tribus. Ptenoglossa, Federzüngler.

1. Fam. Solariidae. Silur bis jetzt. Marin.

Schale niedrig kegelförmig. Mündung ganzrandig.

Die Solariiden sind vielleicht aus den Euomphaliden hervorgegangen, von denen sie sich vornehmlich durch ihr heterostrophes Embryonalgewinde und das Fehlen des Schlitzes unterscheiden.

†Prosolarium Perner, Silur. †Horologium Perner, Silur. †Viviana Koken, Trias., †Acrosolarium Koken, Trias. Solarium Lam., Kreide bis jetzt. Torinia Gray, Tertiär und lebend. †Bifrontia Desh., Eocän.

2. Fam. Scalariidae. Silur bis jetzt. Marin.

Schale turmförmig. Mündung rund, ganzrandig.

†Holopella M'Coy, Silur, Karbon.

†Callonema Hall, Silur, Devon.

†Scoliostoma Braun, Devon.

†Exelissa Piette, Jura.

Scalaria Lam., Trias bis jetzt.

†Chilocyclus Bronn, Trias.

III. Tribus. Rhachiglossa, Schmalzüngler.

1. Fam. Fasciolariidae. ? Trias bis jetzt. Marin.

Schale turm-, spindelförmig bis oval. Kanal ± verlängert (Fig. 7).

Fusus Lam., Jura bis jetzt. Clavella Swainson, Eocän bis jetzt. †Mitraefusus Bellardi, Tertiär. †Leiostoma Swains., Eocän, Miocän. †Siphonalia Ad., Tertiär. †Strepsidura Swains., Tertiär. Metula Ad., Tertiär und lebend. Neptunea Bolten, Kreide bis jetzt. †Euthria Gray, Tertiär. †Hemifusus Swains., Tertiär. Fasciolaria Lam., Kreide bis jetzt. Latyrus Montf., Tertiär bis jetzt. Fulgur Montf., Tertiär und lebend. Turbinella Lam., Tertiär und lebend. Tudicula Linck, Kreide bis jetzt. Pyrula Lam., Kreide bis jetzt.

2. Fam. Muricidae. Kreide bis jetzt. Marin.

Schale dick, Gewinde mäßig hoch. Kanal ± verlängert, ganz oder teilweise von den Lippenrändern bedeckt.

Murex Lin., Kreide bis jetzt.
Typhis Montf., Obere Kreide bis jetzt.
Trophon Montf., Tertiär und lebend.

3. Fam. Volutidae. Kreide bis jetzt. Marin.
Schale dick, oval bis spindelförmig. Gewinde kurz oder verlängert. Letzter Umgang groß. Mündung mit kurzem Kanal.

Marginella Lam., Tertiär und lebend. Scapha Gray. Mitra Lam., Kreide und lebend. Lyria Gray, Kreide und lebend. †Volutoderma Gabb., Kreide. Turricula Ad., Kreide und lebend. Volutilithes Swains., Kreide bis jetzt. Strigatella Sw., Kreide und lebend. †Gosavia Stol., Kreide. Cylindra Schum., Kreide und lebend. Voluta Lin., Kreide und lebend. †Athleta Conrad, Eocän, Miocän. Volutolyria Grosse, Tertiär und lebend. Volutifusus Conrad. Cymbium Klein, Kreide bis jetzt.

4. Fam. Olividae. Kreide bis jetzt. Marin.
Schale länglich eiförmig bis subzylindrisch. Letzter Umgang groß. Gewinde und Kanal kurz.
Oliva Brug., Kreide bis jetzt.
Ancillaria Lam., Kreide bis jetzt.

5. Fam. Harpidae. Eocän bis jetzt. Marin.
Schale kugelig bis eiförmig. Gewinde niedrig, letzter Umgang bauchig. Mündung mit kurzem Ausguß.
Harpa Lam., Eocän bis jetzt.
†Cryptochorda Mörch., Eocän.
†Harpopsis Mayer, Eocän.

6. Fam. Buccinidae. Kreide bis jetzt. Marin.
Schale länglich oval. Mündung mit kurzem Kanal.
Buccinum Lin., Jungtertiär bis jetzt. Cominella Gray, Obere Kreide bis jetzt. Pseudoliva Swains., Obere Kreide bis jetzt. Truncaria Ad., Tertiär bis jetzt. Phos Montf., Tertiär bis jetzt. †Petersia Gemm., Oberer Jura. Nassa Martini, Obere Kreide bis jetzt. Eburna Lam., Tertiär bis jetzt. Pisania Birona, Tertiär bis jetzt.

7. Fam. Purpuridae. Obere Kreide bis jetzt. Marin.
Schale meist oval. Gewinde und Kanal kurz. Letzter Umgang groß.
Purpura Brug. Tertiär und lebend. Rapana Schum., Obere Kreide bis jetzt. †Stenomphalus Sandb., Kreide, Tertiär.

IV. Tribus. Toxoglossa, Pfeilzüngler.

1. Fam. Pleurotomidae. Kreide bis jetzt. Marin.
Schale spindelförmig, mit ziemlich hohem Gewinde. Mündung vorn in einen ± verlängerten Kanal verlaufend. Außenlippe unter der Naht mit Schlitz.
Pleurotoma Lam. mit zahlreichen Subgenera, Kreide bis jetzt. Clavatula Lam., Kreide bis jetzt. Borsonia Bellardi, Eocän bis jetzt. Mangilia Risso, Tertiär und lebend.

2. Fam. Conidae. Kreide bis jetzt. Marin.
Schale eingerollt, verkehrt kegelförmig bis subzylindrisch. Mündung vorn mit Ausguß. Zuweilen unter der Naht mit Ausschnitt.
Conus Lin., Kreide bis jetzt.
†Conorbis Swains., Eocän, Oligocän.

3. Fam. Terebridae. Tertiär und lebend.
Schale turmförmig, schlank, zugespitzt. Kanal kurz.
Terebra Lam., Tertiär bis jetzt.
Acus Humphr., Tertiär bis jetzt.

4. Fam. Cancellariidae. Kreide bis jetzt. Marin.
Schale ei- bis turmförmig. Mündung mit kurzem Kanal. Außenlippe innen gefurcht.
Cancellaria Lam., Kreide bis jetzt.

Euthyneura.

B. Ordo. Pulmonata Cuvier. Lungenschnecken.
Bekannt vom Karbon bis jetzt. Meist Land- oder Süßwasserbewohner.

a) Subordo. Basomatophora.

1. Fam. Auriculidae. Kreide bis jetzt. Bewohner von Meeresküsten und salzigen Sümpfen.
Schale dick eiförmig. Gewinde kurz, letzter Umgang sehr groß.
Auricula Lam., Jura bis jetzt, mit Subgenera: Alexia Leach, Pythiopsis Sandb. und Carychium Mke., Jura bis jetzt. Melampus Montf., Tertiär bis jetzt.

2. Fam. Siphonariidae. Gadiniidae. ?Devon bis jetzt. Litoral- bis Brackwassergebiet.
Schale napf- oder niedrig kegelförmig, etwas unsymmetrisch.
Siphonia Blainv., Eocän bis jetzt.
†Valenciennia Rousseau, Obermiocän.
†Pilidium Barr., Silur, Devon.
Gadinia Gray.

3. Fam. Limnaeidae. Jura bis jetzt. Süßwasserbewohner.
Schale dünn, oval, turmförmig.
Limnaeus Drap., Jura bis jetzt.
Planorbis Guettard, Lias bis jetzt.

4. Fam. Ancylidae. Tertiär und lebend. Süßwasserbewohner.
Schale napfförmig.
Ancylus Geoffroy, Tertiär und lebend.

5. Fam. Chilinidae. Tertiär und lebend. Süßwasserbewohner.
Chilina Gray.

6. Fam. Planorbidae. Lias bis jetzt. Süßwasserbewohner.
Schale scheibenförmig.
Planorbis Guett., Lias bis jetzt.

7. Fam. Physidae. Oberer Jura bis jetzt. Süßwasserbewohner.
Schale wie Limnaeus, linksgewunden.
Physa Drap., Oberer Jura bis jetzt.

b) Subordo. Stylommatophora.

1. Fam. Limacidae. Tertiär, Diluvium.
Nacktschnecken mit schildförmigem Schalenrudiment.
Limax und Amalia.

2. Fam. Testacellidae. Obere Kreide bis jetzt. Landschnecken.
Schale spiral.
Testacella Cuv., Tertiär lebend.
Glandina Schum., Obere Kreide bis lebend.
Cylindrella Pfeiff., Eocän bis lebend.
†Pharmacellina Sandb., Eocän.
Daudebardia Hartm., Diluvium und lebend.

3. Fam. Bulimidae. Obere Kreide bis jetzt. Landschnecken.
Schale länglich eiförmig bis turmförmig. Mündung länger als breit.
Bulimus Brug., Obere Kreide bis jetzt.
Buliminus Ehrbg., Tertiär und lebend.

4. Fam. Clausiliidae. Obere Kreide bis jetzt. Landschnecken.
Schale turmförmig, schlank.
Megaspira Leach, Obere Kreide bis jetzt.
Clausilia Drap., Eocän bis jetzt.

5. Fam. Pupidae. Karbon bis jetzt. Landschnecken.

Schale klein, zylindrisch, eiförmig.

†Dendropupa Dawson, Karbon.

Pupa Lam., Tertiär und lebend.

Vertigo Müller, Tertiär und lebend.

Torquilla Koken, Miocän bis jetzt.

6. Fam. Helicidae. Tertiär bis jetzt. Landschnecken.

Schale halbkugelig, kegelförmig bis scheibenförmig.

Helix Lin., Tertiär und lebend.

Vitrina Drap., Tertiär und lebend.

7. Fam. Succinidae. Tertiär und lebend. Landschnecken.

Schale dünn eiförmig mit kurzer Spirale.

Succinea Pfeiff., Tertiär und lebend.

C. Ordo. Opisthobranchia. Bekannt vom Karbon bis jetzt. Meist nackte, seltener beschalte Meeresschnecken.

Subordo. Tectibranchia.

1. Fam. Actaeonidae. Karbon bis jetzt.

Schale eiförmig bis zylindrisch. Mündung lang, seltener mit breitem Ausguß.

Actaeon Montf., Jura bis jetzt.

Actaeonina d'Orb., Karbon bis jetzt.

Bullina Fer., Jura bis jetzt.

†Cylindrites Lyc., Jura bis Kreide.

†Etallonia Desh., Jura bis Tertiär.

†Cylindrobullina v. Amm., Trias bis Kreide.

Bullinula Beck.

†Actaeonella d'Orb., Kreide.

†Volvulina Stol., Kreide.

†Cinulia Gray, Kreide.

†Avellana d'Orb., Kreide.

2. Fam. Ringiculidae. Kreide bis jetzt.

Schale klein, oval bis kugelig. Gewinde kurz. Letzter Umgang groß.

Ringicula Desh., Kreide bis jetzt.

3. Fam. Bullidae. Jura bis jetzt. Marin.

Schale dünn, zylindrisch bis kugelig, eingerollt. Gewinde kurz. Mündung lang, vorn abgerundet.

Acera Müll., Jura bis jetzt.

Scaphander Montf., Kreide bis jetzt.

Bulla Klein, Jura bis jetzt.

Hydatina Schum.

Cylichna Lovén, Kreide bis jetzt.

4. Fam. Philinidae. Kreide bis jetzt.

Schale innerlich, schwach eingerollt. Gewinde rudimentär.

Philine Ascanias, Kreide bis jetzt.

5. Fam. Pleurobranchidae. ?Jura bis jetzt.

Schale flach, schildförmig, meist innerlich.

Umbrella Lam., ? Jura bis jetzt.

†Tylodina Raf., Pliocän.

6. Fam. Aplysiidae. Pliocän.

Schale hornig, schildförmig.

Angeblich zwei fossile Arten von Aplysia Phil. aus dem Pliocän von Sizilien.

D. Ordo. Pteropoda. Cuvier. Flossenfüßler (s. zoologischer Teil).

Obere Kreide bis jetzt. Pelagische Meeresmollusken mit zwei seitlichen flügelförmigen Flossen. Nackt oder von einer dünnen, zuweilen aus zwei Teilen bestehenden Schale umhüllt.

Subordo. Thecosomata.

1. Fam. Limacinidae.

Schale dünn, linksgewunden spiral.

†Spiralis Eyd. †Limacina Cuv. †Embolus Jeffr. finden sich vereinzelt im Eocän und Pliocän. †Valvatina Watelet, linksgewunden, aus dem Pariser Grobkalk (Mitteleocän). †Planorbella Gabb., Miocän.

2. Fam. Cavoliniidae., Obere Kreide bis jetzt.

Schale symmetrisch bauchig, pyramidal oder konisch röhrenförmig, nicht spiral (Fig. 3).

Cavolinia Giveni, Miocän bis jetzt.

Schale aus zwei ungleich gewölbten Stücken bestehend (Fig. 3b).

Cleodora Péron und Lesueur, Oligocän bis jetzt.

Balantium Leach, Obere Kreide bis jetzt.

Vaginella Daudin, Obere Kreide bis jetzt.

Cuvieria Rang, Tertiär bis jetzt.

Triptera Quoy, Tertiär bis jetzt.

†Euchilotheca Fischer, Eocän.

†Bovicornu O. Meyer, Eocän.

Anhang.

†Tentaculitidae, †Torellellidae, †Hyolithidae, †Conulariidae sind die Schalen ausgestorbener, meist paläozoischer Lebewesen von unsicherer systematischer Stellung. Sie ähneln den Pteropoden und wurden deswegen von vielen Autoren dieser Gruppe ohne Bedenken angereiht. Doch fehlt es nicht an Stimmen gegen diese Vereinigung. Neumayr und Pelseneer schlugen vor, die †Tentaculitidae und die paläozoische †Styliola Lesueur den tubikolen Anneliden beizugesellen. Nicholson machte diese Vereinigung durch mikroskopische Untersuchung der Schalen unwahrscheinlich. Neuerdings sieht Walcott jedoch in †Hyolithes wieder annelide schalentragende Würmer. Die Ansicht Iherings, wonach die †Conulariidae Verwandte der †Orthoceratidae (Cephalopoden) seien, läßt sich gar nicht stützen. Rüdemann sieht in ihnen Kolonien.

Fam. †Tentaculitidae. Silur, Devon.

Dickschalige schlanke kalkige Röhren mit rundem Querschnitt, hinten zugespitzt. Der hintere Teil der Schale häufig durch Kalkmasse angefüllt oder gekammert.

†Tentaculites Schloth.

Fam. †Torellellidae. Kambrium, Silur.

Aehnlich wie vorige Gruppe.

†Torellella Holm; †Hyolithellus, †Salterella Billings; †Coleoloides Walcott.

Fam. †Hyolithidae. Kambrium bis Perm.

Kalkige Schale symmetrisch, konisch oder pyramidenförmig, gerade oder gebogen, im Querschnitt dreieckig bis elliptisch. Oberfläche häufig fein gestreift. Mündung mit Deckel. Der hintere Teil der Schale häufig durch Querscheidewände abgeschlossen.

†Hyolithes Eichw.

Fam. †Conulariidae. Unter-Silur bis Lias.

Schale gerade, scharfkantig. Querschnitt quadratisch bis rhombisch (Fig. 16). Seiten quergestreift (Fig. 17). Hinterende der Schale mit Scheidewänden. Mündung verengt.

†Conularia Mill.

4. Geologische Verbreitung und Bedeutung der Gastropoden. Simroth verlegt die Entstehung der Gastropoden auf das Land. Ihr Ursprung, der zweifellos in vorkambrische Zeit fällt, mag, wie es von manchen anderen Tiergruppen heute immer mehr wahrscheinlich wird (Pompeckj),

an ein Festland gebunden sein. Vom paläontologischen Standpunkte läßt sich darüber vorläufig kein Urteil fällen, da die ältesten Landschnecken im Karbon nachgewiesen sind, die ersten Gastropoden überhaupt dagegen mit anderen marinen Tiergruppen vergesellschaftet aus Meeresablagerungen des Unteren Kambrium bekannt sind.

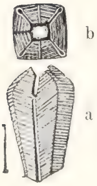


Fig. 16. †Conularia quadrisulcata Sow. Kohlenkalk von Williamswood bei Glasgow, mit wohlerhaltenen Mundrändern. a von der Seite; b von oben. Nach Zittel.

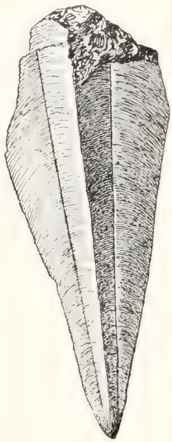


Fig. 17. †Conularia anomala Barr. Unter-Silur. Drabov, Böhmen, um die Querstreifung zu zeigen. Nach Zittel.

Im Kambrium sind nur Prosobranchier mit einigen Gruppen vertreten: †Bellerophonacea, Patellidae, Acmaeidae, †Euomphalidae, Pleurotomariidae, Capulidae.

Im Silur werden die Prosobranchier zahlreicher, der Artenreichtum wird größer. Zu den kambrischen Familien gesellen sich: Turbinidae, †Trochonematidae, Trochidae, Xenophoridae, Scalariidae, Pyramidellidae und möglicherweise auch schon die Solariidae.

Im Devon bleibt das einförmige Gepräge der altpaläozoischen Gastropodenfauna fast unverändert. Es kommen einige neue Familien hinzu in Gestalt der Umbonidae, †Porcelliidae (Urheteropoden) und Neritopsidae. Außerdem treten wahrscheinlich im Devon die ersten Pulmonaten auf.

Das Karbon zeitigt die Blüte der †Bellerophonacea und †Euomphalidae. Die †Porcelliidae erlöschen nach kurzer Lebensdauer seit dem Devon. In die Karbonzeit fällt das erste Auftreten der Fissurellidae, Purpurinidae sowie der Opisthobranchia, ebenso sind die ersten Landschnecken aus dieser Zeit bekannt: die produktive Steinkohlenformation Neuschottlands birgt die beiden Helicidengattungen Archaeozonites und Dendropupa.

Das Perm verändert den Charakter der paläozoischen, meist holostomen Prosobranchierfauna nicht zugunsten der Formenentwickelung, vielmehr ist ein Rückgang zu beobachten.

In der Trias entfalten sich die Gastropoden reicher. Das Bild der Fauna wird durch eine Anzahl spezifisch mesozoischer Familien ein anderes. Neritidae, Naticidae, Turritellidae, Cerithidae und Vermetidae erscheinen auf dem Schauplatze des marinen Lebens.

Im Jura gelangen die zuletzt genannten Familien zu immer größerer Entfaltung. Es stellen sich, teils erst im Mittleren und Oberen Jura, neue formenreiche Familien wie Phasianellidae, Palludinidae, Rissoidae, vor allem aber die dickschaligen †Nerineidae, die Chenopodidae, Strombidae, Melanidae, Columbellariidae, Cypraeidae und Fusidae.

Die jurassischen Genera dauern in der Kreide fort. Als neu kommen hinzu: Haliotidae, Stomatidae, Cyclostomidae, Ampullariidae, Cassididae, Doliidae, Tritonidae, Buccinidae, Purpuridae, Muricidae, Olividae, Cancellariidae, Pleurotomidae und Conidae. Die †Nerineidae, welche seit dem Jura eine bedeutende Rolle zu spielen berufen waren, verlöschen ausgangs der Kreide ebenso wie die Columbellariidae und Trochonematidae. Auch die altertümlichen †Euomphalidae und die Purpurinidae überschreiten die Grenze gegen das Känozoikum nicht. — In der Kreide mehren sich die Dokumente für eine lebhaftere Entfaltung der Landschnecken. Auch die Süßwasserbewohner, z. B. Limnaeidae, die zuerst im Purbeck, an der Wende von Jura und Kreide, beobachtet werden, nehmen in der Kreide an Formenreichtum zu, um in der Folgezeit eine noch weit größere Mannigfaltigkeit zu erlangen.

Mit dem Tertiär geht die Herrschaft unter den marinen Gastropoden ganz an die Siphonostomen über. Es entstehen noch einige neue Typen: Caecidae, Columbellidae, Harpidae, Terebridae, und im jüngsten Tertiär erscheinen wieder Heteropoden, aber die Mehrzahl der Familien ist aus dem Mesozoikum herübergekommen, um im Laufe des Tertiär und Diluvium zu der üppigen Entfaltung zu gelangen, der wir in der Jetztzeit gegenüberstehen. Im Eocän und Oligocän herrschen noch heute lebende Gattungen vor, die Arten sind jedoch erloschen. Aus dem Miocän existieren noch einige Species. Das jüngste Pliocän birgt bis zu 80 und 95% lebende Arten.

Eine so hervorragende geologische Bedeutung wie etwa Cephalopoden, Lamellibranchiaten und Brachiopoden haben die Gastropoden nicht. Geringe Horizontal- und erhebliche Vertikalverbreitung in den Sedimenten macht die Schnecken zu Leitfossilien wenig geeignet; kosmopolitische Arten gibt es kaum. Nur einige Gruppen kommen als untergeordnete Zeitindikatoren in Betracht: die auf das Paläozoikum nahezu beschränkten †Bellerophonacea (permischer Bellerophonkalk der Südalpen), die †Nerineidae im Mesozoikum, und im Tertiär sind Cyrenen, Cerithien, Hydrobien, Paludinen und andere Gruppen als Zonenfossilien von einiger Wichtigkeit.

Die marinen Gastropoden der Vorzeit bewohnten Meeresgebiete mit vornehmlich kalkiger bis mergeliger, auch kalkig-sandiger Sedimentation. In reinem Sandstein sind sie ebenso selten wie in reinem Ton. Einzelne Gattungen treten im Jura (†Chemnitzia, †Nerinea, Natica) gewisser Gebiete, ferner in der Kreide (Actaeonella an den Rudistenriffen der Gosaubildungen in den Ostalpen) und im Tertiär (Cerithium, Pleurotoma, Turritella u. a.) in so großer Individuenzahl auf, daß man sie als gesteinsbildend bezeichnen darf.

Wie die meisten Gastropoden der Jetztzeit mit Ausnahme der Heteropoden und Pteropoden flaches Wasser bevorzugen, in welchem sie auf Pflanzen und Steinen des Meeresbodens eine meist kriechende Lebensweise führen, so ist dies auch von der Mehrzahl der vorzeitlichen Schnecken anzunehmen. Heteropoden und Pteropoden waren wohl wie ihre lebenden Verwandten freie Schwimmer. Sehr geringe Beweglichkeit ist einigen Capuliden eigen. Sessilität ist eine Ausnahme bei Gastropoden; sie zeichnet die Vermetidae aus.

Vom ältesten Tertiär ab läßt sich die allmähliche Annäherung in Form und geographischer Verbreitung an die blühende moderne Gastropodenwelt verfolgen. Die eocänen marinen Schnecken von Europa, Nordamerika, Asien und Nordafrika weisen viele gemeinsame Züge auf, so daß ihre Existenz in einem zusammenhängenden Meeresraume wahrscheinlich ist. Auf der anderen Seite zeigen die Gastropoden Australiens, Neuseelands und Südamerikas einen selbständigen Charakter, der sie als Ahnen der heutigen Bewohner des südpazifischen und südatlantischen Beckens zu erkennen gibt. Auch die Land- und Süßwasserschnecken des Tertiär und Diluvium sind die unverkennbaren Vorfahren der heutigen zum Teil allerdings unter den der Vorzeit entsprechenden Klimaten lebenden Kontinentalbewohner.

Literatur. *Zusammenstellung in* ***K. A. v. Zittel,*** *Grundzüge der Paläontologie. I. Abteilung: Invertebrata, 3. Aufl. 1910, S. 367 bis 369.* — ***W. Delhaes,*** *Beiträge zur Morphologie und Phylogenie von Haliotis Linné. Zeitschr. für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 1909, Bd. 2, Heft 5.* — ***H. Simroth,*** *Ueber das System der Gastropoden. Verh. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch., 1911, S. 225.*

Th. Brandes

Gastrotricha.

1. Definition. 2. Körpergestalt und Anatomie. 3. Verbreitung. 4. Biologie.

1. Definition. Die Ordnung der Gastrotrichen umfaßt eine im allgemeinen gut begrenzte Gruppe mikroskopischer Würmer des Süßwassers, welche in ihrem Bau Beziehungen zu den Rotatorien, vielleicht auch zu den Nematoden und Turbellarien erkennen lassen.

2. Körpergestalt und Anatomie. Der Körper der Gastrotrichen, zwischen 0,06 und fast 0,6 mm Länge schwankend, erscheint mehr oder weniger gestreckt, wurm- bis fast flaschenförmig, meist mit deutlich abgesetztem kopfartigem Vorderende, anschwellendem Rumpf und ausgerandetem Hinterende, das vielfach eine wohlentwickelte „Schwanzgabel" trägt Die Rückenseite ist gewölbt und bei der Hauptgattung Chaetonotus (Fig. 1) mit einem Besatz gekrümmter Stacheln bewehrt, welche von dachziegelig sich deckenden Schuppen entspringen; bei anderen Gattungen sind nur Schuppen vorhanden (Lepidoderma) oder der Körper trägt (Fig. 3) mehrere Bündel langer dünner Borsten (Dasydites, Stylochaeta); nackt ist die Gattung Ichthydium. Die Bauchseite ist stets sohlenartig abgeflacht und zeigt zwei längsgerichtete Cilienbänder, welche die Fortbewegung bewirken. Der Kopfabschnitt ist oft lappenartig eingekerbt und vorn durch eine schildförmige Verdickung, die sogenannte Stirnkappe geschützt. Dicht hinter dieser liegt auf der Ventralseite die rundliche Mundöffnung (Fig. 2). Sie beginnt mit einer chitinösen längsgestreiften Mundröhre, welche vorn einen Borstenkranz trägt und ausgestülpt werden kann. Daran schließt sich ein radiär gestreifter, sehr muskulöser Oesophagus mit spaltartig engem Lumen, der nach hinten meist zu einem Bulbus anschwillt, also in seinem Bau an den Oesophagus der Nematoden erinnert. Der Magen besteht aus vier Längsreihen großer polygonaler Zellen, die nach hinten an Größe abnehmen; Anhangsdrüsen fehlen. Der Enddarm ist kurz, birnförmig; der After mündet etwas dorsal am Hinterende. Die Exkretionsgefäße liegen

als vielverschlungene und geknäuelte Kanäle mit je einem stabförmigen Wimperorgan zu beiden Seiten des Darms und öffnen sich in der Mitte der Bauchseite nach außen. Von den Geschlechtsorganen sind mit Sicherheit bis jetzt nur die paarigen Ovarien nachgewiesen und zwar ventral am Enddarm; das heranwachsende Ei rückt nach

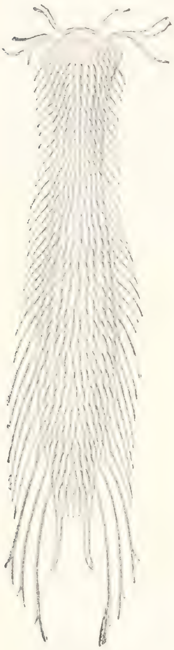


Fig. 1.

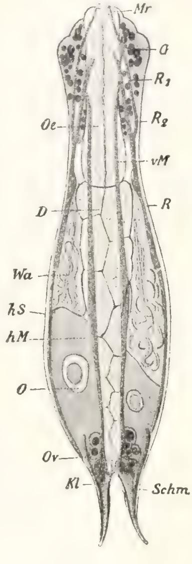


Fig. 2.

Fig. 1. Chaetonotus Zelinkai Grünspan. Nach Grünspan. Aus Brauer: Süßwasserfauna.

Fig. 2. Chaetonotus maximus Ehrb. Innere Anatomie, von der Ventralseite.
D Magendarm *G* Gehirn, *hM* hinterer ventraler Muskel, *hS* hinterer Seitenmuskel, *Kl* Klebdrüsen, *Mr* Mundrohr, *O* Ei, *Oe* Oesophagus, *Ov* Ovar, *R*, R_1 R_2 Retraktoren des Vorderendes, *Schm* Schwanzmuskel, *vM* vorderer ventraler Muskel, *Wa* Exkretionsgefäße.
Nach Zelinka. Aus Brauer: Süßwasserfausa.

oben und treibt dann die hintere Körperhälfte oft stark auf. Die Entwickelung ist eine direkte; die bald glatten, bald mit Stacheln, Höckern usw. bewehrten Eier werden an Pflanzen und andere feste Substrate abgelegt. Das Nervensystem läßt ein großes Cerebralganglion erkennen, welches, besonders an den Seiten stark entwickelt, den Oesophagus überdeckt und zwei Längsnerven nach hinten sendet. Als Sinnesorgane (Tastborsten) werden Bündel lebhaft beweglicher, langer feiner Cilien gedeutet, welche am Vorderende wohl stets vorhanden sind und von Ganglien versorgt werden; einzelne Tastborsten stehen auch in der Halsregion, sowie am Hinterende. Auch augenähnliche Flecken kommen bisweilen vor. Von sonstigen Organen wären noch längsgerichtete Muskelfasern zu nennen, weiter Fußdrüsen, welche durch die hohlen Zinken der Schwanzgabel ein klebriges Sekret absondern.

3. Geographische Verbreitung. Die Gastrotrichen dürften, wie die überwiegende Mehrzahl der mikroskopischen Süßwasserorganismen, über den ganzen Erdball verbreitet sein, da auch ihr Vorkommen weit mehr von der besonderen Beschaffenheit ihrer Wohngewässer als von allgemeinen geographischen oder klimatischen Bedingungen abhängt. Nachgewiesen sind sie bis jetzt in Europa und Nordamerika, hier natürlich am zahlreichsten, dann aus Südamerika (Paraguay), Afrika, Ceylon, Neu-Guinea usw. Neuerdings sind auch einige marine Formen bekannt geworden.

4. Biologie. Die Hauptaufenthaltsorte der Gastrotrichen sind kleinere Gewässer mit üppiger Vegetation; einzelne Formen bewohnen auch den freien Schlick und steigen mit diesem in die Tiefe von Seen; auch im feuchten Moos überrieselter Felsen kommen Chaetonotus-Arten vor. Besonders bevorzugt erscheinen Sphagnum-Tümpel von Hochmooren, dann vor allem der faulende vegetabilische Schlamm am Grunde von Teichen, Gräben usw., wo die Tiere auch bei völligem Mangel an Sauerstoff noch auszudauern vermögen. Beide Lokalitäten bergen ihre besonderen Charakterformen, aber fast alle in auffällig geringer Individuenzahl; viele davon sind bisher nur in der kälteren Jahreszeit gefunden worden. Die Gastrotrichen sind meist sehr lebhafte Tiere: man sieht sie fast stets in Bewegung, entweder mit tastendem Vorderende rasch dahinschwimmend oder sich gewandt durch Pflanzen und Schlamm zwängend; zeitweise verankern sie sich auch mit Hilfe des Sekretes ihrer Klebdrüsen. Die höchst bizarren Dasydites- und Stylochaeta- Arten schnellen sich auch mit Hilfe ihrer langen Springborsten (Fig. 3) weit durch das Wasser. Als Nahrung werden kleine Algen, Schwefelbakterien, Flagellaten, sowie organischer Detritus aufgenommen.

System. Die Gastrotrichen umfassen zurzeit ungefähr 70 Arten in etwa 10 Gattungen, welche

nach dem Vorgang von Zelinka (1889) und Grünspan (1908) folgendermaßen eingeteilt werden:

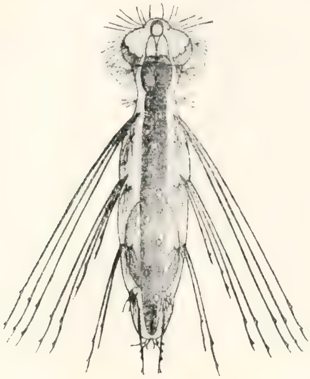


Fig. 3. Stylochaeta fusiformis Spenc. Nach Hlava. Aus Brauer, Süßwasserfauna.

I. Unt.-Ordn. **Euichthydina**: mit Gabelschwanz.
1. Fam. Ichthydiidae: ohne Stacheln. Ichthydium nackt. Lepidoderma mit Schuppen. Aspidiophorus mit gestielten Blattschuppen.
2. Fam. Chaetonotidae mit Stacheln. Chaetonotus (ca. 40 Arten), Schwanzgabel einfach. Dichaetura, Schwanzgabel dichotom.

II. Unt.-Ordn. **Pseudopodina**: mit scheinbarem Gabelschwanz. Setopus.

III. Unt.-Ordn. **Apodina**: ohne Gabelschwanz. Dasydites mit Bündeln langer Borsten. Stylochaeta mit oder ohne Borstenbündel, Hinterende mit zwei beborsteten Zapfen. Gossea Kopf mit tentakelartigen Fortsätzen.

Als „Gastrotricha aberrantia“ werden eigentümliche gastrotrichenähnliche Formen (Zelinkia. Turbanella) zusammengefaßt, welche marine Diatomeensande bewohnen; sie bedürfen noch genauerer Untersuchung.

Literatur. ***C. Zelinka***, *Die Gastrotrichen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd.* 49 *(1889), S. 209 bis 384. (Hauptwerk).* — ***T. Grünspan***, *Beiträge zur Systematik der Gastrotrichen. Zoolog. Jahrb. (Syst.), Bd.* 26 *(1908), S. 214 bis 256.* — ***A. Collin***, *Gastrotricha in Brauers Süßwasserfauna Deutschlands, Heft* 14 *(1912), S. 240 bis 265.*

R. Lauterborn.

Gauß
Carl Friedrich.

Geboren am 30. April 1777 in Braunschweig, gestorben am 23. Februar 1855 in Göttingen. Er war der Sohn unbemittelter Eltern, doch ermöglichte der Herzog Karl Wilhelm Ferdinand dem mit erstaunlichem Rechentalent ausgestatteten Knaben den Besuch des Collegium Carolineum, das Gauß von 1792 bis 1795 besuchte. Von 1795 bis 1798 studierte er in Göttingen und fand schon damals 1795 die Methode der kleinsten Quadrate und die Theorie der Kreisteilung. Die Universität Helmstedt promovierte ihn 1799 in absentia auf Grund einer Abhandlung, die den Fundamentalsatz, auch Gaußscher Satz genannt, der Algebra und den ersten strengen Beweis dafür enthielt. Zur weiteren Verfolgung seiner Studien zog er sich nach Braunschweig zurück. 1801 erschienen seine berühmten Disquisitiones arithmeticae, deren Druck schon 1798 begonnen war. Eine Abhandlung über die Bahn der Ceres verschaffte ihm von dem Herzog von Braunschweig eine jährliche Rente. 1807 wurde Gauß zum Professor der Mathematik und Direktor der neuerbauten Sternwarte in Göttingen ernannt. Zwei Jahre später erschien das astronomische Hauptwerk Theoria motus corporum coelestium etc. 1813 veröffentlichte Gauß eine Abhandlung über Potentialtheorie, der 1840 eine weitere über denselben Gegenstand folgte. 1820 erfand er für die hannoversche Gradmessung den Heliotropen, einen modernen Signalapparat. 1828 erschien die Kapillartheorie. Im Jahre 1831 wurde Wilhelm Weber nach Göttingen berufen, und seitdem wandte sich Gauß mehr physikalischen Problemen zu, vielfach gemeinsam mit Weber. Vorwiegend waren es Untersuchungen über den Erdmagnetismus, deren Resultate 1839 in Gauß' Theorie des Erdmagnetismus zusammengefaßt wurden, nachdem bereits 1833 die Erfindung des elektromagnetischen Telegraphen und die telegraphische Verbindung der Sternwarte mit dem physikalischen Institut vorausgegangen war. Seine gesammelten Werke einschließlich des Nachlasses veröffentlichte die Göttinger Gesellschaft der Wissenschaften.

Literatur. ***Sartorius von Waltershausen***, *Gauss zum Gedächtnis, Leipzig 1856.* — ***Hänselmann***, *K. F. G., Leipzig 1878.* — ***Schering***, *Festrede, im* 22. *Band der Göttinger Abhandlungen, 1877.*

E. Drude.

Gauverwandtschaft.

Zwischen den Eruptivgesteinen kleinerer aber auch größerer Gebiete besteht eine Verwandtschaft in chemischer Hinsicht, z. B. in bezug auf das Verhältnis zwischen Kali und Natron, zwischen Alkalien und alkalischen Erden und Eisen, zwischen Basen und Kieselsäure. Eine solche Gauverwandtschaft zeigen z. B. die verschiedenaltrigen Ergüsse eines Vulkans, die sämtlichen Eruptiven des böhmischen Beckens, die Eruptiven längs der tertiären Faltengebirge und diejenigen

in den Schollengebirgen je unter sich (vgl. den Artikel „Petrochemie der Eruptiven").

Gay-Lussac
Louis Joseph.

Geboren am 6. Dezember 1778 in St. Léonard-le-Noblat, Haute-Vienne, gestorben am 9. Mai 1850 in Paris. Er studierte 1797 bis 1800 an der École polytechnique und an der École des Ponts-et-Chaussées in Paris, wurde dort 1802 Repetent, 1809 Professor der Chemie an der École polytechnique, daneben war er von 1808 ab Professor der Physik an der Sorbonne, von 1832 ab Professor der allgemeinen Chemie am Jardin des Plantes, außerdem war er seit 1805 Membre du comité consultatif des arts et manufactures, seit 1808 Membre du Conseil de perfectionnement des poudres et salpêtres, seit 1829 Essayeur du bureau de garantie de la monnaie etc., ferner Chimiste de la direction des tabacs etc. Seit 1830 war er mehrere Male Deputierter. 1839 wurde ihm die Pairswürde verliehen. Gay-Lussac bestimmte 1804 die Volumenverhältnisse bei der chemischen Verbindung von Gasen, 1819 die Abhängigkeit der Löslichkeit von der Temperatur. Das Ausdehnungs- und Spannungsgesetz, das seinen Namen trägt, fand er 1802; er gab eine Adhäsionsmethode für Kapillarmessungen (1801) und eine Methode zur Bestimmung der Dampfdichte (1811). Mit Biot unternahm er in den Jahren 1804 und 1805 die ersten wissenschaftlichen Luftfahrten. Zahlreich sind auch seine chemischen Arbeiten.

Literatur. *Nachruf von **Biot** in: L'Institut, 1851.* — ***Arago**, Oeuvres biographiques III.*

E. Drude.

Gebirge der Erde.

A. Begriffsbestimmung.

Ein Gebirge ist eine ausgedehnte unebene Aufragung der Erdoberfläche, eine größere Unebenheit, die sich über ihre Umgebung erhebt.

Der Sprachgebrauch bezeichnet Schwellformen von sehr verschiedenem Charakter und von sehr verschiedenen Dimensionen als Gebirge. Aufragungen, die oben nicht uneben sind, bezeichnet man als Hochplateaus, die aber aus ihrer Umgebung betrachtet, ebenfalls als Gebirge erscheinen. Hat die Aufragung keine größeren Dimensionen, so wird man sie nur als Hügel, Berg, Hügelland, Berggruppe usw. bezeichnen.

Die obige Begriffsbestimmung ist die geographische, morphologische, die Gewicht auf die äußere Erscheinungsform legt. Im Gegensatz zu dieser Definition kann man vom geologischen Standpunkt aus auch solche Regionen der Erde als Gebirge bezeichnen, in denen irgendeinmal Gebirgsbildung stattgefunden hat, so daß ein Gebirge im geographischen Sinne entstand, wobei es dann gleichgültig ist, ob dasselbe heute noch vorhanden ist oder nicht. So hören z. B. die meridional gerichteten Falten des Ural nicht dort auf, wo dies Gebirge seinen morphologischen Ostrand besitzt, sondern reichen noch so weit, wie das Fehlen der Bedeckung mit jüngeren Schichten die Beobachtung gestattet, und in Wirklichkeit noch viel weiter, nach Osten ins sibirische Flachland hinein (Fig. 1). Gebiete, deren innerer Bau allein Gebirgsnatur verrät, während eine solche in den Formen nicht zum Ausdruck kommt, sind wohl im Gegensatz zum „Gebirge" als „Gebirgsland" bezeichnet worden. Doch ist die Sueßsche Bezeichnung „Bau" vorzuziehen. Bei ihrer historischen Betrachtungsweise hat sich die Geologie daran gewöhnt, auch diejenigen Gebiete der Erdoberfläche „Gebirge" zu nennen, die in früheren Perioden der Erdgeschichte solche gewesen sind, einerlei ob sie der morphologischen Begriffsbestimmung entsprechen oder nicht.

Die Gebirge sind für die verschiedensten Zweige der naturwissenschaftlichen Forschung von Interesse, so wegen ihrer geophysikalischen Eigenschaften, ihrer Bedeutung als Wasserscheiden, für die Tier- und Pflanzenwelt, für die Besiedelungsverhältnisse, ihres Einflusses auf das Klima usw. In diesem Artikel soll die geologische und geomorphologische Seite der Gebirgskunde dargestellt werden.

B. Baumaterial der Gebirge.

Die Gebirge sind Teile der Lithosphäre. An ihrem Aufbau nehmen alle Kategorien von Gesteinen teil, Eruptivgesteine, Sedi-

mente und kristalline Schiefer. Sofern man nur den über ihre Umgebung emporragenden resp. den über den tiefsten Talsohlen liegenden Teil der Gebirge in Betracht zieht, können sie entweder nur aus der einen Gruppe von Gesteinen oder aus mehreren derselben bestehen. Bei den nur aus Schichtgesteinen aufgebauten Gebirgen, wie z. B. den einfachen Faltengebirgen, finden sich natürlich in der Tiefe wie überall auf der Erde auch kristalline Gesteine. Die Eigenschaften der Gesteine lehrt die Petrographie, die Anordnung der Gesteine infolge der bei der Gebirgsbildung allermeist eintretenden Lagerungsstörungen die tektonische Geologie kennen (vgl. die Artikel „Schichtenbau" und „Petrochemie").

Die Gebirge entstehen durch die endogenen und die exogenen Kräfte des Erdballs, die in entgegengesetztem Sinne wirken. Die ersteren erzeugen die Erhebung des Gebirges gegenüber seiner Umgebung, die exogenen modellieren die Aufragungen, schaffen einen großen Teil der Oberflächenformen und erniedrigen die Gebirge, wenn sie lange genug wirksam sein können, bis zu ihrer vollständigen Abtragung.

C. Einteilung der Gebirge.

Je nachdem man die Gebirge nach ihrer Entstehungsart und ihrem von dieser abhängigen inneren Bau oder nach ihrer äußeren Form betrachtet, ergeben sich sehr verschiedene Gruppierungen und Kategorien. Es wäre keineswegs richtig, eine einzelne Einteilung als die allein zweckmäßige allen anderen vorzuziehen. Vor allem hat die geographische Betrachtungsweise einerseits, die geologische andererseits jede für sich ihre volle Berechtigung. Geradezu aussichtslos erscheint aber der Versuch, beide so zu vereinigen, daß sich ein einziges System ergibt. Die erdgeschichtlichen Vorgänge, die zur Heraushebung eines Gebirges geführt haben, sind oft so mannigfaltig und verschiedenartig, daß man dasselbe Gebirge mit Berechtigung in verschiedene Gruppen der Systeme einreihen kann. Vom geologischen Standpunkte aus wird man eine genetische Einteilung bevorzugen, wobei dann freilich dasjenige Moment der Genesis in den Vordergrund gerückt werden muß, das die Entstehung des Gebirges als jetzige Oberflächenform bedingt hat. Das Rheinische Schiefergebirge z. B. kann wegen seines inneren Baues als altes Faltengebirge, genauer gesagt, als Stück eines solchen, bezeichnet werden. Für seine äußere Erscheinungsform (Fig. 28) ist aber der

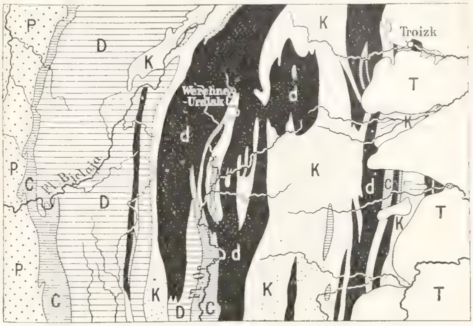


Fig. 1. Geologische Uebersichtskarte des südlichen Urals zwischen dem 52. und 54. Breitengrade. K Kristalline Schiefer, D Devon, d Diabas und Diabastuff, C Karbon, P Perm, T Tertiär. Der orographische Ostrand des Ural, der etwa bei Werchne-Uralsk liegt, ist nicht identisch mit der Grenze der Faltungszone des Ural, die noch viel weiter östlich sichtbar ist, bis sie die tertiären, transgredierenden Ablagerungen des westsibirischen Tieflandes verdecken. Nach E. Kayser.

Faltenbau fast ganz bedeutungslos. Da die Falten oben von einer Rumpffläche abgeschnitten werden, ist es insofern ein Rumpfgebirge. Seine Individualisierung gegenüber seiner Umgebung verdankt es Brüchen, die es durchsetzen, so daß man es den Faltenbruchgebirgen einreihen kann usw.

1. Morphologische Einteilung. 1 a) Morphologische Typen. Vom geographischen (morphologischen) Standpunkt aus kann man unter den Gebirgen folgende Formentypen als die wichtigsten hervorheben:

Kammgebirge, langgestreckt, mit mehr oder weniger scharfem Kamm, z. B. Thüringer Wald, Wesergebirge (Fig. 31, 35).

Rückengebirge, ebenfalls langgestreckt, aber mit breitem Rücken, z. B. Vogesen.

Kettengebirge, langgestreckt, mit zahlreichen, durch Längstäler getrennten Kämmen oder Rücken (Ketten), wie z. B. der Schweizer Kettenjura (Fig. 5, 6), oder im einzelnen vielgestaltige, aber ausgesprochene Längenausdehnung zeigende Gebirge wie die Alpen.

Kuppelgebirge, eine einzige große Aufwölbung darstellend, z. B. die Black Hills in Nordamerika (Fig. 18).

Plateaugebirge, mit breiter, mehr oder weniger ebener Oberfläche, z. B. das Rheinische Schiefergebirge. (Fig. 28.)

Massengebirge oder **Massive**, gleich lang und breit, ähnlich den Plateaugebirgen, aber reicher gegliedert, z. B. die Oetztaler Alpen (eigentlich nur ein Gebirgsteil) (Fig. 9).

Die **Landstufe** ist ein Steilabfall, der von einer höheren Fläche stufenartig zu einer tieferen abfällt, und von dieser letzteren aus betrachtet, wie ein mauerförmiges Gebirge erscheint. Beispiel: die Schwäbische Alb (vgl. Fig. 32, 34).

Es ist nicht in allen Fällen leicht, ein Gebirge der einen oder der anderen dieser Gruppen bedingungslos zuzuweisen. Supan bezeichnet z. B. den Harz als plateauartiges Massiv. Innerhalb der einzelnen Typen lassen sich wieder Unterabteilungen absondern, so z. B. innerhalb der Kettengebirge geradlinige und bogenförmige („Gebirgsbogen") usw., wovon in dem Abschnitt „genetische Einteilung" noch ausführlicher die Rede sein wird.

Nach der absoluten Höhe unterscheidet man **Hoch-, Mittel-** und dann wohl noch **Niedergebirge**. Die Grenzen dazwischen werden bei 1300 und 600 m angenommen.

Nach der Lage zu benachbarten orographischen Elementen spricht man von **Randgebirgen** (die Hochländer umsäumen) und **Scheidegebirgen** (die Tiefländer voneinander trennen). Beispiele: Himalaya, Hauptscheidegebirge der Pyrenäenhalbinsel.

Nach den vom Klima abhängigen Eigenschaften ergeben sich Typen wie Wald-, Matten-, Schnee-, Eis-, Fels- und Schuttgebirge.

1b) **Die Teile des Gebirges.** Unter dem **Gebirgsfuß** oder **Gebirgssaum** versteht man den Beginn des Anstiegs der Erhebung an der Grenze der mehr oder weniger flachen Umgebung des Gebirges. Der Fuß eines Gebirges ist nicht immer scharf, sondern kann durch Hügel im **Vorland**, durch Schuttkegel usw. verwischt sein oder deshalb fehlen, weil das Gebirge ganz allmählich ansteigt. Der Schwarzwald z. B. hat einen deutlichen Fuß an der West-, aber (wegen des ganz allmählichen Anstieges) keinen scharfen auf der Ostseite. Als **Gebirgssockel** bezeichnet man den unterhalb der mittleren Talbodenhöhe gelegenen unteren Teil des Gebirges. Unter dem **Abfall** eines Gebirges versteht man die mehr oder weniger gegliederte Fläche, die sich von seinen am Rande gelegenen Höhen zum Fuß herabsenkt. Die langgestreckten, relativ schmalen Hohlformen in den Gebirgen heißen **Täler**. Sie führen aus dem Gebirge heraus oder endigen in ihnen selbst in **Wannen**, d. h. geschlossenen Hohlformen von verschiedenstem Umriß. Die langgestreckten Erhebungen zwischen den Tälern heißen **(Gebirgs-)Kämme**. Sind sie sanft gewölbt, werden sie **Kammrücken**, sind sie dagegen scharf, so werden sie **Grate** genannt. Eine Einsenkung auf einem Kamm heißt **Paß**, oder bei steilem Abfall der beiden Seiten auch **Scharte**. Die einzelnen Erhebungen innerhalb des Gebirges werden als **Gipfel** bezeichnet.

1c) **Gliederung der Gebirge.** Die morphologische Gliederung der Gebirge, d. h. ihre Zerlegung in einzelne Abschnitte, benutzt als wichtigste Grenzen die Tiefenlinien. Eine **Gebirgsgruppe** ist ein von Talsohlen oder Pässen begrenztes Stück eines Gebirges. Man zerlegt z. B. die Alpen in West- und Ostalpen. Die Grenze zwischen beiden bildet das Rheintal vom Bodensee aufwärts bis Reichenau und dann das Hinterrheintal und der Splügen- oder Bernhardinpaß. West- und Ostalpen werden in zahlreiche Gruppen zerlegt, z. B. die ligurischen, kottischen, graischen, walliser oder penninischen Alpen. Letztere teilt man z. B. wieder in die Combin-, Arolla-, Monte Rosagruppe. Solche Gliederungen nehmen im allgemeinen auf die geologische Beschaffenheit keine Rücksicht und nur selten werden in der Geographie solche direkt geologischen Bezeichnungen wie „nördliche und südliche Kalkalpen" gebraucht. Die Grenze zwischen West- und Ostalpen trennt z. B. den Fläscherberg vom helvetischen Gebirge im Westen, dem er eigentlich zugehört. Im Tal des Hinterrheins und weiter südlich verläuft keine geologische Grenze. Vollends macht die Geographie z. B. nicht die Lostrennung der Dinariden, d. h. der südlichen Kalkalpen, von den Alpen mit, die von geologischer Seite gefordert wird (vgl. Fig. 16).

1d) **Orometrie.** Orometrie ist die Gebirgsmessung, die mittlere Werte für die Gipfel-, Kamm- und Paßhöhen, für die Basis-, Sockel-, Talbodenhöhen, für die Böschungen und den Rauminhalt der Gebirgsteile zu gewinnen sucht, um danach vergleichende Untersuchungen über die Gebirge anzustellen. Sie dient also zur Vergleichung des Reliefs und der Gebirgsmasse.

1e) **Gebirgssysteme.** Unter einem Gebirgssystem versteht man eine Verbindung mehrerer benachbarter Gebirge, die mehr oder weniger deutlich voneinander abgesetzt sind, wie z. B. Karpathen-Alpen-Apennin, oder einen Komplex mehrerer Gebirge, die durch Aehnlichkeit in der äußeren Erscheinung oder eine vorherrschende Richtung oder durch die Lage innerhalb derselben geographischen Region zusammengehörig erscheinen, wie z. B. das oberrheinische Gebirgssystem (Vogesen-Hardt und Schwarzwald-Odenwald) oder das mitteldeutsche Gebirgssystem. Bei der erstgenannten Kategorie von Gebirgssystemen finden die Gebirge in der Längserstreckung Zusammenhang und sind dann durch einen

gemeinsamen Abfall verbunden, der der längste (konvexe) zu sein pflegt.

2. **Genetische (geologische) Einteilung.** Eine Einteilung der Gebirge nach ihrer Entstehungsart und Entwickelungsgeschichte und ihrem inneren Bau muß berücksichtigen, daß die Gebirge solche Gebiete sind, in denen endogene und exogene Kräfte gegeneinander gearbeitet haben, und daß die Gebirge in morphologischem Sinne solche Regionen sind, in denen die Krustenbewegung intensiver wirkte als die Abtragung, während andererseits viele Gebirge bereits völlig abgetragen sind. Die wichtigsten Kategorien der genetischen Gebirge sind 1. die vulkanischen, 2. die tektonischen und 3. die Erosionsgebirge. Sowohl hinsichtlich der Häufigkeit wie auch der Größe ist die Bedeutung dieser drei Kategorien eine sehr ungleiche, die zweite ist die wichtigste.

2a) Vulkanische Gebirge. Die Gruppe der vulkanischen Gebirge zeichnet sich dadurch aus, daß ihr Baumaterial, die vulkanischen Gesteine, gleichzeitig mit dem Gebirge entsteht, während sonst im allgemeinen die Bildung der Gesteine der Entstehung der Gebirge vorangeht. Es entstehen ferner die einzelnen Gipfel innerhalb eines vulkanischen Gebirges im großen und ganzen gleichzeitig mit diesem selbst, während sie in den anderen Gebirgen erst durch Erosion herausgearbeitet werden, und das gleiche gilt von den Tälern, die häufig direkt als freie Räume bei der Aufschüttung der Vulkanberge zwischen diesen übrig bleiben, während sie (mit Ausnahme der tektonischen) in den anderen Gebirgen durch Erosion entstehen (natürlich kommen auch in vulkanischen Gebirgen Erosionstäler vor).

Ein Vulkanberg entsteht dadurch, daß durch einen Schlot aus dem Erdinnern Gesteinsmaterial an die Erdoberfläche geschafft wird, sei es, daß dasselbe in Form lockeren Auswurfsmaterials, sei es, daß es in Form von Gesteinsschmelzfluß gefördert wird. Das ausgetretene Material erstarrt aus dem glühenden Zustande und häuft sich auf, im einfachsten Falle rings um die Schlotöffnung, so daß ein regelmäßiger Kegel entsteht, meistens aber in mehr oder weniger unregelmäßiger Weise infolge davon, daß Lava nur nach einer Seite abfließt oder daß die lockeren Auswurfsmassen von den vorherrschenden Winden vorwiegend nach einer bestimmten Richtung ausgebreitet werden, oder daß sich die Achse, durch die die Förderung des vulkanischen Materials erfolgt, mit der Zeit verlegt. Die riesige Ausdehnung, die manche Vulkanberge auf diese Weise im Laufe langer Ausbruchsperioden erreichen — der Aetna bedeckt z. B. einen Flächenraum von 1570,5 qkm —, würde schon für manche von diesen den Namen Gebirge rechtfertigen, den man aber im allgemeinen nur dann anwendet, wenn mehrere Vulkanberge zusammentreten, selbst wenn diese vielleicht garnicht besonders groß sind (Fig. 2, 3).

Typisch für die Vulkanberge ist, daß sie der übrigen Landschaft aufgesetzt erscheinen, wobei diese Landschaft ebensogut ein Gebirge wie ein Hochplateau wie ein Tiefland sein kann. Es bedarf daher jedesmal der genauen Prüfung, ob ein vulkanisches Gebirge nur durch sich eine Erhebung bildet, oder ob eine solche auch ohne den vulkanischen Oberbau vorhanden sein würde. Der Kliutschewskaja Soyka auf Kamschatka ist eine vulkanische Aufschüttung von 4900 m Höhe, bei dem 6310 m hohen Chimborazo macht der vulkanische Bau nur 2000 bis 3000 m der Gesamthöhe aus.

Je nach der gruppen- oder reihenförmigen Anordnung der Vulkane ist die Form der Vulkangebirge mehr die der Berggruppe oder des Kuppengebirges oder, in seltenen Fällen, auch wohl eines Kammgebirges. Beispiele für den ersteren Fall bieten die Puys der Auvergne (Fig. 3) oder die Vulkane der Phlegräischen Felder bei Neapel, für den letzteren die Hargitta in Siebenbürgen.

Der Sprachgebrauch stellt die vulkanischen Erscheinungen gern in den Vordergrund, indem sowohl die eventuelle Gebirgsnatur der Sockellandschaft als auch erosive Prozesse, die das Gebirge umgestaltet haben, vernachlässigt werden. So spricht man von der vulkanischen Eifel, einem Rumpfgebirge mit aufgesetzten Vulkanen und Maaren, weil der ganze Gebirgscharakter durch diese vulkanischen Gebilde beeinflußt wird und diese in unseren Gegenden eine relativ seltene und deshalb stark beachtete Erscheinung sind. So nennt man den Vogelsberg ein vulkanisches Gebirge, obwohl der dem Aetna an Größe etwa gleichende Vulkan, der dort in der Tertiärzeit existiert hat, tief abgetragen ist.

Junge vulkanische Gebirge sind z. B. die Vulkankette Kamschatkas, die Vulkangruppen der Philippinen, Javas, Islands. Andere Vulkangebirge haben ein höheres Alter, sie sind erloschen und die exogenen Kräfte haben sie tief abgetragen. Es lassen sich auf der Erde all die verschiedenen Stadien der Abtragung beobachten, die zusammenfassend die „Denudationsreihe“ genannt sind. Liegt die Austrittsstelle des vulkanischen Materials nach Abräumung des ganzen Vulkanberges bloß, so spricht man von einer „Narbe“. Obwohl bei den Formen der Denudationsreihe für den morphologischen Charakter die Art und das Maß der Abtragung das maßgebende ist, so spricht man doch auch hier von vulkanischem, nicht von Erosionsgebirge. Das ist auch wohl

berechtigt, weil der Vulkanismus in diesen Fällen das Baumaterial des Gebirges geschaffen hat. Man wird also z. B. dem aus Lavadecken und Tuffmassen aufgebauten



Fig. 2. Reliefkarte des Albanergebirges, eines durch die Erosion bereits etwas zerstörten Vulkanberges mit halbkreisförmigem Wall im Osten, zentralem Kegelberg in der Mitte, und vier jungen Explosionskratern im Westen. Hell: Tuffe, schwarz: Lavaströme. Nach Aureli-Sabatini-Kayser.



Fig. 3. Ansicht eines Vulkangebirges. Die jungen Vulkane der Auvergne. Nach Poulett Scrope.

Gebiete des Mont-Dore (Fig. 4) den Namen des Vulkangebirges nicht vorenthalten, obwohl die Vulkanbergkrater abgetragen sind, und das gleiche gilt für den Kaiserstuhl in der oberrheinischen Tiefebene. Das Siebengebirge ist durch die von der Erosion bewirkte Herausschälung der trachytischen, andesitischen und basaltischen Kratertrichterausfüllungen zu seiner jetzigen Gestalt gekommen.

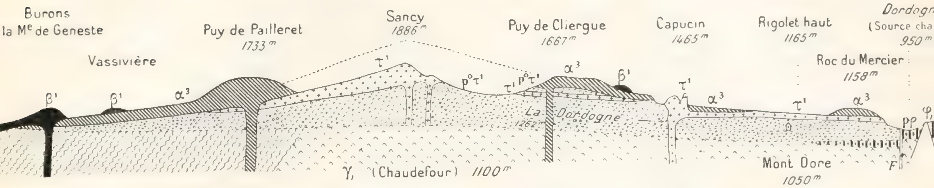


Fig. 4. Profil durch das vulkanische Gebirge des Mont-Dore (Auvergne). Der Untergrund besteht aus alten Gneißen (links) und Granit (γ_1), das darüber aufgebaute vulkanische Gebirge aus Liparittuff ($p\varrho$), Phonolith (φ_1), Andesittuff ($p^0\tau'$), Trachyt (τ'), Andesit (α^3) und Basalt (β). F Verwerfung. Die Decken der vulkanischen Gesteine sind mehr oder weniger durch die Erosion zerstört. Nach Michel-Lévy.

Es gibt also alte und junge Vulkangebirge. In den verschiedenen Perioden der Erdgeschichte ist der Vulkanismus bald hier, bald dort tätig gewesen. Vulkanische Gebirge entstanden z. B. in Deutschland in der Tertiär- (Siebengebirge, Rhön, Meißner usw.) und in der Permzeit (Thüringer Wald, Nahegebiet).

Eine eigentümliche Art von vulkanischen Gebirgen sind die Gruppen von Lakkolithbergen, die durch eine Anzahl von Aufwölbungen von Schichtgesteinen infolge des Eindringens einer Gesteinsschmelzflußmasse entstanden sind. Es sind Erhebungen, die sich regelmäßig zu mehreren in demselben Gebiet, wenn auch nicht immer genau in unmittelbarer Nachbarschaft voneinander finden. Das klassische Beispiel sind die Henry Mountains auf dem Coloradoplateau im westlichen Nordamerika. Es handelt sich freilich mehr um eine Berggruppe als ein eigentliches Gebirge.

2b) Tektonische Gebirge. Die tektonischen Gebirge sind solche Gebirge, die durch Dislokationen (vgl. den Artikel „Schichtenbau") entstehen. Entsprechend den beiden Hauptkategorien der Dislokationen kann man die durch tangentiale Dislokationen entstandenen Faltengebirge und die durch Verwerfungen und Flexuren entstandenen Schollengebirge (Bruchgebirge) unterscheiden.

I. Faltengebirge oder Faltungsgebirge.

Es sind dies solche Gebirge, die durch eine auf tangentialem Zusammenschub beruhende Stauchung, Faltung und Ueberschiebung der Erdschichten sowie der in diese eingedrungenen Eruptivgesteine und eventuell der sie unterlagernden kristallinen Schiefer entstanden sind. Sie stehen im Gegensatz zu dem oberflächlich ungefalteten Teile der Erdkruste, dem Tafelland oder dem Gebiet der Flachschichtung. Bei diesem Gegensatz handelt es sich freilich nur um die Verschiedenheit der höheren Erdkrustenteile, denn unter den Tafeln findet sich in größerer oder geringerer Tiefe stets gefaltetes Gestein.

α) Form und innerer Bau der Faltengebirge. Die jungen, nicht abgetragenen Faltengebirge sind Kettengebirge (Fig. 5) und besitzen eine größere Längs- als Quererstreckung. Die Richtung ihrer Längserstreckung nennt man ihr Streichen. Dieses kann geradlinig oder bogenförmig sein. Der Kaukasus z. B. streicht geradlinig, der Himalaya bogenförmig. Bei bogenförmigem Streichen spricht man kurzweg von „Gebirgsbogen". Solche brauchen nicht einfach die Gestalt eines Kreisbogens zu haben sondern können auch S-förmige („sigmoide") Krümmung aufweisen, wie es der alpine Gebirgsbogen tut. Bei einem Gebirgsbogen nennt man die konkave Seite die Innen-, die konvexe die Außenseite, den äußeren Abfall den Außenrand, den inneren den Innenrand des Gebirges. Vor dem Außenrand liegt das Vor-, hinter dem Innenrand das Rückland des Gebirges. Bei den Alpen ist der West- und Nordrand der Außenrand des Gebirges, der Abfall gegen die Poebene bildet den Innenrand Das Vorland des Himalaya ist das Tiefland des Ganges, sein Rückland Tibet.

Solange die zerstörenden Kräfte das Faltengebirge noch nicht angegriffen haben (dies Verhältnis hat vielleicht in der Natur nie bestanden, indem die gebirgszerstörenden Kräfte schon während der Gebirgsentstehung in Wirksamkeit traten) oder

doch nur insoweit, daß der innere Bau noch von bestimmendem Einfluß auf die Form ist, bilden die Antiklinalen die einzelnen Ketten, die Synklinalen die Täler dazwischen (Fig. 5). Dies Verhältnis bleibt im wesentlichen auch noch nach ziemlich weitgehender erosiver Umgestaltung der ursprünglichen Oberfläche bestehen. Die Ketten des schweizerischen Juragebirges sind im allgemeinen die Antiklinalen des Faltenbaues. In den aus Ueberschiebungsdecken aufgebauten Gebirgen liegt die Ursache der Kettengebirgsnatur in der ursprünglichen Form des von der Faltung ergriffenen Gebietes und seiner einzelnen Zonen sowie der darauf beruhenden großen Längsausdehnung der einzelnen Decken, ihrer Stirn- und Wurzelränder sowie der durch Uebererhebung der Achsen entstandenen kristallinen Massive.

Die einzelnen Ketten eines in tektonischer Hinsicht einfachen Faltengebirges, wie z. B. des Schweizer Kettenjuras, streichen in mehr oder weniger gleicher Richtung nebeneinander her. Hört eine Kette auf, so kann in ihrer Fortsetzung oder annähernd in derselben eine neue auftreten, wobei die Breite des Gebirges gewahrt bleibt. oder es tritt durch Abnahme der Kettenzahl eine Verschmälerung des Gebirges ein. Im Schweizer Kettenjura hat bei einer Gesamtlänge des Gebirges von 320 km die längste Kette eine Länge von 162 km, keine läuft durch das ganze Gebirge hindurch. In den breiteren Teilen des Gebirges stehen 10 bis 12 Ketten nebeneinander, gegen das nordöstliche Ende hin nur noch 3 oder 4 und zuletzt nur noch die einzige Lägernkette. **Gleichförmig** nennt **Supan** solche Faltengebirge, bei denen die Heraushebung der verschiedenen Faltenzüge (ihre Hebungsintensität) ungefähr gleich stark ist, **ungleichförmig** solche, bei denen die einen Ketten höher herausgehoben sind als die anderen. Für erstere ist der Kettenjura, für letztere der Kaukasus ein Beispiel.

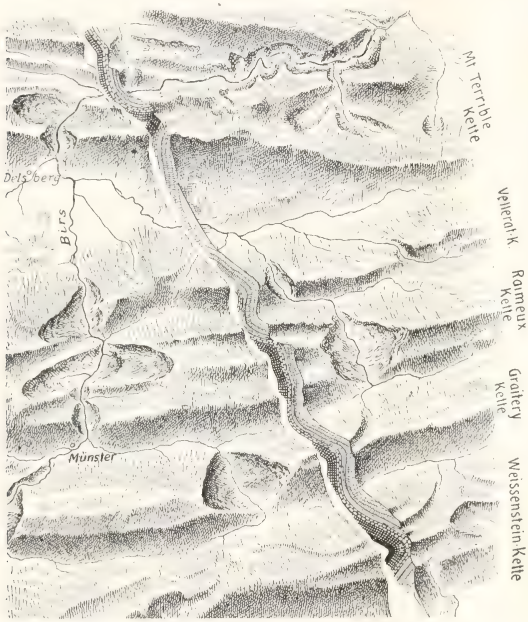


Fig. 5. Karte eines Stückes von einem Ketten- und Faltengebirge. Ausschnitt aus dem Schweizer Kettenjura. Schräg durch die Karte ist ein senkrechter Schnitt durch das Gebirge gelegt und beide Stücke sind etwas auseinandergerückt, so daß man ein Profil sieht, das die Beziehungen zwischen der Morphologie und dem (durch Erosion umgeformten) Faltengebirgsbau erkennen läßt. Nach G. **Steinmann.**

Indem die Ketten eines Gebirges bogenförmig sind und sich mit stärkerer Wölbung im Streichen voneinander entfernen, entsteht das Bild einer komplizierten Girlande, wie es z. B. die in Figur 6 dargestellte Karte des Gebirgsbogens von Sewistan zeigt. In anderen Fällen ordnen sich die Bogen konzentrisch um einen Scheitel, wie die Bogen, die sich ostwärts vom alten Scheitel Asiens bis an die Meeresküste folgen.

Einige besondere Formen der Ketten- und der Gebirgsanordnung sind folgende:

Die Virgation (E. Sueß) oder divergente Gebirgsgliederung (C. F. Naumann) ist die Auflösung eines Kettengebirges



Fig. 6. Girlandenform eines Ketten- (Falten-) Gebirgsbogen. Bogen von Sewistan, Grenzgebiet von Britisch-Vorderindien, Afghanistan und Beludschistan.

oder, noch allgemeiner ausgedrückt, einer Faltungszone, an ihrem Ende in einzelne

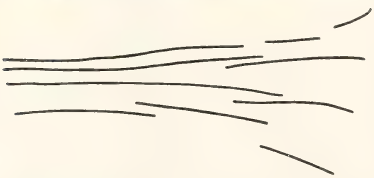


Fig. 7. Schematischer Grundriß einer Virgation. Die Linien bedeuten Faltenzüge.

divergierende Ketten, mit anderen Worten eine Auseinanderspreizung, die sich mit derjenigen der einzelnen Zweige einer Rute (virga) vergleichen läßt (Fig. 7).

Unter Scharung versteht man entweder eine Zusammendrängung und ein darauf folgendes Auseinandertreten von Faltenzügen (Supan) oder die Erscheinung, daß ein Gebirge, während es seine Streichrichtung beibehält, andere Ketten, die an dasselbe herantreten, zwingt, sich seiner Richtung anzuschließen. Ein Beispiel für die erste Art von Scharung bietet diejenige des Himalaya, Karakorum, Kwen-lun, Pamir, Hindukusch und Tian-schan, für die andere die Scharung der Ketten des Nan-schan mit dem Kwen-lun

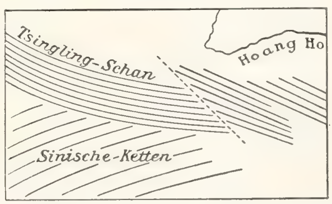


Fig. 8. Scharung des Kwen-lun (Tsing-ling-Schan usw.) mit dem sinischen System. Nach E. Kayser.

(Fig. 8). Nach E. Sueß sollte keine Benennung einer Kette über eine Scharung hinausgeführt werden.

Unter dem Ast eines Faltengebirges versteht man ein Gebirge von geringerer Ausdehnung, das sich von einem größeren abzweigt wie ein Ast von einem Stamm. So

zweigt sich vom Stamme der Alpen der Ast des Juragebirges ab (Fig. 16).

Ein **Gebirgsknoten** ist eine Vereinigung von mehreren Ketten oder Faltengebirgen an einer Stelle, von der aus sie nach verschiedenen Richtungen ausstrahlen. Beispiel: Pamir.

Unter **Kettung** versteht man die Verbindung von zwei selbständigen geographisch einheitlichen Gebirgen. Ein spezieller Fall davon ist die **Endverkettung**, in der z. B. Alpen und Apennin stehen.

Ein **Gebirgsrost** oder ein **Rostgebirge** ist ein Kettengebirge mit paralleler Anordnung der Längstäler (Beispiel: Nan-schan) (vgl. auch Fig. 5). Den Gegensatz dazu bildet der **Gebirgsstock mit strahlenförmiger Gliederung**, der als Gesamtform eines Gebirges beim Faltengebirge nur bei den Monoantiklinalen auftreten dürfte (vgl. Fig. 18), während er bei Faltengebirgsteilen wohl zur Ausbildung kommen kann (Oetztaler Alpen in den Ostalpen, Fig. 9). Nach v. **Richthofen** gehört zur Charakteristik des Rostgebirges auch eine relativ bedeutende Breite.



Fig. 9. Gebirgsstock mit radialstrahliger Gliederung. Oetztaler Alpen. Nach Supan.

Nach dem **Baumaterial** unterscheidet man solche Faltengebirge, die nur aus Schichtgesteinen bestehen, als „**einfache**" von denen, an deren Aufbau sich auch noch Eruptivgesteine und kristalline Gesteine beteiligen („**zusammengesetzte**" Faltengebirge). Aus der Kombination mit geradlinig, bogenförmig, gleichförmig und ungleichförmig ergibt sich dann eine ganze Anzahl von Typen. Der Schweizer Kettenjura ist z. B. ein bogenförmiges, einfaches, gleichförmiges, die Alpen sind ein bogenförmiges, zusammengesetztes, ungleichförmiges Faltengebirge usf.

Innerer Bau. Für den inneren Bau der Faltengebirge ist es bezeichnend, daß ihre Gesteine, soweit es sich nicht um Eruptivmassen handelt, die nach der Faltung emporgedrungen sind, gefaltet sind. Das ist freilich nicht so zu verstehen, als ob die Gesteine stets wie eine Wellenlinie regelmäßig auf- und abstiegen. Sie liegen vielmehr innerhalb von Ueberschiebungsdecken auch wohl flach. Aber man muß berücksichtigen, daß der Ueberschiebungsbau auch eine Folge des Tangentialschubes ist. Der Aufbau aus Ueberschiebungsdecken ist gerade für viele große Kettengebirge charakteristisch, die man als Vertreter des **alpinen Faltengebirgstypus** bezeichnet, der sich ferner durch fast völligen Mangel an Eruptivgesteinen aus der Zeit der Gebirgsentstehung auszeichnet (Fig. 10),

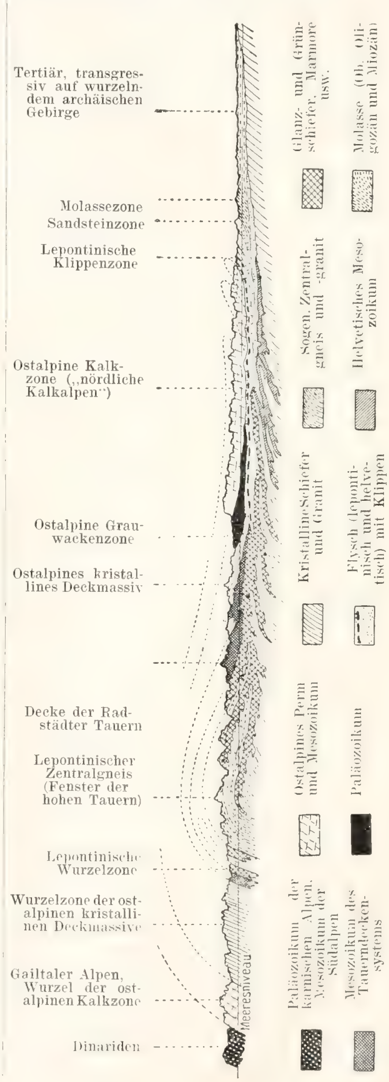


Fig. 10. Schematisches Profil durch den mittleren Teil der Ostalpen. Links die Wurzelregion, rechts die Ausbreitungszone der Decken. Nach V. Uhlig.

während im Gegenteil der andine Faltengebirgstypus (Fig. 11) daran reich ist und nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse die Ueberschiebungen darin fehlen oder nur eine geringe Rolle spielen. Ihre Namen haben die Typen von den Alpen und von den südamerikanischen Anden.

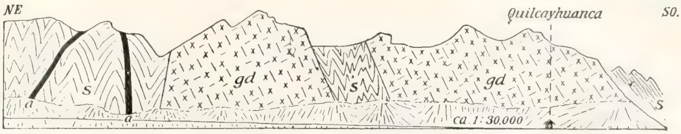


Fig. 11. Faltengebirge vom Kordillerentypus. NO.-SW.-Profil durch die Cordillera Blanca entlang der Quebrada de Quilcayhuanca bei Huaraz in Nord-Peru. s kontaktmetamorphe gefaltete Schiefer und Sandsteine des obersten Jura und der Unterkreide, gd Granodiorit, a Andesit. Der Granodiorit ist in der Richtung der längeren Striche gebankt. Nach G. Steinmann.

Symmetrische, d. h. der Länge nach aus spiegelbildlich gleichen Hälften bestehende Faltengebirge sind sehr selten, wenn es überhaupt solche gibt. Die Bogenform schließt ja, streng genommen, die Symmetrie so wie so ganz aus; aber man versteht unter einem symmetrischen Gebirge mehr ein zu beiden Seiten einer zentralen Linie oder Region gleichmäßig gebautes Gebirge. Aber auch eine solche Symmetrie ist selten. Sie findet sich z. B. bei dem nur aus einer Falte bestehenden nordwestdeutschen Gebirge „Hils“, nicht bei Gebirgen von großer Ausdehnung. In den großen Kettengebirgen Europas ist der Bau ausgesprochen einseitig und asymmetrisch. Der Innenseite des Gebirges genähert liegt die Wurzelzone. Von hier sind die Ueberschiebungsdecken ausgegangen und nach der anderen Seite vorgestoßen (Fig. 10). Die Wurzelzone mit ihrer steilen und die Deckenregion mit ihrer flachen Lagerung stehen im Gegensatz zueinander, und ihre Verschiedenheit schließt die Symmetrie aus. Alle Bogenstücke des alpinen Gebirgssystems in Europa, Alpen, Karpathen, Apennin usw. haben ihre Wurzelseite innen, d. h. dem konkaven Rand genähert, während die Ueberschiebungsdecken gegen den konvexen Rand vordringen.

Das von der Faltung nicht mit ergriffene Vorland des Faltengebirges kann diesem entweder geologisch gleich oder von ihm verschieden sein. Bei Verschiedenheit tritt oft eine weitgehende Ueberfaltung, d. h. Ueberdeckung des Vorlandes durch die vordringenden Ueberschiebungsdecken ein. So bedecken die Decken der Schweizer Voralpen von der Aare bis zur Arve die neogene Molasse des Alpenvorlandes (Fig. 16), so treten die Karpathendecken über die paläozoischen Zonen des variszischen Gebirgsbogens, die in einer von der des Karpathenrandes fast um 90° abweichenden Richtung unter seine westliche Partie hinuntertreten (Fig. 12). Der Ural zeigt dagegen eine



Fig. 12. Das Vorland der Westkarpathen unter Weglassung der transgredierenden Schollen. Ueberdeckung des variszischen Bogens durch die Decken der Karpathen. Arch Archäikum, d Devon, Cu Unter-, Ca Oberkarbon, p Rotliegendes, tr Trias, j Jura, cr mittlere und obere Kreide, sy Syenit. Nach E. Sueß

gegen sein westliches Vorland, das ihm stratigraphisch gleicht, ganz allmählich ausklingende Faltung. Als ihre äußersten Vorläufer erheben sich vor dem Gebirgsrande vereinzelte Antiklinalen, die Parmas, so die Hohe Parma, die Idschid Parma u. a., die parallel zum Stamm des Ural verlaufen. E. Sueß bezeichnet auch den Timan als eine Parma des Ural (das Wort Parma ist zu einer Begriffsbezeichnung geworden).

Im Vorlande gelegene Massive, d. h. an die Oberfläche reichende Massen kristalliner oder früher gefalteter Gesteine, sollen der Faltung als Widerlager gedient und eine stauende Wirkung ausgeübt haben. In der Tat ist es ja auffallend, daß die Alpen dem Südostrande der böhmischen Masse folgen und daß östlich von dieser der Karpathenbogen so weit nach Norden vordringt. Der Einfluß des Schwarzwaldes dagegen auf die alpine Faltung ist schwer nachweisbar; denn das Molasseland des schweizerischen Mittellandes ist von dieser

nur noch wenig betroffen, und nur im Kettenjura macht sich ein Einfluß in der Ueberschiebung der Mont-Terrible-Kette über den vorliegenden Tafeljura bemerkbar, deren Zone ja in der Tat südlich des Schwarzwaldes gelegen ist und diesem in ihrer Ausdehnung ungefähr entspricht. Eine Wirkung auf die Faltung in dem Sinne, daß sie die Entstehung der Decken verursacht oder befördert hätte, kann den außerhalb der Alpen gelegenen Massiven nicht zugeschrieben werden. In dieser Weise haben dagegen sicher die innerhalb der Falten gelegenen Massive mit übererhobener Achse in der Zone des Mt. Blanc als Widerlager gedient.

Früher unterschied man monogenetische und polygenetische Faltungszonen. Erstere sollten in einem einmaligen Prozeß entstanden, in letzteren in längeren Perioden der Faltung die Ketten nach und nach aneinandergeschweißt sein. So viel wir heute wissen, sind die Faltengebirge, und zwar auch die großen und kompliziert gebauten in ihren verschiedenen Zonen gleichzeitig von demjenigen Prozeß betroffen worden, der sie zu den heutigen Gebirgen gemacht hat. Es beruhte auf einer Verkennung der tatsächlichen Lagerungsverhältnisse, wenn man früher für Alpen und Karpathen eine allmähliche Entstehung durch lange geologische Perioden hindurch annahm. Allerdings kann sich der Faltungsprozeß in mehrere Phasen zerlegen. So wurden in den Alpen und im Apennin in einer älteren Phase der Gebirgsbildung die Ueberschiebungsdecken gebildet, in einer späteren, zeitlich deutlich getrennten, die Decken selbst noch gefaltet. In der zweiten Faltungsphase sind die aus der Zerstörung der Ueberschiebungsdecken hervorgegangenen Molasseablagerungen am Rande der Schweizer Alpen noch mitgefaltet worden. Hier liegt also ein Fall von einer Polygenesis des Gebirges vor und ähnliche Fälle sind auch sonst bekannt, nur handelt es sich hier immer nur um randliche Ketten, die aus dem Trümmermaterial der bereits durch die Faltung zu einem Gebirge gewordenen Faltungszone bestehen. Diese Erscheinung, die Angliederung jüngerer Randketten an ein Faltengebirge, ist von Stille das zonare Wandern der Gebirgsbildung genannt worden. Figur 13 gibt eine schematische Ansicht von dem Verlauf dieses Vorganges, der z. B. dem variszischen Gebirgsbogen, dessen Entstehung im wesentlichen in die Intrakarbonzeit fällt, an seinem Außenrande Falten aus oberkarbonischen Schichtgesteinen angliederte, dem Himalaya die Siwalikschichten

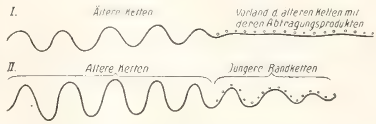


Fig. 13. Schematische Darstellung des Wanderns der Faltung, durch das in einer zweiten Phase der Gebirgsbildung das Vorland der älteren Ketten mit deren Abtragungsprodukten in Falten gelegt und dem Faltengebirge angegliedert wird. Motiv: variszischer Bogen und Schweizer Alpen. Nach H. Stille.

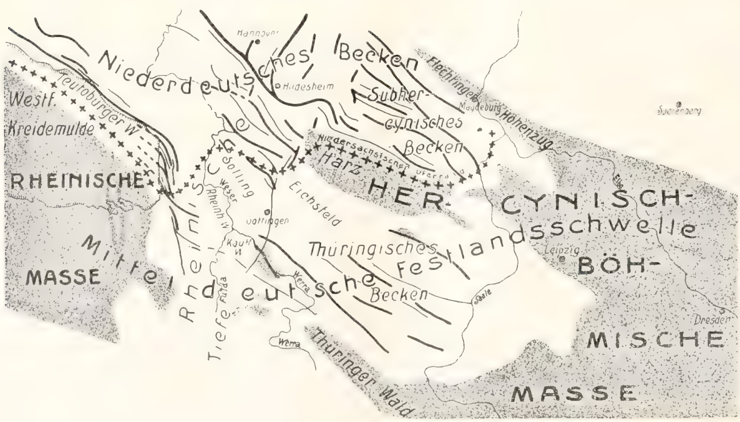


Fig. 14. Uebersichtskarte der nordwestdeutschen, in dem Rahmen zwischen den alten Massen gefalteten Gebirge („mitteldeutsche Rahmenfaltung“). Nach H. Stille.

(eine vor dem Rande des Gebirges abgelagerte Serie von Gesteinen, deren Material aus dem damals bereits bestehenden Himalayagebirge stammt) durch Faltung anfügte.

Unter Rahmenfaltung versteht man die Faltung eingesunkener Regionen zwischen starren, horstartigen Massen, deren Grenzen dem Verlauf der Falten in den „gerahmten Feldern“ oft den Verlauf vorschreiben. So liegt nach E. Sueß das System der Alpiden innerhalb eines von den westlichen Altaiden gebildeten Rahmens. Die Region des jungen Kettengebirges ist ein eingebrochenes Stück in den alten Faltenzügen. Nach Stille ist die saxonische Faltung im niederdeutschen Becken eine Rahmenfaltung innerhalb der variszischen Horste (Fig. 14).

β) Geologische Gliederung der Faltengebirge. Diese ergibt sich aus der Verteilung der Gesteine infolge der Faltung oder infolge ihrer ursprünglichen Ablagerungsverhältnisse. Gebiete mit gleicher Stratigraphie nennt man Zonen, ein Name, der auch auf Regionen angewendet wird, die wegen ähnlicher Tektonik oder sonstiger Charakterzüge eine gewisse Einheitlichkeit aufweisen. Solche Zonen laufen meist in der Streichrichtung der Faltengebirge. Es ist eine bemerkenswerte Tatsache, daß in den großen Kettengebirgen Zonen mit gleichartiger oder ähnlicher Ausbildung der Sedimentärformationen, deren geologische Entwicklungsgeschichte innerhalb der Zone die gleichen Momente erkennen läßt, in der Längsrichtung auf sehr weite Strecken verfolgbar sind (Fig. 15). Dadurch kommt ein ausgesprochen zonarer Gebirgsbau zustande, der in der geologischen Karte deutlichen Ausdruck findet. Ein typisches Beispiel für die Ausdehnung der Zonen bietet die Glanzschieferzone der Alpen, penninische Zone (Fig. 16), ausgezeichnet durch die Gesteinsfolge Gneiß, Triasdolomit, -rauhwacke, -gips usw. und eine komprehensive (d. h. bei gleicher petrographischer Beschaffenheit mehrere Formationen umfassende) Serie von Kalkphylliten (Glanzschiefern), in die sich Grünschiefer (umgewandelte basische Eruptivgesteine) einschalten. Diese Zone erstreckt sich durch die ganzen Westalpen, indem sie in den ligurischen Alpen beginnt, auf der Innenseite der französisch-italienischen Alpen entlang läuft, das walliser Gneißgebirge südlich des Rhonetales aufbaut und die Simplonregion zusammensetzt. In der Adulagruppe tritt sie sodann in die Ostalpen ein, breitet sich im Prättigau weit an der Oberfläche aus, tritt unter die Ueberschiebungsmasse der Silvretta wie in einen Tunnel und erscheint von hier ab in einzelnen Fenstern, so im Unterengadiner Fenster, in dem der Hohen Tauern und vielleicht noch einmal am Semmering. Diese Zone, die gewissermaßen das Rückgrat der Alpen bildet, setzt sich aber in den ligurischen Alpen ohne scharfe Grenze auch in den Apennin hinein fort, den sie zum größten Teil aufbaut, allerdings ohne hier den Metamorphismus der Glanzschiefer zu zeigen. Auch in den Karpathen finden sich ähnliche schiefrige und mit grünen Eruptivgesteinen vergesellschaftete Gesteinstypen in bestimmten Zonen wieder. V. Uhlig hat ferner z. B. die Zonen der Ostalpen mit denen der Karpathen in Verbindung gebracht, wie es Figur 17 zeigt.

Quert man die großen Kettengebirge, so kommt man bald von einer Zone in die andere. Diese Anordnung der verschiedenen Facies usw. beruht auf den Ablagerungsbedingungen, die in den großen Meeresträgen oder Geosynklinalen herrschten. Diese wiesen eine Längsgliederung durch Geoantiklinalen auf und ihre einzelnen Teiltröge mit großer Längs- und relativ geringer Breitenausdehnung boten für die Sedimentation verschiedene Voraussetzungen, deren Kausalität im einzelnen schwer zu ermitteln ist. Der Verlauf dieser Geosynklinalen ist für die heutige Form der aus ihnen emporgewachsenen Faltengebirge bestimmend gewesen, derjenige ihrer Teiltröge für den zonaren Bau.

In den großen Faltengebirgen, in denen Aufbau aus Ueberschiebungsdecken herrscht, ist das Bild der einfachen zonaren Gliederung durch die Verfrachtung von Gebirgsstücken aus der einen Zone vermöge der Ueberschiebungen in eine andere Zone manchmal gestört. Deckschollen und Ueberschiebungsmassen, die aus einer weiter nach innen gelegenen Zone stammen, liegen im Gebiet einer äußeren, und die äußeren Zonen werden in Fenstern innerhalb der inneren sichtbar (Fig. 16). Auch dabei bleibt aber oft die Längsausdehnung die des Gebirgsstreichens. So ist das Fenster der Hohen Tauern am ausgedehntesten in der Westostrichtung, die „Klippen“ der Nordschweiz ordnen sich, auf der gleichen Mulde der helvetischen Unterlage liegend, in eine gleich gerichtete Linie, der Wurzelrand der nördlichen Kalkalpen (Ostalpen) verläuft im Streichen des Gebirges usw. (Fig. 16).

Als besondere Glieder stellen sich in den großen Kettengebirgen die Massive dar. Dies sind Massen kristalliner Gesteine von höherem Alter, die aus ihrer Sedimenthülle heraus an die Oberfläche treten. Diese Massive können sehr verschiedener Entstehungsart sein. So wenig wie die großen Kettengebirge symmetrisch gebaut sind, so wenig verdienen ihre Massive den Namen

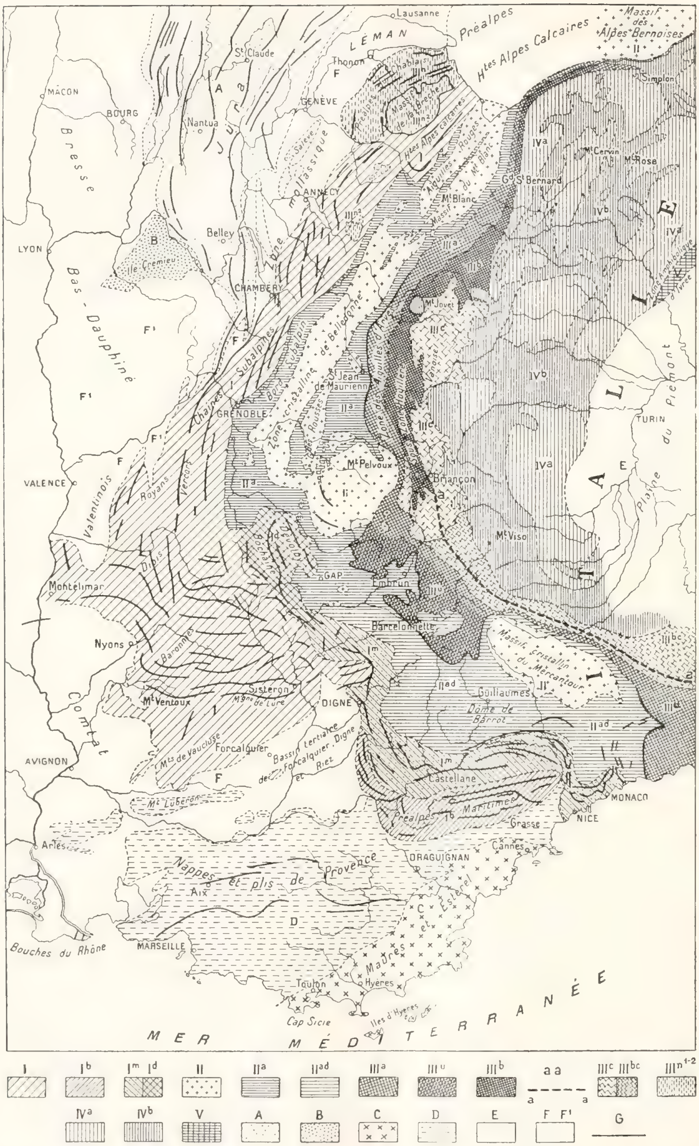


Fig. 15. Tektonische Karte 1:2 400 000 der französisch-italienischen Alpen. I Subalpine Ketten und savoyische Kalkhochalpen, Ib Voralpen der Seealpen, Im Zone des Gapençais, Id Dévoluy

(Fortsetzung der Figurenerklärung auf nebenstehender Seite unten.)

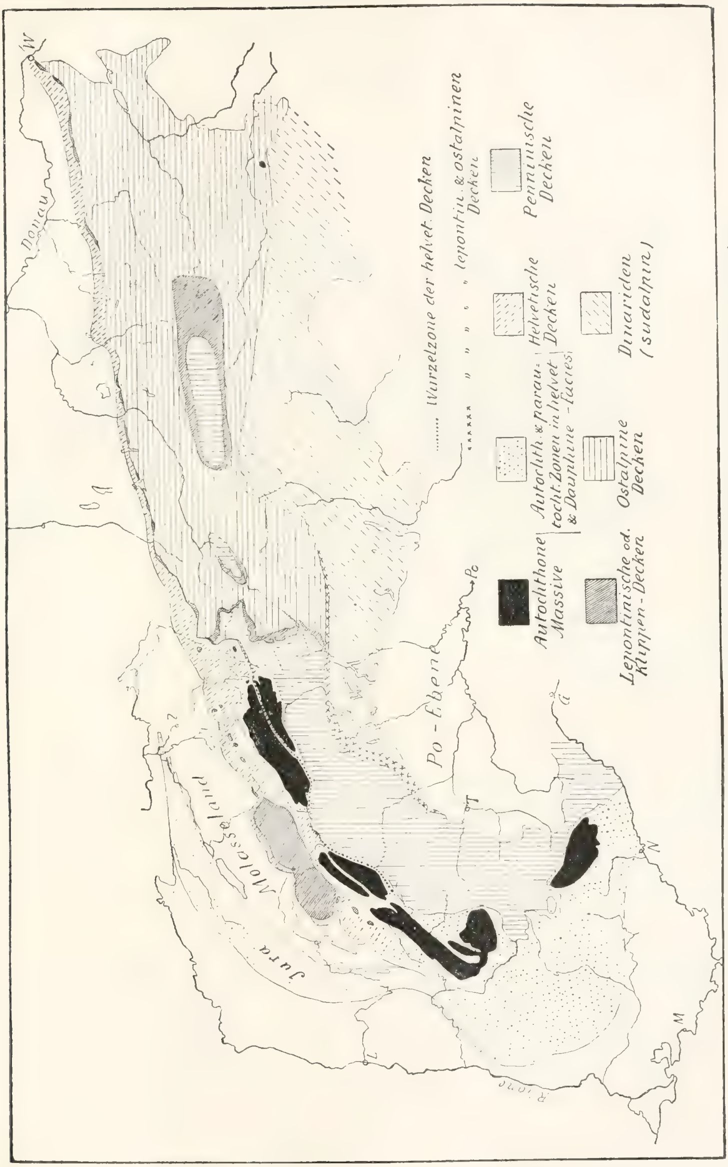


Fig. 16. Die Faciesgebiete und Ueberschiebungsdecken der Alpen. Nach Alb. Heim.

und Bochaine; II Delphino-savoyische Zone oder Zone des Mont Blanc: kristalline Massive, IIa Sedimenthülle derselben, II ad Saum des Mercantour und Zone des Embrunais; III Zone des Briançonnais, IIIa Flyschzone oder Zone der Aiguilles d'Arve; IIIu Ueberschiebungsdecke der Ubaye und der Seealpen, IIIb Karbonzone, deren Bau sich in der Richtung a—a in ihren jüngeren Gesteinen fortsetzt, IIIc Unterzone der Vanoise, IIIbc die vereinigten Zonen IIIb und IIIc, IIIn 1—2 Decken der Voralpen und Klippen; IV Zone des Piemont: IVa Gneiß, IVb Glanzschiefer und ophiolithische Eruptiva; V Amphibolitzone von Ivrea. — Die außeralpinen Gebiete sind mit großen Buchstaben bezeichnet. A Jura, B Insel von Cremieu, C Massiv der Maures und des Esterel, D Decken der Provence, E oberitalische Tiefebene, F Region der helvetischen Molasse

„Zentralmassive“, den man ihnen in einer Zeit gab, wo man sie für die zentrale, am höchsten herausgehobene kristalline Achse des ganzen Gebirgsstammes hielt. In den Alpen kann man vier Arten von Massiven unterscheiden. Die erste sind diejenigen Massive, die durch Uebererhebung der Achse des Faltenbündels, dem sie angehören, heraufgetragene Teile des paläozoisch gefalteten Untergrundes darstellen. Sie liegen in der sogenannten „Zone des Mont Blanc“ und zu ihnen gehören das Mercantour-, Pelvoux-, Belledonne-, Mont Blanc-, Aar- und Gotthardmassiv, um nur die wichtigsten aufzuführen. Sie liegen in einer äußeren Zone des Gebirges (Fig. 15) und verdienen nicht den Namen Zentralmassive, der gerade auf sie angewendet wurde. Die zweite Art alpiner Massive sind die Kerne der liegenden Falten und Ueberfaltungsdecken der Glanzschieferzone, die, vermutlich karbonisch-permischen Alters, von der Trias konkordant überlagert werden. Sie liegen zwar in der wahren Zentralzone der Alpen, da sie aber nicht eigentlich wurzeln, ist für sie der Name Zentralmassiv unangebracht, auch in den Ostalpen, wo die Massive der Hohen Tauern hierhergehören, in deren Süden die nördlichen Kalkalpen beheimatet sind. Sie bilden den Uebergang zu den ganz wurzellosen „Deckmassiven“, wie dem der Silvretta oder der Oetztaler Alpen, die den Kern von Ueberschiebungsdecken bilden. Eine vierte Art sind die jungen Eruptivstöcke, wie der Adamello, die zwar den Alpen im geographischen Sinne, in geologischer Hinsicht dagegen meist den Dinarden angehören

Nach der Art und der Intensität des Horizontalschubes, den Dimensionen und dem Baumaterial kann man verschiedene

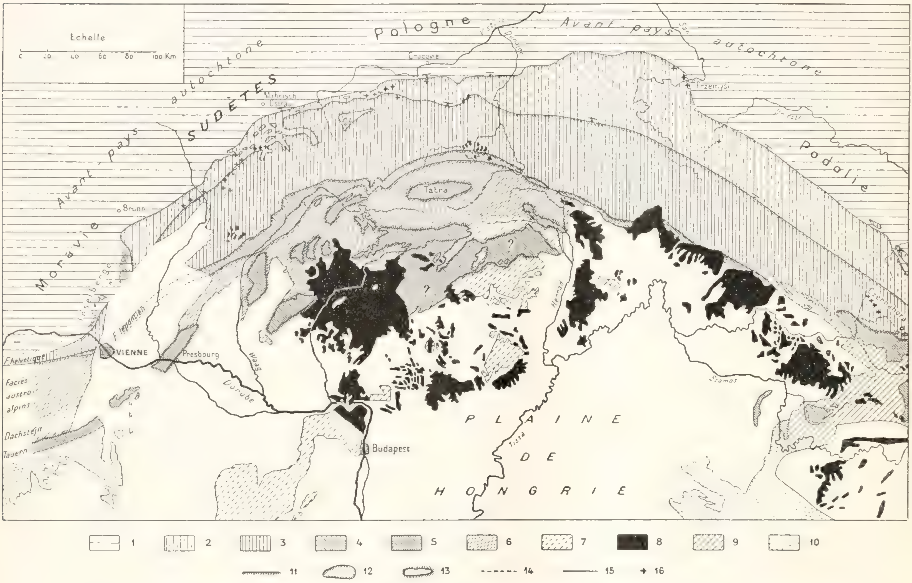


Fig. 17. Schematische Strukturkarte der Karpathen, ihren Deckenbau und ihre Beziehungen zu den strukturellen und faziellen Elementen der östlichen Alpen erkennen lassend. 1 Autochthones Vorland; 2 subbeskidische, 3 beskidische Decke (helvetische Decken); 4 subpieninische und pieninische Decken (Zone der südlichen Klippen); 5 hochtatrische Decke (lepontinische Decken); 6 subtatrische Decke; 7 Decke des inneren, zentralungarischen Gürtels (ostalpine Decken); 8 junge vulkanische Gesteine; 9 Cenoman, Senon, Eozän, diskordant auflagernd; 10 Gebiete, deren Bau noch unbekannt; 11 Stirnrand der Decken; 12 Deckschollen; 13 Fenster; 14 hypothetische Grenzen; 15 Formationsgrenzen und tektonische Linien, die jünger sind als die Ueberschiebungen; 16 Klippen. (Weiß: Ablagerungen, die jünger sind als die Decken der Karpathen. Nach V. Uhlig.

Typen von Faltengebirgen unterscheiden (über den Gegensatz des andinen zum alpinen Faltengebirgstypus s. oben).

Ein ganz eigenartiger Typ ist das Kuppelgebirge oder periklinale Gebirge, das eine blasen- oder beulenförmige Auftreibung der Erdkruste darstellt. Allerdings dürfte es kein derartiges Sattelgebirge (Monoantiklinale) geben, das in der Längs- und Querrichtung gleiche Dimensionen aufweist. Auch die Black Hills (Fig. 18) in den westlichen Vereinigten Staaten sind durch einen einseitigen Druck (von Westen nach Osten) gefaltet, desgleichen die Bighorn Mountains, die wie jene als bezeichnende Beispiele für diese Form des Faltengebirges gelten. v. Staff hat die Bedeutung ins rechte Licht gerückt, die den an diesen bogenförmigen Sattelgebirgen auftretenden Kulissenfalten zukommt. Es sind dies Sättel, die sich randlich an den Abfall der Monoantiklinale ansetzen und schräg zu dieser gerichtet sind (Fig. 19). Diese Kulissen sind unsymmetrisch gestaltet, indem sie der Gebirgsseite den steileren Schenkel zukehren. Ganz allgemein werden übrigens auch Faltenzüge, die schräg zur Hauptrichtung von einem Gebirge abzweigen, als Kulissen bezeichnet. Der Timan ist z. B. eine Kulisse des Ural.

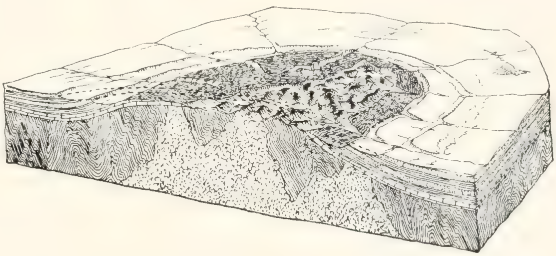


Fig. 18. Diagramm eines Kuppelgebirges, der Black Hills in den Vereinigten Staaten von Nordamerika. Vorn und rechts Profile, die den Aufbau aus kristallinen Schiefern und Granit (unten) und den diskordant darüber lagernden, kuppelförmig gewölbten Schichtkomplex zeigen. Nach W. M. Davis und G. Braun.

Faltenzüge von einfachstem Bau, deren Gesamtheit kaum als Faltengebirge in gewöhnlichem Sinne bezeichnet werden kann, zeigen sich am Westrande des Columbia Lava Plateaus bei Ellensburg im Staate Washington (Vereinigte Staaten). Sie betreffen miozäne Lavadecken, Sande und Kiese (Fig. 20). Supan hat Faltengebirge, die nur aus Schichtgesteinen (oder, wie bei dem oben angeführten Beispiel, aus Lavadecken) bestehen, als einfache bezeichnet, im Gegensatz zu den zusammengesetzten, die aus Zonen kristalliner und sedimentärer Gesteine bestehen

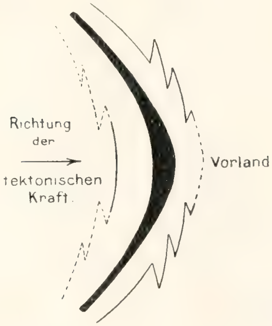


Fig. 19. Schematischer Grundriß eines bogenförmigen Sattelgebirges mit Kulissenfalten. Motiv: Black Hills und Bighorn Mountains in den Vereinigten Staaten. Nach v. Staff.

Das schweizerische Juragebirge ist zwar eigentlich nur ein Ast der Alpen (Fig. 16), ist aber doch so selbständig abgegliedert, daß man es wohl als besonderes Gebirge und dann als Typus des einfachen Faltengebirges bezeichnen kann. Allerdings handelte es sich hier, wenn Buxtorfs Auffassung die richtige ist, um ein Gebirge, in dessen Falten kristalline Gesteine deshalb nicht zutage treten, weil die Sedimente eine vom Untergrund abgescherte Decke bilden, die in sich zusammengestaut ist, so daß der Untergrund von der Faltung verschont blieb.

Beispiele für zusammengesetzte Faltengebirge sind Alpen, Karpathen, Pyrenäen (diese mit Deckenbau; vgl. Figur 10, 21, 22), Kaukasus, die amerikanische Kordillere und viele andere.



Fig. 20. Schwach gefaltete Lavadecken (a) am Westrande des Columbia-Lava-Plateaus bei Ellensburg, Wach., U. S. Amerika. b Miozäner Sand und Kies. Nach G. O. Smith.

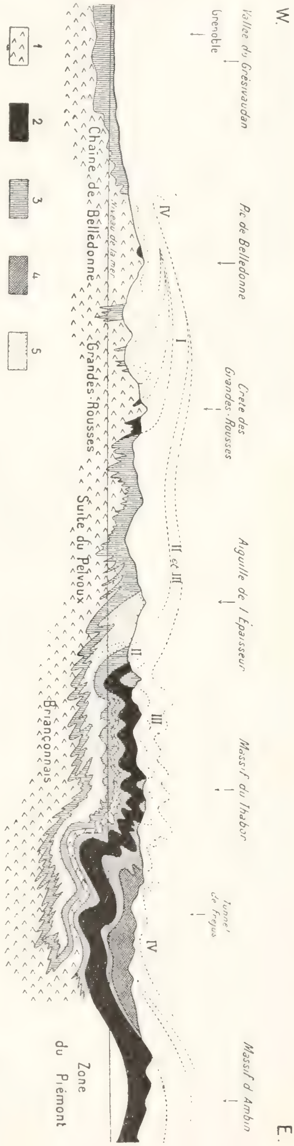


Fig. 21. W.-O.-Profil durch die französisch-italienischen Westalpen 1:500 000. 1 Granitmassive und metamorphe Gesteine von höherem Alter als das Karbon; 2 Karbon und Perm; 3 Mesozoikum (außer den Glanzschiefern); 4 Glanzschiefer mit ophiolithischen Eruptivgesteinen; 5 Eozän und Flysch. I Hypothetische Decken, vom Oisans und Pelvoux stammend, II Decken mit Briançonnaisfacies, III Decken von piemontesischem Ursprung, IV hypothetische höchste Decken. Nach P. Termier.

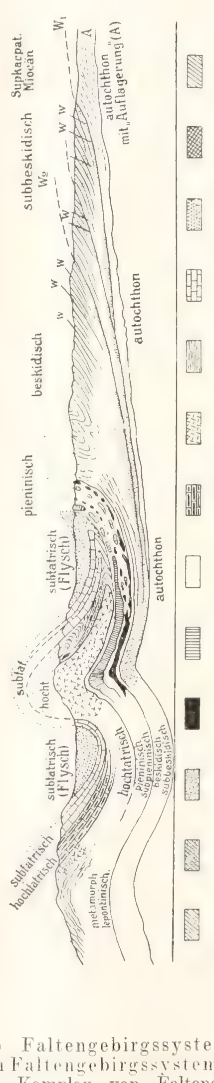


Fig. 22. Schematisches Profil durch die zentralen Karpathen. Die Namen „subbeskidisch, beskidisch, subpieninisch, pieninisch, hochtatrisch, subtatrisch“ sind die der Decken. W_1 die Ueberschiebungsfläche der subbeskidischen Decke und des Karpathengebirges überhaupt über das autochthone Vorland, W_2 Ueberschiebungsfläche der beskidischen Deck, w listrische Flächen. Links Süden, rechts Norden. Nach V. Uhlig.

γ) Faltengebirgssysteme. Unter einem Faltengebirgssystem versteht man einen Komplex von Faltengebirgen, die, auch äußerlich in irgendeiner Weise miteinander verkettet, die gleiche erdgeschicht-

liche Entwickelung durchgemacht haben und sich im Bau oder in der Richtung als gleichartig erweisen. Unter den Leitlinien eines Systems versteht man die Hauptstreichrichtungen seiner Gebirge. Die Alpen bilden mit den Karpathen, den Transsylvanischen Alpen und dem Balkan einerseits, dem Apennin, den sizilianischen Gebirgen, dem Atlas und der betischen Kordillere anderseits das alpine Faltengebirgssystem oder die Alpiden. In diesem System zeigen die Leitlinien eine wirbelförmige Anordnung, d. h. es schließt sich Bogen an Bogen. Alle diese Gebirge zeigen im wesentlichen Deckenbau (der Balkan nicht), ihre mesozoische Vorgeschichte und daher auch die Ausbildung und Anordnung ihrer Facieszonen ist die gleiche, der Zeitpunkt ihrer Entstehung, die Phasen der Gebirgsbildung sind dieselben. Die gebirgsbildende Bewegung ist überall von der konkaven gegen die konvexe Seite gerichtet, was übrigens als ganz allgemeine Regel für die Gebirgsbogen gilt. Auch die Einbruchserscheinungen am Innenrande und das Auftreten von jungen Eruptiven an demselben finden sich in ähnlicher Weise bei allen. Gewisse Abweichungen von dem gewöhnlichen Habitus zeigt nur der Balkan, mit dem die Alpiden gegen den Pontus hin ihr freies Ende zu erreichen scheinen. Einen von dem des alpinen völlig abweichenden Grundriß besitzt das System der westlichen Altaiden. Dies sind die Gebirgszüge, die vom westlichen Altai ausgehen und, beständig Verlängerung suchend, die gleiche Richtung einhalten. Auch sie zeigen gewisse übereinstimmende Phasen der erdgeschichtlichen Entwickelung, alle gehen von einem gemeinsamen Scheitel aus, und so erscheinen sie, trotz zum Teil recht verschiedenen Verhaltens der einzelnen Ketten, als ein einheitliches System. Nach E. Sueß gehören auch die karbonisch gefalteten Gebirgsmassen Europas zu den westlichen Altaiden, obwohl sie nicht, wie die westasiatischen Gebirge, nach Süden, sondern nach Norden gefaltet sind, und die Verbindung sich auf schmale Zonen beschränkt. Am besten bekannt von diesen alten Gebirgsstücken sind der armorikanische und der variszische Gebirgsbogen (Fig. 23), die sich im französischen Zentralplateau scharen und zusammen ein Gebirgssystem bilden, das durch gleiche Geschichte und ähnlichen Bau, sowie durch die unmittelbare Verbindung seiner Glieder den einheitlichen Charakter erhält. Namentlich für die asiatischen Gebirge ist diejenige Form der Gebirgssysteme bezeichnend, die man mit Girlanden oder mit aufgehängten Ketten (Fig. 6) verglichen hat. Sie zeigt sich z. B. in den ostasiatischen Inselkränzen.

Der orographische Zusammenhang von Gebirgen darf nicht immer als sicheres Anzeichen der genetischen Zusammengehörigkeit betrachtet werden. So hat E. Sueß die Verschiedenheit des ost- und des westsajanischen Gebirges betont, und die mit

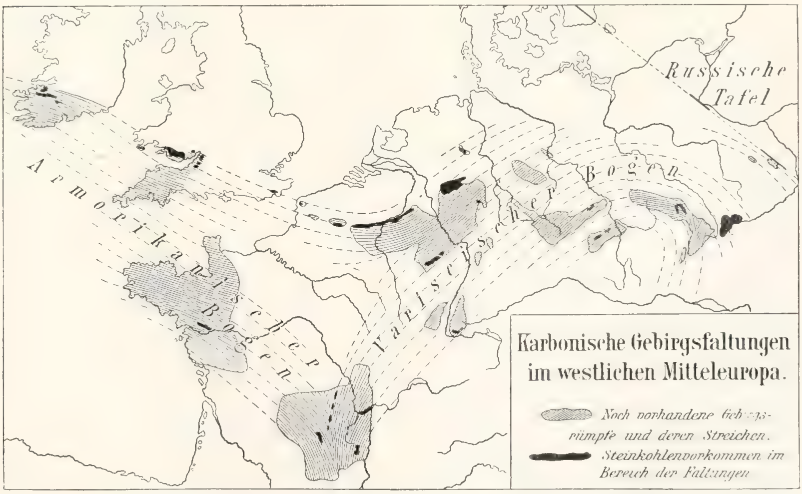


Fig. 23. Der armorikanische und der variszische Gebirgsbogen. Ihre Scharung im französischen Zentralplateau. Nach E. Kayser.

den Alpen so innig verschweißten Dinariden müssen geologisch von diesen getrennt werden.

Verschiedenaltrige Gebirgssysteme können sich gegenseitig durchdringen. Die Alpiden liegen innerhalb der Altaiden, von denen große Stücke versenkt sind. Aber in den Alpen ragen in den Massiven der Mont Blanc-Zone altaidische Stücke auf, und, von den Bogen des westlichen Mediterrangebietes umschlungen, liegen im westlichen Korsika und in Sardinien weitere Stücke der karbonischen Gebirgsmassen zutage. Europa ist, wie Sueß sich ausdrückt, zum zweiten Male wieder aufgebaut, und es ist merkwürdig, wie sich die Formen der alten in den neuen Gebirgsbogen wiederholen können, so der variszische im karpathischen und der des nördlichen Spaniens in der betischen Kordillere.

δ) Die Umformung der Faltengebirge. Die ursprünglich durch die Faltung entstandene Form bleibt den Faltengebirgen nicht gewahrt, sondern sie wird durch tektonische Vorgänge oder durch die Einwirkung der exogenen Kräfte verändert.

αα) Die tektonische Umformung. v. Richthofen nannte Gebirge, deren innerer Bau ausschließlich tangentiale Dislokationen aufweist, homöomorphe, solche, in denen neben tangentialem auch radialer Diastrophismus auftritt, heteromorphe Faltengebirge. Es dürfte wenig oder gar keine homöomorphen Gebirge geben, wohl aber treten in manchen Faltengebirgen die Brüche sehr stark zurück, wie z. B. in den Westalpen. Man darf bei der Beurteilung der einzelnen Faltengebirge in dieser Hinsicht nicht vergessen, daß Blätter und Faltenüberschiebungen nicht zu den Brüchen gerechnet werden dürfen, weil sie zum tangentialen Dislokationstypus gehören. Blattverschiebungen treten z. B. im Säntisgebirge, Faltenüberschiebungen in den subalpinen Ketten der französischen Alpen massenhaft auf. Trotzdem können wir vielleicht gerade das Säntisgebirge als reinen Typus des homöomorphen Gebirges betrachten, wenn es gestattet ist, einen solchen einzelnen Teil eines zusammengesetzten Gebirges herauszugreifen.

Eine verhältnismäßig geringe Umformung durch Bruch bedeutet die innere Abrißverwerfung am Innenrande der Gebirgsbogen. Durch sie wird zwar ein Stück des Gebirges versenkt und im allgemeinen der Beobachtung entzogen; aber der Charakter des Faltengebirges erleidet dadurch keine Aenderung. So liegt der südliche Teil der westlichen Alpen, abgesenkt durch eine Verwerfung von bedeutender Sprunghöhe in der Tiefe unter den jungen Anschwemmungen der Poebene. Die Karpathen sind auf der Innenseite so stark zerbrochen, daß die Wurzeln ihrer Decken (Fig. 22) ganz unbekannt sind. Vom Apennin liegt ein großes Stück unter dem Tyrrhenischen Meer, so daß seine Wurzelregion nur im östlichen Korsika sichtbar ist. Diese Verwerfungen sind natürlich jünger als die Faltung. Man bezeichnet diese Faltengebirge als „Faltengebirge mit innerem Abbruch".

Nachträgliche Brüche — im Vergleich zu zerbrochenen Falten sind gefaltete Brüche äußerst selten (wenn überhaupt sicher beobachtet) — können ein Faltengebirge derartig durchsetzen, daß der Faltenbau hinter den Schollenbau zurücktritt. Unrichtig ist es natürlich zu sagen, daß eine Dislokationsform (Faltung) innerhalb eines Gebirges durch eine andere (Brüche) ersetzt wurde. Ein Gebirge, dessen Entstehung durch Faltung bedingt ist, kann nicht in einem anderen Teil durch Verwerfungen hervorgerufen sein. So sind auch z. B. die Ostalpen ein Faltengebirge, wenn auch in ihrem dinaridischen Teile die Brüche eine große Rolle spielen.

Von Brüchen durchsetzte Faltengebirge werden zerbrochene genannt. Es soll sich bei dieser Kategorie aber noch nicht um stark zertrümmerte Faltengebirge handeln, die Supan vielmehr in die Kategorie der Faltenschollengebirge einordnet. Diese sind durch Brüche derartig aufgelöst, daß von ihrem ursprünglichen Gebirgskörper nur noch Bruchstücke vorhanden sind, wobei aber der Faltenbau den ganzen Charakter noch deutlich beeinflußt. Als Beispiel ließen sich die Antillen anführen, die stehen gebliebene Stücke eines Gebirgsbogens sind, oder die nordwestdeutschen Gebirge, aus mesozoischen Sedimenten, deren Bau die Figur 24 schematisch erläutert, während Figur 25 ein Detailprofil aus dieser Gegend

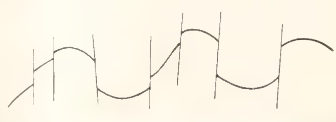


Fig. 24. Schematisches Profil durch zerbrochene (von Verwerfungen durchsetzte) Falten. Nach H. Stille.

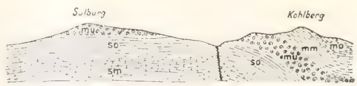


Fig. 25. Profil aus dem nordwestdeutschen Faltenschollengebirgsland. In der Mitte Verwerfung. Links Teil eines flachen Sattels. Rechts dessen einer Schenkel und Beginn einer Mulde. Nach Stille.

darstellt. Es dürfte nicht leicht sein, die einzelnen Vorkommen den bestimmten Typen zuzuweisen, zumal wenn man noch die Rumpfschollengebirge besonders abtrennt. Die Ostalpen z. B. sind an ihrem Ostende stark zerbrochen; der Pri-Tian-schansche Graben liegt in der Längsrichtung des östlichen Tian-schan, er bildet eine „Längsscholle“. Schollen, die quer zum Streichen der Falten laufen, nennt man Querschollen.

$\beta\beta$) Die Umformung durch Abtragung. Es gibt auf der Erde kein einziges unverletztes Faltengebirge, sondern es sind alle von dem Zerstörungswerk der exogenen Kräfte in Angriff genommen. Die Unterschiede liegen nur in dem Grade der Zerstörung, der im allgemeinen von der Zeitdauer abhängig ist, während welcher die Erosion auf das Gebirge eingewirkt hat. Nach Penck sind die Gebirge Gebiete, in denen die Krustenbewegung intensiver wirkte als die Destruktion, in denen sich aber die erodierende und akkumulierende Tätigkeit der Flüsse der Krustenbewegung anzupassen oder ihr entgegenzuarbeiten vermochte. Die Faltengebirge werden schon während ihres Aufsteigens von den exogenen Kräften in Bearbeitung genommen; aber trotz ihrer Tätigkeit setzt sich die Emporhebung durch, so daß sie orographisch zum Ausdruck kommt. Hat die Aufwärtsbewegung des Faltengebirges haltgemacht, so muß die Abtragung sich, wenn jene nicht neu beginnt, bis zur Entstehung einer Fastebene vollenden.

Auf die Gestaltung der äußeren Form der Faltengebirge hat natürlich der innere Bau und die durch diesen bedingte Gesteinsanordnung einen großen Einfluß, aber im allgemeinen wirken entscheidend die Niederschläge, Temperaturunterschiede, das fließende Wasser und das Eis vermöge der Gesteinsverwitterung, Erosion, Schuttausräumung und -ablagerung usw. Gebirge, die mehr oder weniger vergletschert gewesen sind, zeigen ein charakteristisches „Glazialrelief“ (vgl. den Artikel „Eis“), das den anderen Gebirgen abgeht. Als oberes Denudationsniveau bezeichnet man die Höhe, über die ein Gipfel bei einem gewissen Klima nicht hinauswachsen kann.

Die Tatsache, daß in größeren Gebirgsteilen oft lauter Gipfel von gleicher Höhe auftreten, wird aber auch so gedeutet, daß die Gipfel Ueberreste einer ehemals geschlossenen Denudationsfläche sind, wofür spricht, daß die gleiche Gipfelhöhe keine Rücksicht auf die Gesteinsbeschaffenheit nimmt. Besondere Bedeutung für das Problem der Umformung der Gebirge durch Abtragung hat die Frage, ob der Prozeß der Abtragung sich wiederholen kann, indem nach Abschluß einer Abtragung bis zur Ausbildung einer Fastebene nach Hebung dieser letzteren ein neuer Erosionszyklus beginnt (vgl. den Artikel „Flüsse“), wofür die erwähnte Gleichheit der Gipfelhöhen und anderes als beweisend angesehen wird.

Die Abtragung von Faltengebirgen bis zu einer Oberfläche mit schwachem Relief läßt sich an vielen alten Faltengebirgen beobachten, denen gewissermaßen das Haupt fehlt, so daß nur ihr Rumpf übrig geblieben ist. Man nennt sie daher Rumpfgebirge oder Gebirgsrümpfe, auch Abtragungsgebirge (Fig. 26). Zwischenstadien zwischen

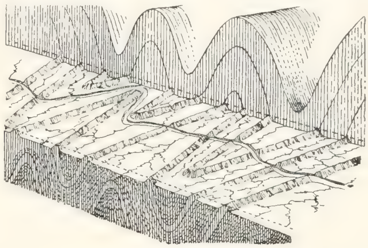


Fig. 26. Schematische Ansicht, welche darstellt, wie aus einem Faltengebirge (im Hintergrunde) durch Abtragung ein Rumpfgebirge (im Vordergrunde) entsteht. Seine Rumpffläche, deren Niveau durch die gestrichelten Linien angedeutet ist, ist durch Flußläufe zerschnitten. Nur die Züge von hartem Gestein ragen empor, wobei der Faltenbau noch zum Ausdruck kommt. (Motiv: Alleghanies.) Nach W. M. Davis und G. Braun.

ihnen und den jungen Faltengebirgen nennt man erlöschende Faltengebirge. Ein Rumpfgebirge ist ein bis zu einer Fastebene abgetragenes Faltengebirge, das aus dem basalen Erosionsniveau gehoben und mehr oder weniger in seinem früheren Umfang wiederhergestellt ist. Die Streichrichtung der Falten macht sich häufig noch bemerkbar, schon infolge der zonaren Anordnung widerstandsfähiger Gesteine. Ein ausgezeichnetes Beispiel für ein Rumpfgebirge sind die Alleghanies im östlichen Nordamerika (Fig. 27). Ist die Einebnung des Gebirges keine vollständige gewesen, so erheben sich Restberge, Härtlinge (Monadnocks) über die Rumpffläche. Sie bestehen im allgemeinen aus besonders harten Gesteinen, so die Härtlinge des Rheinischen Schiefergebirges aus Basalt (Fig. 28). Ein abgetragenes Faltengebirge ist nur dann als Rumpfgebirge zu bezeichnen, wenn es orographisch als Gebirge erscheint. Der baltische und der kanadische Schild sind altes Faltenland, aber keine Rumpfgebirge.

Rumpfgebirge werden von Brüchen eben-

sogut durchsetzt wie junge Faltengebirge. Die Brüche können entweder älter sein als die Rumpffläche, so daß sie von dieser ab- geschnitten werden, oder sie zerlegen das Rumpfgebirge in einzelne Schollen, die gegeneinander verschoben werden (**zerbrochene Rumpfgebirge**). Endlich kann eine vollständige Zerstückelung von Rumpfgebirgen eintreten, so daß **Rumpfschollengebirge** entstehen. In diese Kategorie gehören die mitteldeutschen Gebirgskerne, d. h. die hochgelegenen Stücke des variszischen Gebirgsbogens (Figur 23), die von den mesozoischen Sedimenten wie von einer Schale umgeben sind. Dieses Gebirge der Steinkohlenperiode war schon am Ende des paläozoischen Zeitalters abgetragen, wurde dann bis auf einige Stücke (namentlich die rheinische Gebirgsmasse) versenkt, von den mesozoischen Schichtgesteinen überdeckt und dann später, und zwar die einzelnen Stücke nicht gleichzeitig, gehoben. Das mesozoische, flachgeschichtete Deckgebirge wurde dann abgetragen, so daß das gefaltete Grundgebirge zutage trat

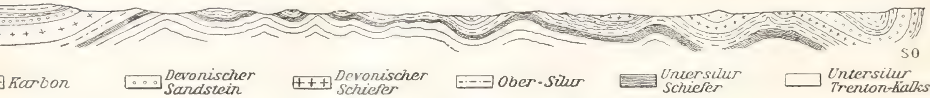


Fig. 27. Profil durch ein Rumpfgebirge. Alleghanies, Nordamerika.

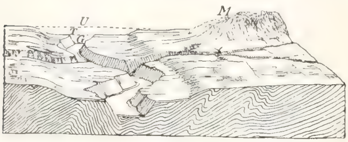


Fig. 28. Diagramm eines Stückes des Rheinischen Schiefergebirges, eines Rumpfgebirges mit der Rumpffläche im Niveau U, die von einem Härtling oder Monadnock (M) überragt wird. T breites, jungtertiäres Rheintal, G heutiges Rheintal. Nach W. M. Davis und G. Braun.

und in diesem selbst eine (mit dei alten nicht identische) Rumpffläche angelegt. Diese Rumpffläche, die z. B. im Rheinischen Schiefergebirge, Harz, Thüringischen Schiefergebirge gut erhalten ist, ist anderswo, z. B. im Thüringer Wald, bereits wieder von der Erosion zerstört. Die Geschichte derartiger Gebirge wie der mitteldeutschen alten Gebirgskerne ist also eine komplizierte. Zum zweiten Male zu Rümpfen geworden, fallen sie gegenwärtig wiederum der Abtragung anheim (vgl. Fig. 28).

Von Gebirgen mit gewölbten Wasserscheiden sagt man, daß sie **Mittelgebirgsformen**, von solchen mit scharfen, daß sie **Hochgebirgsformen** besitzen. Es kommt dabei auf die absolute Höhe nicht an. Auch kann dasselbe Gebirge beide Formen nebeneinander aufweisen.

ε) **Alte und junge Faltengebirge.** Im Laufe der Erdgeschichte sind Faltungsgebirge zu verschiedenen Zeiten und in verschiedenen Gebieten entstanden, derart, daß an jeder Stelle der Erdoberfläche irgendeinmal Faltengebirgsbildung stattgefunden haben dürfte, wenn auch die Gebirge in geographischem Sinne längst abgetragen und dazu noch in späteren Perioden von jüngeren Gesteinen bedeckt sein mögen. Gewisse Perioden der Erdgeschichte, wie die karbonische und die tertiäre, heben sich als Faltungsperioden besonders heraus, während uns andere, vielleicht nicht immer mit vollem Recht, als Zeiten der Ruhe in der Erdkruste erscheinen. Die ältesten Gesteine,

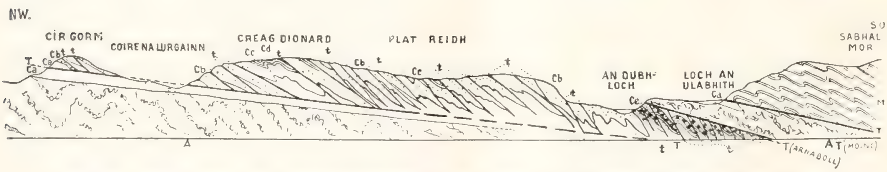


Fig. 29. Profil durch die Ueberschiebungszone von Eriboll des kaledonischen Gebirges (nordwestliches schottisches Hochland) in der Gegend des Creag Dionard. Aufbau aus Schubmassen. Die großen Ueberschiebungen sind mit T, die kleineren mit t bezeichnet. Die Namen Moine und Arnaboll sind besonders wichtigen Ueberschiebungen gegeben worden. Die Oberflächengestaltung ist das Werk der Erosion, die ein Rumpfgebirge zerschnitten hat. Nach Peach und Horne.

das Archäikum, kennen wir überhaupt nicht ungefaltet. Je jünger eine Formation ist, desto eher kann man erwarten, sie ungefaltet anzutreffen. Viele ältere Faltungen machen sich nur in diskordanter Lagerung ihres Deckgebirges bemerkbar. Der Bau der ältesten Gebirge ist wegen der hochgradigen Metamorphose und eruptiven Durchdringung ihrer Gesteine oft nur schwer festzustellen. Zu ihnen gehören die Falten des Archäikums im Bereich des baltischen und des kanadischen Schildes, des australischen Kontinentes, Brasiliens usw. Jünger sind die Kaledoniden in Nordwesteuropa (Fig. 29) und die Athariden in Westafrika, nämlich postsilurisch und präobersilurisch. Große Bedeutung kommt der karbonischen Faltung zu, durch die gewaltige Faltengebirgszüge in Mittel- und Südwesteuropa, im östlichen Nordamerika und in Asien geschaffen wurden. Die jungen Kettengebirge, die im wesentlichen noch ihren Zusammenhang in großen Systemen haben, und die sich im Bereich der mesozoischen Geosynklinalen, nämlich des alten zentralen Mittelmeeres (Tethys) und in der Umrandung des pazifischen Ozeans erheben, entstammen der Tertiärzeit.

II. Schollengebirge.

Es sind dies solche Gebirge, die durch Verwerfungen entstanden sind. Der innere Bau der Schollen ist dabei gleichgültig, es kommt nur darauf an, daß die Erhebung, die das Gebirge darstellt, eine Folge von Bruchbildung in der Erdkruste ist.

a) Ihre Form, Gliederung und ihr innerer Bau. Unter den Schollengebirgen finden sich Kamm- und Rückengebirge sowie Landstufen. Eigentliche Kettengebirge kommen bei ihnen nicht vor.

Tektonisch ist ein Schollengebirge entweder ein Horst oder ein Halbhorst oder es besteht aus einer Anzahl gegeneinander verworfener Schollen, von denen die einen höher, die anderen tiefer liegen (Fig. 30). Der innere Bau der Schollengebirge wird einmal durch Richtung und Lage der Schollen, sodann durch die Lage der Schichten innerhalb der einzelnen Schollen bedingt. Verwerfungen durchsetzen sowohl Schichttafeln (Gebiete flacher Schichtlage) wie auch Faltengebirgsland. Danach kann man Tafelschollengebirge und Faltenschollengebirge sowie als besonderen Fall der letzteren Gruppe Rumpfschollengebirge unterscheiden. Diese und die Faltenschollengebirge haben schon Erwähnung gefunden. Als ausgezeichnetes Beispiel eines Tafelschollengebirges verdient der von Grabenbrüchen förmlich zerhackte Schweizer Tafeljura Erwähnung. Ein Tafelschollengebirge kann durch Abtragung ein Rumpfschollengebirge werden. Dies gilt z. B. vom Thüringer Wald (Fig. 31). Dieser ist ein Kammgebirge, ein tektonischer Horst von nordwest-südöstlicher Richtung. Sein innerer Bau ist der eines Faltengebirges. Seine Falten streichen senkrecht zu seinen Grenzen, nämlich von Südwest nach Nordost. Seine Grenzen sind durch Brüche bedingt. Insofern kann man ihn als Schollengebirge bezeichnen. Will man aber hervorheben,

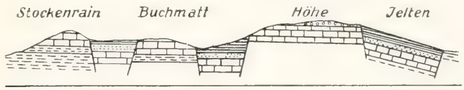


Fig. 30. Profil durch ein Schollengebirge. Schweizer Tafeljura. Nach Cloos.

daß er ein Stück eines bis auf einen Rumpf abgetragenen Faltengebirges ist, so wird man ihn als Rumpf(schollen)gebirge bezeichnen. Als die den Horst erzeugende Bruchbildung begann, lagen auf den gefalteten Schichten des Paläozoikums und auf dem Rotliegenden, das im Thüringer Wald so weite Strecken einnimmt, noch die flach gelagerten Trias- und Juraschichten, die erst bei fortdauernder Hebung und fortdauernder Abtragung entfernt wurden. Der Thüringer Wald war also damals eine Tafelscholle (ob die Hebung die Form einer Aufwölbung mit nachfolgendem Abbruch der umgebenden Regionen hatte, möge hier unerörtert bleiben). Laufen die Randbrüche eines Rumpfschollengebirges quer zum Streichen der alten Falten, so spricht man von einer Querscholle (vgl. die Karte Figur 33, auf der zahllose Querschollen erscheinen), bei parallelem Streichen von einer Längsscholle. Schwarz-

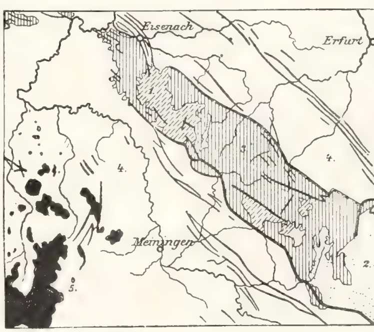


Fig. 31. Karte eines Horstgebirges (Thüringer Wald).

wald und Vogesen sind Halbhorste. Sie sind dadurch entstanden, daß eine große Aufwölbung mit zwei Südwest-Nordost streichenden Großsätteln durch den Grabenbruch des Rheintals einbrach, so daß zwei Steilränder entstanden, die ihre Front der oberrheinischen Tiefebene zukehren, so daß zwei ausgesprochene Gebirgsabfälle vorhanden sind. Von der Höhe der Gebirge ist die mesozoische Schichtfolge abgetragen, während sich dieselbe an ihren Außenseiten mit sanfter Neigung abdacht. Für die Natur eines Horstgebirges ist es nicht absolut nötig, daß es auf allen Seiten von Brüchen begrenzt wird. Einen Komplex von Schollen bildet das hessische Bergland mit dem Meißner, dem Habichtswald usw.

Zu den Tafelschollengebirgen sind auch von Verwerfungen durchsetzte Eruptivdecken zu rechnen, wie z. B. das isländische Hochland, dessen Erhebungen zum Teil Horste sind.

Eine Bruchstufe ist eine durch eine Verwerfung erzeugte Landstufe. Gegen die Verwerfungsfront gesehen erscheint sie als ein mauerartiges Gebirge. Man könnte den Westabfall des Schwarzwaldes als eine Bruchstufe bezeichnen, wenn sich das Gebirge nicht auch gegen Osten absenkte. Figur 32 ist eine Karte, auf der die ostafrikanische Bruchstufe, eine einseitige Fortsetzung des ostafrikanischen Grabens, dargestellt ist. Eng verwandt ist mit der Bruchstufe die Flexurstufe. Beide zusammen kann man als „tektonische Stufen" bezeichnen, im Gegensatz zur Erosionsstufe. Flexurstufen finden sich auf den Plateaus des westlichen Nordamerika. So senkt sich z. B. das Kaibabplateau mit einer solchen zur Marble Cañon-Platte.

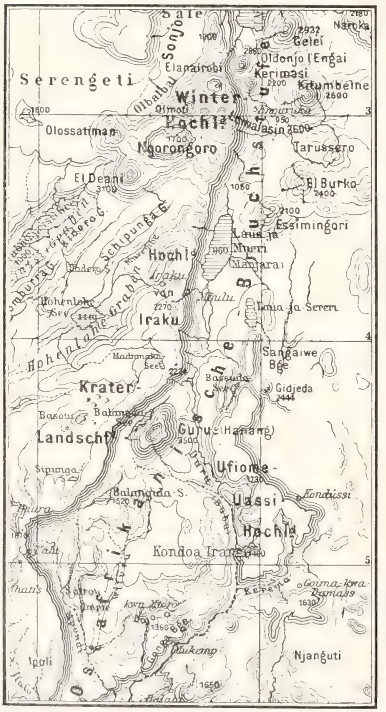


Fig. 32. Karte der ostafrikanischen Bruchstufe (des südlichen Teils des ostafrikanischen Grabens). Nach H. Meyer.

Die Gliederung der Schollengebirge erfolgt nach Tiefenlinien, die entweder ein Werk der Erosion oder tektonischer Vorgänge sind.

β) Schollengebirgssysteme. Schollengebirge verknüpfen sich im allgemeinen nicht in der Weise wie Faltengebirge, die, geographisch verschieden und durch sekundäre Vorgänge voneinander getrennt, oft, wie z. B. die einzelnen Abschnitte der Alpiden, nur äußerlich getrennte Teile eines Ganzen sind, zu Gebirgssystemen. Doch kann man auch Schollengebirge, die eine übereinstimmende erdgeschichtliche Entwickelung durchgemacht haben und benachbart sind, in Systeme zusammenfassen. Die Gebirgsrümpfe Deutschlands z. B., die emporgetragene Stücke des variszischen Bogens darstellen, können mit Recht das System der variszischen Rümpfe genannt werden. Die Gebirge z. B., die den Graben der oberrheinischen Tiefebene flankieren, bezeichnet man als das oberrheinische Gebirgssystem. Die jungen nordwestdeutschen Faltenzüge werden wohl das „nordwestliche System" genannt. Hier ist die gemeinsame Richtung das Motiv für die Zusammenfassung.

γ) Die Umformung der Schollengebirge. Die Umformung der Schollengebirge findet durch Abtragung statt. Dieselbe erniedrigt die Hochschollen, unter Umständen bis zum Niveau der Tiefschollen, oder trägt auch noch von diesen etwas ab. Ob die Abtragung erst einsetzt, wenn die Verwerfungen vollendet sind, oder aber schon während der Entstehung der Verwerfungen im annähernd gleichen Tempo mit dieser, hängt von der Geschwindigkeit der beiden Vorgänge ab, die man nur schwer ermitteln kann. Bruchstufen können verebnet werden, indem der Steilabfall rückwärts wittert und zuletzt die Stufe ganz abgetragen wird. Verwerfungen, oft von bedeutendem Ausmaß, die durch keine anderen Zeichen an der Erdoberfläche erkannt werden, als das unmittelbare Aneinanderstoßen stratigraphisch

verschiedener Elemente (sogenannte geebnete Verwerfungen), sind allgemein verbreitet (vgl. Fig. 33). Vielfach handelt es sich hier um abgetragene Schollengebirge. Durch die Abtragung wird das tektonische Lageverhältnis der Schollen manchmal umgekehrt, so daß Horste morphologisch Hohlformen, Gräben Kämme bilden. Darauf beziehen sich Bezeichnungen, wie Horstkamm und Grabenkamm.

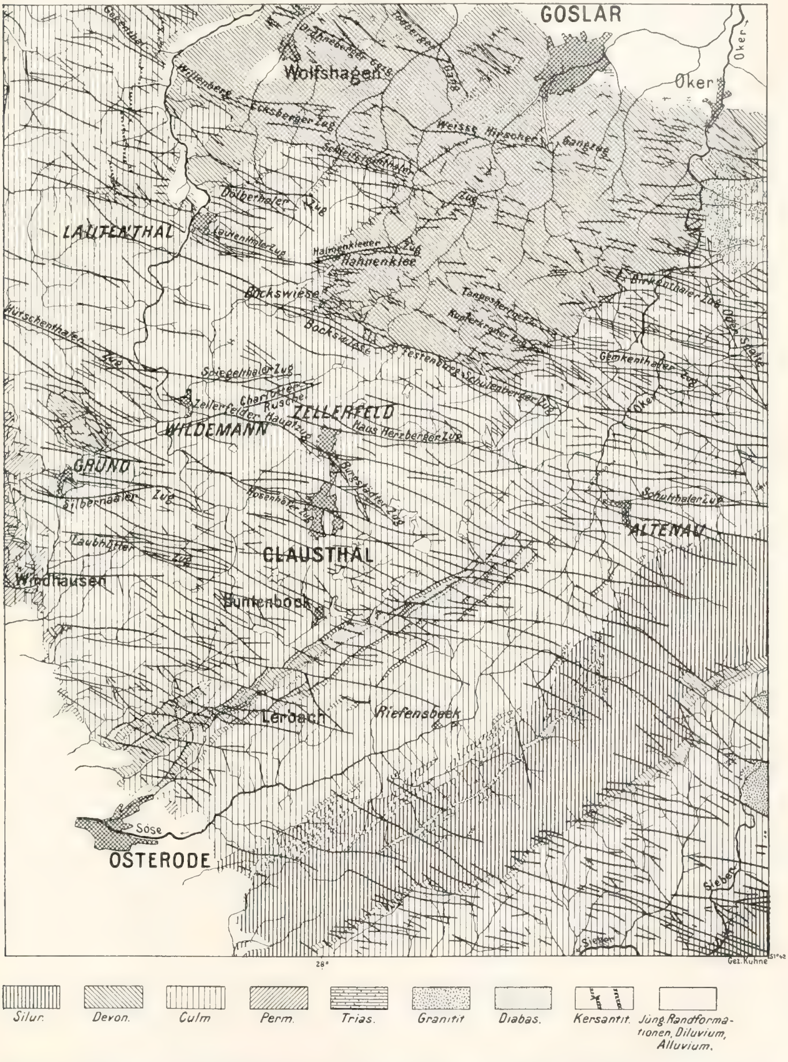


Fig. 33. Geologische Uebersichtskarte des Oberharzes, der, selbst ein Rumpfschollengebirge (Stück des variszischen Rumpfgebirges), von zahllosen Brüchen durchsetzt wird (auf denen vielfach Erzgänge [„Züge"] auftreten). Die Brüche streichen senkrecht zu den alten Falten.

δ) Alte und junge Schollengebirge. Wie es ältere und jüngere Faltenbildungen gibt, so auch erdgeschichtlich ältere und jüngere Brüche und damit auch Schollengebirge. Verwerfungen mit erhaltener Bruchstufe sind im allgemeinen jünger als geebnete Verwerfungen. Vielfach sind Brüche von Tausenden von Metern Sprunghöhe im Gelände völlig unsichtbar, während sie doch wahrscheinlich ursprünglich sehr bedeutende Niveaudifferenzen bedingten. Solche ältere, nachher von jüngeren Sedimenten überdeckte Brüche kennt man z. B. aus dem Basler Tafeljura, aus dem Eggegebirge. Alte Tafelschollengebirge sind aber im Vergleich zu alten Faltengebirgen, die Rumpfschollengebirge eingerechnet, selten und nur von geringer Bedeutung.

2c) Erosionsgebirge. Es gibt weder Falten- noch Schollengebirge, die von der Erosion gänzlich verschont geblieben sind, und es fragt sich sogar, ob solche jemals im Laufe ihrer Entwickelung existiert haben. Alle tektonischen und dazu noch die vulkanischen (abgesehen von den ganz frischen vulkanischen) Gebirge sind insofern erodierte Gebirge. Wenn man von den tektonischen und vulkanischen Gebirgen eine besondere Gruppe der Erosionsgebirge abtrennt, so kann man in diese nur solche Gebirge einreihen, die ihren Abfall ausschließlich der Erosion verdanken. Durch Ausräumung entstanden sind sie das gerade Gegenteil der durch Aufschüttung entstandenen Vulkangebirge.

Die äußeren Formen der Erosionsgebirge sind: die Landstufe, das Plateau-, das Kamm- und das Rückengebirge.

Die ausschließlich durch die Erosion geschaffene Landstufe heißt im Gegensatz zu der durch tektonische Vorgänge geschaffenen Bruch- und Flexurstufe Denudationsstufe (Fig. 34). Beispiel dafür ist die Schwäbische Alb, ferner der Ostabfall des skandinavischen Hochgebirges, dessen innere Struktur zwar Deckenbau aufweist, das aber seine Erscheinung als Gebirge auf seiner Ostseite nur der Erosion verdankt. Als Glint bezeichnet man die aus paläozoischen Gesteinen bestehende Denudationsstufe an der Ostgrenze des baltischen Schildes auf der Linie Weißes Meer—Onegasee—Ladogasee—Finnischer Meerbusen. Vor einer Denudationsstufe liegen oft Einzelberge, nämlich von der Erosion noch nicht abgetragene, aber durch einen Einschnitt von der Landstufe getrennte Stücke dieser letzteren (Fig. 34). Man nennt diese Berge Zeugenberge. Der Name kommt nicht davon, daß diese Berge die ehemals größere Ausdehnung der Landstufe bezeugen, sondern von einer unrichtigen Uebersetzung des französischen „témoin“ = Meßpfeiler. Ein Zeugenberg vor der Schwäbischen Alb ist der Hohenstaufen.

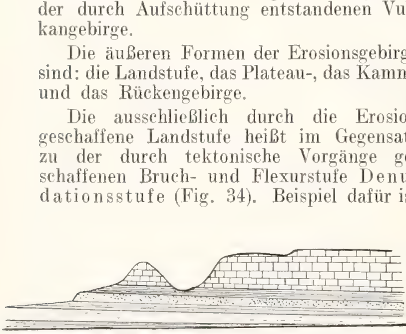


Fig. 34. Erosionsstufe und Zeugenberg.

Eine Denudationsstufe in schräg gestellten Schichten erzeugt ein Kammgebirge (Monoklinalrücken; vgl. Fig. 35). Ein Schichtstufengebirge (= Erosionsstufe) von besonderem Charakter ist die Schwelle, die aus der Vereinigung zweier einander zugekehrten Steilabfälle entsteht. Beispiel: die Schwelle von Artois, die aus den Fortsetzungen der den Weald im südöstlichen England begrenzenden Denudationsstufen North Downs und South Downs durch Zusammentritt hervorgeht. Schichtstufengebirge, die ihre Stufen in einer flachen Synklinale voneinander abkehren, verschmelzen rückwärts zu einer sanft eingesenkten Tafel, solche in einer flachen Antiklinale zu einer Tafel mit sanft aufgewölbter Mitte.

Erosionsgebirge von Plateaugebirgscharakter entstehen durch Hebung einer Tafel (oder eines Gebirgsrumpfes), wodurch ihre Wasserläufe gezwungen werden, sich einzuschneiden. Es bildet sich auf diese Weise ein zertaltes Hochplateau aus, dessen Reste zwischen den Tälern immer schmäler werden. Diese Entstehung hat z. B. das Bergland des mittleren Saaletales zwischen dem Thüringischen Schiefergebirge und dem Thüringer Becken. Durch sehr reichliche Schluchtenbildung ausgezeichnet sind die sogenannten Bad Lands in der zentralen



Fig. 35. Profil durch zwei Erosionskammgebirge. 1 Dogger, 2 bis 5 Malm, 6 bis 8 untere Kreide. 2 besteht aus widerstandsfähigen Kalken, 6 aus ebensolchen Sandsteinen. Nach Stille.

Schichttafel der Vereinigten Staaten von Nordamerika.

D. Die geographische Verteilung der Gebirge.

Die Zahl der Gebirge (in geologischem und geographischem Sinne) auf der Erde ist so groß, daß der hier zur Verfügung stehende Raum die vollständige Aufzählung aller kaum gestatten würde. Es kann daher hier nur ein Ueberblick über die Anordnung der größeren und wichtigeren Gruppen von Gebirgen gegeben werden, wobei wir uns im wesentlichen an die von E. Sueß geschaffene Einteilung halten.

Die älteste Gebirgsfaltung Eurasiens ist die archäisch-(-proterozoische?) des „alten Scheitels" Eurasiens. Dieser umfaßt das sibirische Gebirgsland vom Baikalsee ostwärts, nämlich ganz Sabaikalien bis zum Großen Chingan, eingerechnet das Hochland am Witim und am Patom, ferner Prismorkii Chrebet, die südlich des Baikals gelegene Gebirgsmasse, den Ost-Sajan, den Großen oder Gobi-Altai und das Gebiet der Gobi südwärts bis in die Gegend von Iche Ude. Oestlich des Amphitheaters von Irkutsk streichen die Falten dieses alten, vorkambrisch abgetragenen Gebirges in Nordnordost- (der „baikalischen"), westlich desselben in Nordnordwest- (der „sajanischen") Richtung. Brüche lösen es in Horste und Gräben auf. Der westliche Teil des Scheitels reicht, in Westsibirien durch flachgeschichtete jüngere Ablagerungen der Beobachtung vielfach entzogen, nach Europa hinein, und bildet die Unterlage der russischen Tafel, unter der er im podolischen Horst einerseits, andererseits im „baltischen Schild" sichtbar wird. Auch hier ist Nordnordweststreichen herrschend und diesem folgt auch der jungpaläozoische Ural, ein Faltengebirge, dem in seiner gewaltigen meridionalen Erstreckung in Eurasien am ersten der Große Chingan verglichen werden kann. Er stellt eine posthume Faltung auf dem alten Scheitel dar. Wie dieser im pomorischen Gebiet Nordnordost- und im Granulitzug des Enarasees bogenförmiges Streichen erkennen läßt, so wendet der Ural sich vom Töll-poß ab nordnordöstlich und findet eine bogenförmige Fortsetzung in der Linie Pae-Choi—Novaja-Semlja, während sich die Kulisse des Timan über Kanin Noß in den nördlichsten Teil von Skandinavien erstreckt.

Ueber den baltischen Schild tritt von Westen her das kaledonische Gebirge. Sein Ueberschiebungsbau (Fig. 29) ist postsilurisch und prädevonisch, seine heutige Erscheinungsform (skandinavisches Hochgebirge, schottisches Hochland) rumpfgebirgisch, sein Ostrand (wie der des Ural) eine Erosionsstufe. Während die Ueberschiebungen in Skandinavien nach Südosten gerichtet sind, ist ihre Richtung im nordwestlichen Schottland (Zone von Eriboll) nordwestlich. Diese Verschiedenheit gibt dem kaledonischen Gebirge eine Sonderstellung unter den (sonst einseitig gebauten) Ueberschiebungsgebirgen.

Eine der bedeutendsten Faltungsepochen der Erdgeschichte ist die karbonische. In Asien gehen diese Faltungen vom Russischen Altai aus, der vom alten Scheitel durch das „Zwischenstück von Minussinsk" getrennt wird. E. Sueß unterscheidet die westlichen und die östlichen „Altaiden". Zu den westlichen gehören die mit westnordwestlicher bis nordwestlicher Richtung vordringenden Ketten wie Tarbagatai, Dsungarischer Alatau, Tien-schan. Während in Europa die tertiäre Faltung räumlich von der karbonischen geschieden erscheint, ist in Asien auch in den älteren Gebirgen jüngere Bewegung noch bemerkbar und die jüngeren Gebirge wie Hindukusch-Kaukasus schließen sich in ihrer Richtung an die älteren Altaiden an. Die asiatische Gebirgsbewegung tritt auf den Linien Großer Altai—Donetzbecken, Hindukusch—Kaukasus und Tauriden—Dinariden nach Europa hinein. In ihrer nach Norden gerichteten Bewegung stehen die karbonischen Faltengebirge Europas im Gegensatz zu den asiatischen, die nach Süden gefaltet sind. Trotzdem rechnet E. Sueß den variszischen und den armorikanischen Gebirgsbogen, die Falten des spanischen Meseta und die korsardinische Masse zu den Altaiden. In diesem Gebirgssystem sind große Einbrüche erfolgt, und innerhalb des Rahmens dieser Senkungsfelder sind als „posthume Altaiden" die bis auf den Atlas nordwärts gefalteten Alpiden entstanden, die Europa gewissermaßen zum zweiten Male und nach ähnlichem Grundplan (vgl. z. B. den variszischen und den Karpathenbogen) aufbauen. Ein Stück der Alpiden liegt in Afrika. Auch karbonische Faltenzüge finden sich in diesem Kontinente in den „afrikanischen Altaiden", südlich des Atlas. In der westlichen Sahara endlich bilden die Sahariden ein Gegenstück zu den Kaledoniden, sind aber etwas älter als diese. Was sich an Gebirgen im Hauptkörper von Afrika sonst findet, ist teils Bruch- (Ränder der Gräben in Ostafrika), teils Erosions-, teils vulkanisches (Kamerun, Ostafrika) Gebirge und nur im äußersten Süden des Erdteils erscheint wieder Faltengebirge, nämlich das Kapgebirge, bestehend aus Cedar-, Zwarte- und Pondolandgebirge, drei Ketten, die gegen das Tafelland der Karru gefaltet sind und zwar wahrscheinlich wie die Altaiden in vorpermischer Zeit.

Die vom Altai herabfließenden Erdwellen werden im Westen durch den Jarkend-

bogen oder West-Kuen-lun gehemmt. Mit diesem beginnen die jungen Faltengebirgsketten, die Tibet erfüllen und mit dem peripherischen Bogen des Himalaya bis an die Grenze des Gondwanalandes herantreten, dem ferner Afrika außer dem Atlas und dem Kapgebirge sowie die uralten Massen Brasiliens und der größere Teil des australischen Kontinentes angehören. Die Verlängerung des Tian-schan nach Osten bildet den Bei-shan, der von Tscholtag und Kuruk-tag eingefaßt ist. An das Ende des letzteren tritt der San-sjan-tsi, die nordöstlichste Kette des Jarkendbogens. Dieser zwingt die Ketten des südöstlich folgenden Nan-schan, sich seiner Richtung anzuschließen, nämlich aus der Nordwest- in die Südwestrichtung umzubiegen. Im Osten staut die alte Masse der Landschaft Ordos diese östlichen Altaiden, die, gleichfalls vom Himalaya aufgestaut, dann aber sich unter gleichzeitiger Erniedrigung verbreiternd, ihre Faltenzüge durch die hinterindische Halbinsel senden, die Sundainseln und Philippinen durchziehen.

Vom Ostrande des alten Scheitels bis an die Küste und bis nach Sachalin, ja bis zu den Bonininseln und den Marianen, folgen Gebirgsbogen aufeinander, innerhalb deren eine Grenze nicht anzugeben ist und deren äußere immer jüngere Gesteine in ihre Faltung einbeziehen. Ein Teil von ihnen konvergiert gegen das Ochotskische Meer („Ochotiden"), andere bilden die ostasiatischen Inselkränze, auf die sich vielfach vulkanische Gebirge aufsetzen.

Auf eine ähnliche Anfügung immer jüngerer Bogen an einen alten Scheitel ist vielleicht der Bauplan des australischen Kontinentes mit seinen karbonisch gefalteten „australischen Alpen" und den vorgelagerten, große Bogen bildenden Inselzügen („Oceaniden") zurückzuführen. Letztere sind hochgradig zerbrochene, die australischen Alpen zum Rumpfgebirge abgetragene Faltengebirge. Von den jüngeren Bogen am besten erhalten sind die südlichen Alpen Neuseelands.

Die Alaskiden, die über die Aleuten den asiatischen mit dem nordamerikanischen Kontinent in Verbindung setzen, tragen die Merkmale der peripherischen Bogen Asiens. E. Sueß rechnet auch die Rocky Mountains noch zum asiatischen Bau, während die Anden mit den kalifornischen Coast Ranges beginnen, um dann den Westen des amerikanischen Gesamtkontinentes zu durchziehen. An ihrem Aufbau nehmen granodioritische Massen einen hervorragenden Anteil. Der Antillenbogen bedeutet ein Vortreten der Kordillere, und nach Ansicht mancher Forscher wäre auch der Uebergang des Gebirges aus Feuerland in Grahamland ein bogenförmiger. Während sich in diesem Teil von Antarktika ein Faltengebirge erhebt, ist das Gebirge des Süd-Viktorialandes ein Erosionsgebirge, zum Teil mit Vulkanen.

Die Appalachen des östlichen Nordamerika gehören derselben Faltungsperiode wie die Altaiden an und sind als transatlantische Fortsetzung des armorikanischen Bogens angesprochen worden. Wie dieser sind sie Rumpfgebirge. Sie und die Rocky Mountains schließen Laurentia, ein Gebiet archäischer und algonkischer Gebirgsfaltung ein, das auch Grönland umfaßt und vielleicht bis ins nordwestlichste Schottland reicht, wo es von den Kaledoniden überschoben wird.

Literatur. ***Davis und Braun,*** *Grundzüge der Physiogeographie, S. 122 bis 167, 1911.* — ***Handbuch der regionalen Geologie, herausgegeben von G. Steinmann und O. Wilckens, seit 1908.*** — ***R. v. Lendenfeld,*** *Die Hochgebirge der Erde, 1899.* — ***A. Penck,*** *Morphologie der Erdoberfläche, Bd. II, S. 147 bis 203, 327 bis 447, 1894.* — ***A. Philippson,*** *Europa, 2. Aufl., 1906.* — ***H. Stille,*** *Zonares Wandern der Gebirgsbildung, 2. Jahresbericht des niedersächs. geol. Ver., S. 34 bis 48, 1909.* — ***E. Suess,*** *Das Antlitz der Erde, 1885/1909.* — ***A. Supan,*** *Grundzüge der physischen Erdkunde, 5. Aufl., 1911.* — ***O. Wilckens,*** *Grundzüge der tektonischen Geologie, 1912.*

O. Wilckens.

Gebirgsbildung.

1. Einteilung. 2. Ursachen der Gebirgsbildung. a. Vulkanische Gebirge. b. Abtragungsgebirge. c. Dislokationsgebirge. 3. Experimentelle Untersuchungen.

1. Einteilung der Gebirge. Die Gebirge kann man als Erhebungen über die Meeresoberfläche oder über das Geoid, die ausgeglichene Erdoberfläche, definieren. Je nach der Gegend wird man schon kleinere oder erst größere Höhen und Höhenzüge als selbständige Gebirge gelten lassen. Im allgemeinen wird man Gebirge die Erhebungen mit einer mittleren Höhe von etwa 300 m ab nennen. Der Geologe wird andererseits, wenn starke Faltungen da sind, auch sehr kleine Hügel und Ketten als Gebirge bezeichnen, die geographisch kaum Beachtung verdienen. Die höchsten Hügel die im Mittel etwa 4000 m = 4 km haben, sind immer noch sehr klein verglichen mit dem Erdradius von 6860 km, dagegen schon recht gut vergleichbar mit der Dicke der festen Kruste von 80 bis 120 km. Ihrer Entstehung nach kann man der Darstellung von E. Kayser folgend die Gebirge einteilen in: a. Vulkanische Gebirge, b. Abtragungsgebirge, c. Dislokationsgebirge.

2. Ursachen der Gebirgsbildung. a. Vulkanische Gebirge. Die Entstehungsursache der vulkanischen Gebirge ist das Emporquellen von vulkanischem Gestein und die Aufhäufung vulkanischen Materials (Tuffe usw.). Die Vulkane oder Vulkanreihen können sehr hoch, z. B. in Mexiko bis zu 5600 m Höhe, sich erheben. Die Ursache des Emporquellens der Gesteine und des Auswerfens kleiner Gesteintrümmer ist noch nicht sicher festgestellt. Man sucht sie in dem Auftrieb durch Gase, die aus den sich abkühlenden oder erstarrenden Gesteinsmassen frei werden, in Differenzen des spezifischen Gewichtes, in Dislokationen benachbarter Gebiete u. a. (vgl. den Artikel „Vulkanmus").

b. Abtragungsgebirge. Die Abtragungsgebirge gliedert E. Kayser in 2 Klassen: 1) die Erosionsgebirge, wie z. B. die Rhön. Dort hat das fließende Wasser durch das Ausgraben von Tälern erhebliche Höhendifferenzen und somit Gebirge geschaffen. 2) Denudationsgebirge. Diese entstehen dadurch, daß bei gleichmäßiger Abtragung eines Gebietes durch Verwitterung und fließendes Wasser nur die widerstandsfähigeren Schichten stehen bleiben, so auf der Schwäbischen Alb.

c. Dislokationsgebirge. Die Dislokationsgebirge werden seit Alters in Bruch- und Schollengebirge einerseits und Faltengebirge andererseits eingeteilt. Die Bildung dieser durch tektonische Ursachen entstandenen Gebirgszüge zu erklären, hat seit Bestehen ihrer Wissenschaft die Geologen beschäftigt. Werner, der Begründer des geologischen Systems am Ende des 18. Jahrhunderts nahm für alle Gebirge dieselbe Entstehung an, wie wir sie oben für die Abtragungsgebirge angegeben haben. Die Erforschung der Gebirgsketten durch H. de Saussure, Dolomieu, L. v. Buch, A. Escher u. a. im Anfang des 19. Jahrhunderts wies dann auf andere Ursachen hin. Die „Plutonisten", die in der inneren Erdwärme und den geschmolzenen Massen der Tiefe die Ursache aller Veränderung an der Erdoberfläche sahen, schrieben auch die Gebirgsketten einer Auftreibung der von unten nach oben dringenden flüssigen Gesteinsmassen zu. Der berühmte französische Forscher E. de Beaumont hat wohl zuerst etwa 1830 den tektonischen Charakter der großen Gebirgsketten erkannt. Er hat auch schon die Zusammenziehung der Erde infolge der Abkühlung des Erdinnern als Ursache angegeben. Er nahm an, daß jeweils plötzlich, mit einem Ruck, die Schale sich auf den zusammengeschrumpften Kern legt, und hierbei Stücke derselben sich übereinander schieben und zu Gebirgen aufgerichtet werden. Diese Zertrümmerung der Erdkruste sollte hauptsächlich auf bestimmten Linien eines Pentagonalnetzes erfolgen, und dadurch wären die Richtungen der Gebirgsketten, Spalten usw. bestimmt. Diese Lehre ist später von L. Green 1873, von A. Daubrée 1860, von Michel Lévy und neuerdings von W. Deecke 1910 angewandt und umgeändert worden; es dürfte ihr ein richtiger Kern zugrunde liegen, der allmählich herausgeschält wird. Diese Annahmen würden die Tatsache erklären, daß Gebirgsbildung wiederholt an derselben Stelle der Erdoberfläche stattfand. — Die Ansicht von E. de Beaumont von einer plötzlichen Aufrichtung der Gebirge ist aber bald verlassen worden. Hoff, Lyell, Prevost (1830 bis 1850) sahen in diesen gewaltigen Erscheinungen nur die Summierung von vielen kleinen Einzelwirkungen.

Die Bruch- und Schollengebirge denkt man sich heute wohl allgemein sowohl durch Hebungen und Senkungen, die langsam und kontinuierlich vor sich gehen, und dann durch rascher entstehende Brüche und Verwerfungen bedingt. Die großen Hochplateaus sind wohl nur durch die langsamen Bewegungen gebildet. Wir wissen (vgl. den Artikel „Niveauverschiebungen"), daß z. B. Skandinavien sich in den letzten Jahrtausenden langsam, im Norden stärker, im Süden schwächer, aus dem Meere wie ein gewölbtes Schild (nach de Geer) hebt. Andererseits sind große Teile von Norddeutschland, von England, von den Vereinigten Staaten in langsamem Sinken relativ zum Meer begriffen. An anderen Teilen der Erde, wie wir aus Beobachtungen an dem berühmten Serapistempel in Pozzuoli bei Neapel wissen, finden selbst in der kurzen Zeit der menschlichen Geschichte Hebungen und Senkungen abwechselnd statt.

Die diskontinuierlichen mehr oder minder vertikal gerichteten Verschiebungen der Erdkruste haben die Horstgebirge, wie z. B. Schwarzwald, Kyffhäuser, bedingt. Dieselben Ursachen haben auch die Küstenmeere, wie das Mittelmeer, Adriatische Meer, und die kleineren Randgebirge in der Umgebung geschaffen. Ausgezeichnet klar und eingehend hat alle diese Probleme 1885 E. Sueß in seinem berühmten Werk „Das Antlitz der Erde", Bd. I vom Standpunkt des Geologen auseinandergesetzt. Man findet in diesem Werk die ganze geologische Literatur, die induktiv zur Lösung der Probleme dienen kann. Die mehr theoretische geologische Literatur gibt E. Reyer in seiner „Theoretischen Geologie". Die Gebirgsbildung wurde am Anfang des 19. Jahrhunderts durch A. von Humboldt, L. v. Buch im Zusammenhang mit dem Aufdringen von Magma, feuerflüssigem Gestein, gebracht. Es ist auch kein Zweifel, daß in den früheren

Perioden der Erdgeschichte z. B. bei der oberdevonischen und karbonischen Gebirgsbildung Gesteinsmassen als Gneise, als Tiefengesteine und Ergußgesteine aufgedrungen sind. Doch dürfte dies eher, wie schon 1819 Breislak und später viele andere zeigten, eine Begleiterscheinung als eine Ursache der Gebirgsbildung gewesen sein. In den tertiären Faltengebirgen fehlen gleichzeitige Eruptivgesteine zwar nicht immer, sind aber keineswegs die Regel. Die großen neuen Absenkungen, wie die des Mittelmeeres und an der Küste des Stillen Ozeanes, werden vielfach und wohl mit Recht in Zusammenhang mit den dort sich erhebenden Vulkanreihen gebracht. Doch läßt sich auch da nicht sicher angeben, ob das Aufdringen der Eruptiva Ursache oder Folge ist.

Wie tief die Erdkruste durch die Gebirgsbildung beeinflußt wird, ist noch ganz unsicher. Nach den bisherigen Beobachtungen scheint die Wirkung von Faltungen und Ueberschiebungen sich vielfach in große Tiefen zu erstrecken. Die Verwerfungen und Brüche scheinen sich dagegen nach der Tiefe wieder auszugleichen. Die zeitlichen Vorgänge der Faltung können vielleicht nach A. Geikie, A. Stille u. a. in 2 Teile zerlegt werden: 1. in lange andauernde Perioden, von kontinuierlichem seitlichen Druck; hierbei entstehen die flachen Falten von größtem Ausmaß; und 2. in kurze Perioden von gesteigertem seitlichen Druck, innerhalb deren die eigentlichen Faltengebirge entstehen. — Man kann ferner wohl annehmen, daß die Brüche und Verwerfungen vielfach nach einer Periode starker Gebirgsbildung auftreten; sie entsprechen einer Zerrung und Dehnung der Kruste. Die eigentlichen Ketten- oder Faltengebirge sind im wesentlichen durch tangentiale Bewegungen und nach der Auffassung von E. Sueß oft durch Zusammenwirken von horizontalen und vertikalen Drucken und Bewegungen gebildet. Die einzelnen Gesteinsschichten sind, wie man schon seit etwa 100 Jahren annimmt, durch Falten (vgl. den Artikel „Schichtenbau") und wie seit etwa 20 Jahren nach dem Vorgang von M. Bertrand (1887) angenommen wird, durch Ueberschiebungen, durch Deckenbildung, zu Gebirgen aufeinander gehäuft worden. Als eigentliche primäre Ursache gilt meist (1795 H. de Saussure) die Zusammenschiebung der Erdkruste, verursacht durch Verminderung des Erdvolumens, Zusammenziehung des inneren Kernes. Im einzelnen gehen über den Vorgang selbst die Ansichten noch sehr auseinander, O. Ampferer hat 1906 auf die Schwierigkeiten aufmerksam gemacht, welche die Annahme einer starken Zusammenziehung der Erdkruste nur an einzelnen Stellen bieten würde. Man wird deshalb gedrängt anzunehmen, daß gleichzeitig rings um die ganze Erde eine Gebirgsbildung stattgefunden hat. Auf die Alpen käme nach einer älteren Schätzung (1878) von A. Heim, die auch durch die neuere Deckentheorie kaum herabgedrückt werden kann, eine Zusammenziehung von 120 km, auf die Appalachian-Berge nach Claypole (1885) 75 km, auf die Coast Range in Kalifornien nach Le Conte etwa 8 km. — Nehmen wir an, daß rings um die Erde im Mittel eine Verkürzung der Oberfläche um 50 km stattgefunden habe, so muß der Erdradius um 8 km kleiner geworden sein. Sowohl bezüglich der Falten- wie der Bruchgebirge besteht die Anschauung, daß ihr Platz nicht im Lauf der Erdgeschichte beliebig gewechselt hat, sondern an bestimmte Stellen gebunden war (vgl. den Artikel „Gebirge der Erde"). Was diese Stellen auszeichnet, ist allerdings noch nicht ganz klar festgestellt. Viele Forscher waren und sind der Ansicht, daß die Ozeane von jeher bestanden haben und daß auch die Gebirge im wesentlichen seit Urbeginn in denselben Teilen der Erde liegen. Andererseits hat auch die Anschauung viel Anklang gefunden, daß die Geosynklinalen, das sind die Gebiete stärkster Senkung mit Muldenfaltung (vgl. den Artikel „Schichtenbau"), wie die Tiefen der Ozeane, später gerade die stärksten Gebirgsbildungen und Erhebungen zeigen. James Hall (1859), E. Sueß (1875), I. D. Dana (1873), Le Conte haben dargelegt, daß gerade in den Faltengebirgen die Sedimente in großer Mächtigkeit und gleichmäßiger Folge abgelagert worden sind.

E. Haug hat 1894 diese Lehre von der Gebirgsbildung in Geosynklinalen weiter ausgebildet; er unterscheidet 1. neritische Sedimente, die geringe Dicke und wechselnde Facies, Zusammensetzung, besitzen, und die Küsten- oder kontinentale Bildungen wären; 2. bathyale Sedimente, das sind Bildungen der Meerestiefe von großer Mächtigkeit und gleichmäßiger Beschaffenheit. — Man wird aber wohl eher annehmen müssen, daß die Gebirgsbildung randlich an den Küsten (in weitem Ausmaß verstanden) der großen, seit jeher bestehenden Ozeane erfolgt, und daß die gewaltigen Sedimentsmächtigkeiten, die, wie mehrere Forscher hervorheben, nicht auf Tiefsee, sondern auf Flachsee deuten, durch ein langsames Absinken der Küste erfolgte, das so lange weiter ging, bis die Gebirgsbildung ihr ein Ende machte. Man muß auch beachten, daß meist gerade im Kern der großen Gebirgszüge die jüngeren Sedimente fehlen, und kaum stets deshalb, weil sie durch Erosion weggeschafft wurden. Ferner zeigen gerade die wichtigsten Gebirgszüge eine seit alters vielfach wiederholte Auf-

richtung. Daher sind wohl bestimmte Linien und Züge der Erdkruste seit Anfang an weniger widerstandsfähig und auf ihnen können sich die Spannungen der Kruste ausgleichen.

Die allgemeinen primären Ursachen der Gebirgsbildung sind nicht sicher bekannt. Am meisten war und ist wohl die Anschauung verbreitet, daß die allmähliche Abkühlung des Erdinnern und seine Erstarrung eine Schrumpfung und Zusammenziehung der inneren Erdkugel bewirkt (Leibniz, Breislak (1819), E. de Beaumont (1829). Die äußere Schale, das Gewölbe der festen Erdkruste, liegt dann nicht mehr auf dem Erdinnern fest auf, oder exakter, die elastische Gegenkraft, mit der das Erdinnere die feste Kruste stützt, wird etwas geringer. Das bedingt ein Zusammenbrechen, und dies wieder eine Zusammenschiebung der Erdkruste, die sich der kleineren Oberfläche des erkalteten Kernes anpassen muß. Diese Anschauung ist in neuerer Zeit namentlich von Dana, Heim und Sueß vertreten worden. Mit den damit zusammenhängenden mathematischen Problemen haben sich neuerdings G. H. Darwin, O. Fisher, M. T. Reade, M. Davison, C. Chree, A. E. H. Love u. a. beschäftigt. Die Frage, ob in einer gewissen geringen Tiefe in der festen Erdkruste eine streßfreie Zone, die weder Ausdehnung noch Zusammendrückung erfährt, existiert, ist viel diskutiert aber nicht entschieden.

Eine von obigen Ansichten scheinbar recht verschiedene Anschauung ist von Hall, Hutton, Dutton, Reyer, M. Bertrand, O. Ampferer, Lukacewitsch u. a. auseinandergesetzt worden. Danach schwimmen die einzelnen Teile der festen Erdkruste auf dem feuerflüssigen Kern und tauchen um so tiefer in ihn ein, je höher die Erhebungen über der Meeresoberfläche, oder über dem Geoid an dieser Stelle sind. Die Kontinentalsockel würden demnach tiefer in das feuerflüssige Gestein reichen, und andererseits würde unter den Ozeanen die Dicke der festen Erdkruste eine geringere sein. Da das geschmolzene Gestein des Erdinnern höchst wahrscheinlich ein höheres spezifisches Gewicht hat als die feste Erdkruste, so erklären sich auch dadurch die Schwereanomalien, die größeren und kleineren Werte der Schwerkraft an verschiedenen Orten (vgl. den Artikel „Schwere"). Man muß aber, da eine derartige einzelne Säule der Erdkruste unter ihrem eigenen Gewichte zertrümmert würde, eine gegenseitige Verzahnung aller dieser Säulen annehmen. Man kommt daher schließlich zu einer Auffassung, die im wesentlichen eine kontinuierliche zusammenhängende Erdkruste ergibt, wie sie den Untersuchungen von G. H. Darwin und den oben genannten Forschern entspricht. Die innere Begrenzung der Erdkruste auf dem Magma kann also nur ein sehr abgeschwächtes Abbild der oberflächlichen Begrenzung sein. Inwieweit die Auffassung zutrifft, daß im wesentlichen die Bewegungen des Untergrundes, des feurigflüssigen Kernes, auf die Erdkruste wirken und Gebirgsbildungen verursachen, läßt sich noch gar nicht beurteilen.

Man kann mit Sicherheit nur so viel sagen, daß eine allmähliche Verdickung der Erdkruste im Laufe der geologischen Perioden stattgefunden hat, und daß im Zusammenhang damit die Gebirgsbildung sich allmählich auf immer schmälere Stellen der Erdkruste beschränkt, daß sie vielleicht aber dafür an diesen Stellen um so kräftiger ist.

Welches die Druckverteilung in der festen Erdkruste ist, hängt von Annahmen ab, die insbesondere von Chamberlin und Salisbury übersichtlich und exakt diskutiert werden.

Man hat aber auch, Descartes, Ludwig (1853), Babbage (1881), Reyer (1888), M. T. Reade (1886), eine Ausdehnung der Erdkruste als gebirgsbildend angenommen. Das Aufsteigen der Geoisothermen, die Erhöhung der Temperatur, bei der Ausfüllung und allmählichen Versenkung der Sedimente in den Geosynklinalen soll sie verursacht haben. Doch scheint mir, daß man hierdurch wohl nur Brüche oder Verwerfungen, die durch Zerrung der oberen Erdkruste entstehen, nicht aber Faltungen usw. erklären könnte. Die schon vorher kurz erörterte Lehre von der Isostasie der im Mittel gleichmäßigen Verteilung der Schwerkraftswirkungen haben insbesondere Dutton und M. Bertrand zur Erklärung der Gebirgsbildung herangezogen.

E. Reyer (1892), dann H. Schardt, A. Penck u. a. haben in dem Abgleiten von Schichten auf geneigten, also ungleichmäßig gehobenen Teilen der Erdkruste einen wesentlichen Faktor der Gebirgsbildung, insbesondere bei den Ueberschiebungen erblickt. Doch ist das Abgleiten wohl mehr eine lokale Erscheinung. Neuerdings (1912) hat dann R. Lachmann in Differenzen des spezifischen Gewichts die Bewegungsursachen für die Faltung von Salzlagerstätten gesucht, und diese Auffassung auch auf die Gebirgsbildung übertragen.

Die Kristallisationskraft des Magmas ist auch als gebirgsbildende Kraft angesprochen worden; aber die ganz wesentliche Frage, ob bei den großen Drucken in der Tiefe das Volumen des festen Gesteines kleiner oder größer ist als das des flüssigen, ist noch unentschieden (vgl. den Artikel „Erdinneres").

Auch kosmische, außerhalb der Erde im Weltenraum gelegene Ursachen wurden zur

Erklärung herangezogen, so die von Mond und Sonne verursachte Ebbe und Flut im feuerflüssigen Erdinnern und ihre Wirkung auf die Kruste, die Verlangsamung der Erdrotation, die direkte oder indirekte Wirkung von Gestirnen, die einmal die Erdbahn gekreuzt hätten usw.

Zusammenfassend kann man wohl sagen, daß die Beobachtungen in der Natur kaum hinreichen, um über die primären Ursachen der Gebirgsbildung sicheren Aufschluß zu geben. Die Kombination von Kontraktions- und Isostasiehypothese scheint mir vorläufig am wahrscheinlichsten.

3. Experimentelle Untersuchungen. Man hat schon seit langem das Experiment zur Hilfe genommen, um auf dem Wege, den die exakten Naturwissenschaften einschlagen, die Zahl der möglichen Hypothesen einzuschränken und einzelne genauer zu fassen.

Im Anschluß an die Theorie der Erde von J. Hutton hat 1812 J. Hall das Experiment zur Widerlegung von Zweifeln an den Ausführungen Huttons zur Hilfe genommen. Er hat einen Faltungsapparat konstruiert, bei dem durch Schrauben ein seitlicher Druck auf Tonschichten und verschieden gefärbte Tuchlager ausgeübt, die Schichten von oben her durch ein Brett am Ausweichen verhindert wurden. A. Daubrée hat 1870 derartige Versuche in größerem Maße wieder aufgenommen; er hat die veränderte Theorie von E. de Beaumont durch Torsion von Gips- und Spiegelglasplatten, auf denen regelmäßige Risse entstanden, zu stützen gesucht. Daubrée hat ferner die Versuche von Hall wiederholt; er hat gezeigt, wie man die Zerreißung und Streckung von Belemniten (Versteinerung) in derselben Weise, wie wir sie z. B. in einigen Sedimenten der Alpen sehen, durch den Versuch nachmachen kann.

A. Favre hat 1878 dann Versuche mit Tonschichten, die auf gedehnten Gummibändern angebracht waren, und so bei Nachlassen der Spannung verkürzt werden konnten, und andere Nachahmungen des Faltenprozesses vorgenommen.

Fr. Pfaff hat 1880 das Verhalten plastischer Massen bei seitlichem Druck durch Schrauben untersucht.

H. Schardt hat 1884 härtere und weichere Schichten in Wechsellagerung verwandt, und die Anordnung von Favre mit dem sich zusammenziehenden Gummiband gewählt.

Einen wesentlichen Fortschritt haben die Versuche von H. M. Cadell (1888), der die Schichten auf einer stark beweglichen Unterlage anbrachte, sonst wie Hall verfuhr, und ferner die Experimente von E. Reyer gebracht.

B. Willis hat 1893, um den Bau der Appalachian-Bergketten zu erklären, viele Versuche mit genau diskutierten Versuchsbedingungen gemacht, wobei er insbesondere zum erstenmal genau berücksichtigt, daß die Schichten eine so geringe Festigkeit besitzen, daß sie in horizontaler Lage ihre eigene Last nicht tragen können. Er nimmt, um diese Bedingung gut verwirklichen zu können, einen starken, aber gleichmäßigen Belastungsdruck an.

Es sei noch kurz auf die Apparate zur Demonstration von tektonischen Erscheinungen von G. Linck, von W. Deecke, von J. Blaas hingewiesen. Nach dem etwas veränderten Prinzip von Favre hat neuerdings 1913 C. Rimbach auf einem Gummiball, der mit Sandschichten überzogen war, die Kontraktion der Erdkruste nachgemacht. Er hat auch durch Veränderung des Feuchtigkeitsgehaltes Sandschichten verschiedener Festigkeit hergestellt, und diese zwischen Glasplatten gestaucht, dem Verhalten schwacher Stellen der Erdkruste zwischen festen, seit alters unveränderten Schollen entsprechend.

W. Paulcke hat 1912 mit Versuchen in großem Maßstab, bei denen der Belastungsdruck von oben lokal verändert werden konnte, ganz wesentliche Fortschritte erzielt. Er hat auch durch eine sorgfältige Vergleichung seiner im großen Maßstab erhaltenen Modelle mit den Gebirgen in der Natur, Alpen, Schweizer Jura u. a. wesentlich zur Klärung der tektonischen Fragen beigetragen und in einem Buch seine und seiner Vorgänger Versuche eingehend erörtert. Neuerdings 1913 haben J. Koenigsberger und O. Morath die theoretischen Grundlagen der experimentellen Tektonik mathematisch abgeleitet. Sie haben gezeigt, wie, je nach der Größe des Modelles, alle einzelnen Eigenschaften der Schichten, die man zur Nachbildung der Natur verwendet, beschaffen sein müssen. Sie haben ferner bewiesen, daß alle Eigenschaften genau durch den Maßstab des Modells bestimmt sind, und im voraus berechnet werden können und haben einige Versuche im kleinen durchgeführt. — Die Versuche mit Modellen der experimentellen Tektonik können und müssen, wie gezeigt wurde, gerade so genau angestellt werden, wie die schon lange technisch verwerteten Experimente mit Modellen im Schiffsbau und bei der Luftschiffahrt. Bekannt sind die Eigenschaften der Gesteine: unsicher oder unbekannt die Art der wirkenden Kräfte und die Zeitdauer. Erhalten wir im Modell Bilder, die der Natur entsprechen, so können wir dann umgekehrt schließen, daß die Kräfte in der Natur die analoge Größe und Richtung besaßen, wie wir sie beim Experiment angewandt haben.

Literatur. *Von der sehr umfangreichen Literatur seien nur einige Abhandlungen, sowie einige Handbücher erwähnt, in denen man Hinweise auf die Originalliteratur findet, und zwar nur von 1875 ab, da auf die früheren doch nur der Spezialforscher zurückgreifen würde. — 1875.* ***E. Suess,*** *Entstehung der Alpen. Wien. — 1878.* ***G. Tietze,*** *Jahrb. K. K. Geol. Reichsanstalt.* **28**, *S. 581 (Talbildung). — 1878.* ***A. Heim,*** *Mechanismus der Gebirgsbildung. Basel. 2 Bde. — 1880.* ***A. Daubrée,*** *Experimental-Geologie (übers. v. H. Gurlt), Braunschweig. — 1882.* ***G. H. Darwin,*** *Phil. Trans. Roy. Soc.* **173**. *— 1885.* ***E. Suess,*** *Antlitz der Erde. Wien. — 1885.* ***Claypole,*** *Amer. Nat.* **19**, *p. 257 (Verkürzung durch Faltung der Appalachian). — 1886.* ***M. T. Reade,*** *Origin of Mountain Ranges. London. — 1887.* ***M. Neumayr,*** *Erdgeschichte. Leipzig, Bd.* **I**, *Abschn. II. — 1888.* ***E. Reyer,*** *Theoretische Geologie (Literatur bis 1887 recht vollständig zitiert). Stuttgart. — 1889.* ***O. Fisher,*** *Physics of Earth's Crust (eingehende Zusammenfassung seiner mathematischen Untersuchungen). London. — 1890.* ***Woodward,*** *Proc. Amer. Assoc. Adv. Sc. p. 49. Mathematische Theorien der Erde. — 1894.* ***E. Haug,*** *Arch. Scienc. phys. nat. Genf,* **32**, *p. 154, (Geosynklinale). — 1891.* ***Ch. Chree,*** *Phil. Mag. (5),* **32**, *(mathematische Elastizitätstheorie der Erde). — 1892.* ***E. Reyer,*** *Ursache der Deformationen usw., Leipzig. — 1898.* ***Ch. van Hise,*** *Journ. Geolog.* **6**, *p. 29 (Verkürzung der Erde). — 1899.* ***G. H. Darwin,*** *Phil. Trans. R. Soc. London,* **1**, *p. 1 (Gewicht der Kontinente, mathematisch). — 1900.* ***E. Haug,*** *Bull. soc. geol. franc.* **28**, *p. 617 (Geosynklinalen). — 1903.* ***J. H. Jeans,*** *Phil. Trans. R. Soc. London,* **199**, *p. 1 (Spannungen in der Erde, mathematisch). — 1903.* ***A. Geikie,*** *Textbook of Geology. London, Bd.* **2**, *T. 7. Bd.* **1**, *T. 4. — 1906.* ***E. de Lapparent,*** *Traité de Géologie. Paris, Bd.* **3**, *2. Sect. — 1906.* ***O. Ampferer,*** *Jahrb. K. K. Geol. Reichsanstalt. Bd.* **56**, *S. 539 (Bewegungsbild von Faltengebirgen). — 1906.* ***Th. C. Chamberlin und R. D. Salisbury,*** *Geology, New York. Bd.* **1**, *Cap. 8. (Eingehende exakte Behandlung der geotektonischen Fragen mit Berücksichtigung der englischen Literatur.) — 1906.* ***P. Termier,*** *Synthèse geologique des Alpes (die neuen Anschauungen der Alpentektonik, Deckenlehre) Liège. — 1908.* ***W. Deecke,*** *N. J. f. Min. Bd.* **3**, *S. 119, Bd.* **2**, *S. 55 (präexistierende Linienzüge). — 1909.* ***E. H. L. Schwarz,*** *Journ. of Geology.* **17**, *p. 124 (Meteore). — 1910.* ***H. Stille,*** *Compte rendu du Congrès geologique. Stockholm, p. 819 (Senkungsräume usw.). — 1909.* ***E. Kayser,*** *Lehrbuch der allgemeinen Geologie. Bd.* **1**, *S. 711ff. Berlin. — 1912.* ***K. Feurstein,*** *Elastischer Zustand im Erdinnern (mathematisch). Freiburg. — 1912.* ***A. E. Love,*** *Problems of Geodynamics (Zusammenfassung seiner und anderer Untersuchungen, streng mathematisch). London. — 1912.* ***W. Deecke,*** *N. J. f. Min. Blbd.* **23**, *p. 831 (Kritik der alpinen Geosynklinale.) — 1912.* ***S. Arrhenius und R. Lachmann,*** *Geol. Rdschau.* **3**, *p. 139 (Tektonik der Salzlager).*

Experimentelle Tektonik. Literatur bis 1912 vollständig eingehend referiert bei ***W. Paulcke,*** *Experiment in der Geologie. Berlin 1912. — 1913.* ***C. Rimbach,*** *N. J. f. Min. Blbd.* **35**, *S. 689 (Versuche). — 1913.* ***J. Koenigsberger und O. Morath,*** *Zt. Dt. Geol. Ges. (Mathematische Ableitung der Eigenschaften der Modelle).*

J. Königsberger.

Gedächtnis.

1. Entwickelung der Gedächtnisforschung. 2. Grundbegriffe und Grundgesetze. 3. Stärke der Dispositionen: a) Begriff. b) Messung. c) Bedingungen. d) Abnahme. 4. Betätigung der Dispositionen (Reproduktion): a) Wiedererkennen und Erinnern. b) Reproduktion durch Aehnlichkeit und Kontrast. c) Sogenannte mittelbare Reproduktion und freisteigende Inhalte. d) Bedingungen der Dispositionsanregung. 5. Gedächtnistypen. 6. Erweiterter Gedächtnisbegriff.

1. Entwickelung der Gedächtnisforschung. Das Gedächtnis, die Fähigkeit frühere Erlebnisse sich vorstellend wieder zu vergegenwärtigen, war schon sehr früh Gegenstand der Beobachtung. Bereits Plato hat die wichtigsten Assoziationsgesetze aufgestellt und die erste, wenn auch kurze, psychologische Monographie behandelt das Gedächtnis, des Aristoteles Schrift περὶ μνήμης.

Auch in der Folgezeit bildete das Gedächtnis, dessen Wesen natürlich verschieden bestimmt wurde je nach der Anschauung vom Wesen der Seele und nach den philosophischen Grundansichten, einen beliebten Gegenstand psychologischer Erörterungen, welche in der allmählich zu einem wohldurchdachten System sich ausbauenden Mnemonik dem praktischen Leben besonders der Redner wertvolle Dienste leistete. Hand in Hand damit wuchs die Summe des Wissens. In die Gesetze der Assoziation und Reproduktion der Vorstellungen drang man besonders seit Hume tiefer ein und stritt, ob die von einem Eindruck zurückbleibende Spur in der Seele hafte (Dualismus und Spiritualismus) oder aber in dem materiellen Substrat, dem Gehirn (Hooke, Hartley, Bonnet, Holbach u. a.). Auch die Pathologie und Hirnanatomie begannen ihre Beiträge zu leisten. Der im 18. Jahrhundert lebende Freiburger Anatom Baader war der erste, der aus klinischen Beobachtungen erkannte, daß das Sprechvermögen an bestimmten Gehirnstellen lokalisiert ist. Gall nimmt konsequent weiterdenkend für jedes Seelenvermögen, wie sie von der damals herrschenden Psychologie aufgestellt wurden, eine bestimmte Stelle im Gehirn an, eine Vermutung, welche, allerdings mutatis mutandis, durch die Ergebnisse der Gehirnforschungen des letzten Jahrhunderts sichergestellt worden ist. Die Psychologie, be-

sonders die englische Assoziationspsychologie, erforschte und klärte mit großem Erfolge die Gesetze der Vorstellungsreproduktion, wobei freilich nicht selten statt der psychologischen Gesichtspunkte (Gleichzeitigkeit und Aufeinanderfolge, Aehnlichkeit und Kontrast) logische (räumliche und zeitliche Zusammengehörigkeit, kausaler Zusammenhang, Unter- und Ueberordnung, Teil und Ganzes u. dgl.) sich einmengten. Daneben blühte die Mnemotechnik, besonders seitdem man durch Aretin, Reventlow u. a. gelernt hatte, die schwer zu merkenden Zahlen durch Buchstaben zu ersetzen und diese zu leichter einprägbaren Wörtern zusammenzufügen. Immerhin schien die Gedächtnispsychologie schließlich an einem toten Punkt angelangt zu sein, über den sie auch die Hirnphysiologie durch ihre Vermutungen über das physiologische Wesen der Gedächtnisspuren, der Assoziation und der Reproduktion nicht hinweggebracht hat. Da bemächtigte sich die experimentelle Methode, deren Anwendung auf die psychischen Erscheinungen Weber und Fechner erstmals versucht und Wundt zu einem ausgedehnten System der physiologischen Psychologie ausgebaut hatte, dieses Gebietes. Nach einigen tastenden Vorläufern erschien 1885 Ebbinghaus' berühmtes Buch „Das Gedächtnis", in dem er bisher völlig unbekannte Methoden in Anwendung brachte, auf die wir des näheren später eingehen werden.

1885 ist das Geburtsjahr der experimentellen Gedächtnisforschung. Auf Ebbinghaus' Weg schritten weiter Müller in Göttingen und seine Schüler Schumann, Pilzecker, Jost, Ephrussi, Steffens u. a. Münsterberg, damals in Freiburg, bediente sich mit Erfolg der neuen Methode und ebenso später Meumann und seine Schüler. Natürlich lieferte auch der Kreis um Wundt und um seinen Schüler Külpe, der die Würzburger Schule begründete, eine Reihe der wertvollsten Arbeiten.

Von seiten der Psychiatrie waren es vor allem Kräpelin und seine Schüler, die rein experimentell die Gedächtniserscheinungen erforschten. Die Aufschlüsse, welche aus der Psychopathologie zu gewinnen waren, haben zum erstenmal durch Ribot eine klassische Zusammenfassung gefunden, dessen elegant geschriebenes Buch „Les maladies de la mémoire" (1881) eine ähnliche Berühmtheit erlangt hat, wie das Ebbinghaus'sche, wenngleich es nicht so folgenreich für die Methodik geworden ist. Seit Ebbinghaus ist das Gedächtnis das Lieblingsgebiet der experimentellen Psychologie. Sie hat eine große Fülle neuer Ergebnisse zutage gefördert, ohne indes die Grundanschauungen, welche die vorexperimentelle wissenschaftliche Psychologie gewonnen hatte, wesentlich zu ändern.

2. Grundbegriffe und Grundgesetze. Ehe wir uns über ihre Methoden und ihre Ergebnisse verbreiten, müssen wir die Grundbegriffe und Grundgesetze skizzieren, welche die allgemeine psychologische Unterlage für unsere Darlegung bieten sollen. Alle sinnlichen Eindrücke und Wahrnehmungen, genauer gesprochen nicht sowohl die Empfindungs- und Wahrnehmungsinhalte, die uns im Bewußtsein gegeben sind, sondern die ihnen zugrunde liegenden in der Seele, physiologisch gedacht: im Großhirn sich abspielenden Vorgänge, die wir als Wirkungen von uns unabhängiger realer Gegenstände ansehen und von der Gegenwart dieser Gegenstände wie von der ungestörten Funktion unserer Sinnesorgane abhängig betrachten, hinterlassen in uns Nachwirkungen. Diese sind allerdings nicht Bilder, sondern lediglich Veränderungen unserer Psyche — bezw. des ihrer Tätigkeit zugrunde liegenden körperlichen Substrats, des Großhirns (molekulare Umlagerungen — Maudsley, Ribot, u. a.; Massenzunahme der Ganglien durch Gebrauchskräftigung — Hensen, Verworn; Erzeugung eines Spannungszustandes — Rignano, Semi-Meyer, Monakow). Unter gewissen Umständen können diese wieder in Tätigkeit versetzt oder angeregt werden, so daß neue, aber jenen ersten Eindrücken und Wahrnehmungen ähnliche Bewußtseinsinhalte entstehen (Vorstellungen, genauer: Vorstellungsinhalte). Jene zurückgebliebene Nachwirkung erscheint somit als eine durch das erste Erleben erworbene Fähigkeit, jenen Empfindungs- und Wahrnehmungsinhalt ohne Wiederkehr des ihn erstmals bedingenden realen Gegenstandes sozusagen wieder zu erleben, freilich in etwas anderer Weise. Und diese nur unter gewissen Umständen in die Erscheinung tretende Fähigkeit nennen wir eine Disposition (Residualkomponente — Erdmann, Engramm — Semon, Gedächtnisspur — andere). Physiologisch betrachtet müssen wir als das Nächstliegende annehmen, daß diese Disposition an der Stelle des Gehirns zurückbleibt, die gelegentlich jenes Wahrnehmungsvorganges in Erregung versetzt war. Indes glaubt eine Reihe von Forschern durch Annahme gesonderter Rindengebiete für die Erinnerungsbilder (Erinnerungsfelder) den Tatsachen besser gerecht werden zu können (Meynert, Munk, Wilbrand, Ziehen). Diese Dispositionen sind das relativ Bleibende. Die Vorstellungen bezw. Vorstellungsinhalte dagegen sind vorübergehende Vorgänge im Bewußtsein, wie die Empfindungs- und Wahrnehmungsinhalte, wobei sich, physiologisch gesprochen, der Vorgang des Vorstellens entweder an der gleichen Stelle des Gehirns

abspielt wie der Vorgang des Wahrnehmens oder nach der anderen Theorie in den Erinnerungsfeldern. In diesen Inhalten sehen wir Bewußtseinsreflexe oder Bewußtseinssymptome von Vorgängen in der Psyche bezw. im Gehirn.

Gegenüber den Empfindungs- und Wahrnehmungsinhalten ist der Vorstellungsinhalt in der Regel weniger lebhaft (vivid), was zumeist auf geringere Intensität zurückgeführt wird, und flüchtiger. Es fehlt ihm das eindringliche und energische Entgegentreten des Wahrnehmungsinhaltes. Die Vorstellungskomplexe sind ärmer an unterscheidbaren Merkmalen und haben Lücken, die oft unbewußt durch Erinnerungen ähnlicher Art ausgefüllt werden. Immerhin wird auch in der Vorstellung wenigstens das gegenseitige Verhältnis der Farben, der Töne und der Helligkeitsstufen festgehalten. Ferner lassen sich die Vorstellungsinhalte willkürlich auflösen und ändern, vergrößern und verkleinern, was der starr gegenüberstehende Wahrnehmungsinhalt nie erlaubt.

Ob man von allem, was man wahrnimmt, auch Vorstellungen haben kann, ist nicht sicher. Am leichtesten vorstellbar sind optische Eindrücke, nicht viel weniger sicher akustische. Nicht immer und nicht jedem glückt es dagegen Tast- und Bewegungsempfindungen sich im Geiste zu vergegenwärtigen. Gerüche, Geschmäcke, Wärme-, Kälte- und Organempfindungen vorzustellen, gelingt selten. Absolut unmöglich ist es jedoch nicht. In Träumen, Halluzinationen, in den Phantasien des Halbschlafes vor dem Einschlafen und vor dem Erwachen und wohl auch in der hypnotischen Suggestion treten, wie es scheint, auch solche Vorstellungsinhalte auf. Das Wiedererkennen der Gerüche, der Geschmäcke zeigt zum mindesten, daß sie Dispositionen hinterlassen. Wie Empfindungen und Wahrnehmungen sich wieder vorstellen lassen, so lassen sich endlich auch alle anderen Bewußtseinsvorgänge erinnernd vergegenwärtigen. Man erinnert sich, eine Vorstellung schon einmal gehabt zu haben, kann sich wieder vergegenwärtigen frühere Urteile und Gedankengänge, frühere Willensentschlüsse und Handlungen, frühere Gefühls- und Affekterlebnisse.

Bei letzteren freilich ist noch unentschieden, ob lediglich das ihr erstmaliges Erleben begleitende Bewußtsein des Erlebens reproduziert wird, oder aber ein Bild von den Gefühlen selbst oder endlich, ob solche nicht vielmehr im Anschluß an die Reproduktion der erstmals sie bedingenden Erlebnisse jetzt, wenn auch abgeschwächt, aufs neue entstehen. Sicher ist, daß wir uns eines Gefühls, eines Affektes oft genug nur wiedererinnern in Form des Bewußtseins, sie einmal erlebt zu haben; sicher ist aber auch, daß wir in uns oft ein wirkliches, dem erstmaligen ähnliches Gefühl wiedererleben angesichts des entsprechenden Vorstellungs- oder Erinnerungsbildes. Wenn man, was das Wahrscheinlichste ist, das Gefühl für ein Symptom ansieht, in welchem uns zum Bewußtsein kommt, wie ein psychischer Vorgang, der durch den Inhalt die Qualität des einwirkenden Gegenstandes anzeigt (Gegenstandsbewußtsein), uns anmutet, uns stimmt (Zustandsbewußtsein), dann freilich kann ein Gefühl sich nur im Anschluß an die Wiederkehr dieses psychischen Vorganges einstellen, nicht aber kann es selbständig als Vorstellungsinhalt wiederkehren.

Die Erinnerungen an die früheren Erlebnisse kehren aber nicht isoliert zurück, sondern stets im Anschluß an andere Bewußtseinsinhalte, an Empfindungen und Wahrnehmungen oder an andere Erinnerungsbilder. Und häufig genug haben stets die gleichen die gleichen Begleiter. Eine seltene Pflanze in meinem Herbarium erinnert mich an die Stelle, wo ich sie gefunden habe; und umgekehrt erinnert mich diese Stelle, mag ich sie im Bilde sehen oder sie wieder besuchen oder im Gespräch auf sie geführt werden, wieder an die hier gefundene seltene Pflanze. Dadurch, daß die seltene Pflanze und die Fundstelle gleichzeitig wahrgenommen wurden, hat sich, so scheint es, zwischen ihnen eine Verbindung hergestellt, so daß ein Bild das andere nach sich zu ziehen vermag. Wir müssen also als Bedingung dieser gegenseitigen Reproduktion einen mehr oder weniger dauernden Zusammenhang annehmen, der vorhanden ist, auch wenn wir nicht gerade an diese Dinge denken. Er kann somit nur bestehen zwischen den dauernden spezifischen Bedingungen für das Entstehen dieser d. h. zwischen ihren Dispositionen, nicht aber zwischen den Bewußtseinsinhalten, den Erinnerungsbildern, den Vorstellungen oder wie man sich sonst, diese Erlebnisse wie Substanzen behandelnd, ausdrücken mag. All das sind nur psychische Vorgänge, die kommen und gehen und genau genommen nie sich wiederholen. Die Bedingung aber, auf Grund deren neben anderen Bedingungen nach diesem bestimmten psychischen Vorgang mit einer gewissen Regelmäßigkeit ein bestimmter anderer folgt, ist relativ bleibend. Sie ist uns freilich unbewußt, latent, solange bis ihre psychischen Vorgänge und zugehörigen Inhalte sich einstellen. Diese supponierte, dauernde Veränderung der Psyche bezw. des Gehirns heißen wir Assoziation.

Uebrigens wird Assoziation von vielen Forschern (Bain, Flechsig, Höffding, Jodl, Wundt, Ziehen u. a.) in anderem Sinne gebraucht, nämlich als Reproduktion eines Bewußtseinsinhaltes (Vorstellung) durch einen gegebenen anderen Bewußtseinsinhalt, schärfer gefaßt: als Anregung einer Vorstellungsdisposition durch eine andere schon vorher in Erregung stehende auf Grund bestimmter Beziehungen. Dieser Sprachgebrauch hat nur die Bewußtseinsinhalte im Auge und die Tatsache der Gesetz-

mäßigkeit ihres Erscheinens, also psychische Vorgänge. Die von uns und Ebbinghaus, Groos, Külpe, Semon, Müller u. a. vertretene Terminologie dagegen versteht unter Assoziation eine der Bedingungen, welche unter bestimmten Umständen eine derartige Anregung von Vorstellungsdispositionen zur Folge hat.

Wie sich aus allem ergibt, ist somit die Assoziation ebenfalls eine Disposition zu einer psychischen Leistung wie die schon besprochene Art von Dispositionen. Wir werden gut tun, diese letztere Art, welche eine Disposition ist zum Vorstellen oder zur Entstehung eines bestimmten Vorstellungsinhaltes, als Vorstellungsdisposition zu unterscheiden von der Assoziation als Disposition zur Weiterleitung einer psychischen Erregung von einer Vorstellungsdisposition bezw. disponierten Stelle im Gehirn zu einer anderen. Noch vorsichtiger läßt sich die Assoziation definieren als Disposition einer Vorstellungsdisposition bezw. disponierten Gehirnstelle zum Miterregtwerden durch eine andere schon in Erregung stehende.

Während es für den Psychologen wenig verschlägt, ob er sich die Wirksamkeit der Assoziation denkt unter dem Bilde der Weiterleitung oder dem der Miterregung der einen Vorstellungsdisposition, die auf die in der anderen ausgelöste Erregung sozusagen abgestimmt ist, macht es für den Gehirnphysiologen einen gewaltigen Unterschied. Die Mehrzahl dieser nimmt an, daß die Anregung einer Dispositionsstelle geschieht durch Zufluß der Erregung (dissimilatorische Erregungsimpulse — Verworn) von einer Stelle her auf Wegen, die durch früheren Erregungsaustausch zwischen den beiden gleichzeitig in Erregung stehenden Gehirnstellen gebahnt worden sind (wie die durch sie verbundenen Dispositionsstellen bezw. Komplexe solcher) etwa durch eine irgendwie zu denkende molekulare Umlagerung der zwischenliegenden Hirnteile, durch Herabsetzung des interneuronalen Widerstandes oder der Schwelle (Goldscheider u. a.) oder aber durch Substanzzunahme der als Weiterleitungsstationen dienenden Ganglienzellen, welche hierdurch einer stärkeren dissimilatorischen Entladung fähig und damit in den Stand gesetzt werden, die interneuronalen Widerstände leichter zu überwinden (Verworn). Als diejenigen Teile, welche eine derartige Umbildung erfahren, betrachtet man vielfach gewisse Fasern, sogenannte Assoziationsfasern, die in und durch die zwischen den sensorischen und motorischen Zentren liegenden Rindenbezirke („Assoziationszentren“, Flechsig) sich hinziehen und erst im Laufe mehrerer Monate nach der Geburt sich mit Markscheiden umgeben und funktionsreif werden (Flechsig). Diese Leitungstheorie führt aber zu Schwierigkeiten, die physiologischerseits besonders v. Kries festgestellt hat; so kam er zu einer, unserer zweiten vorsichtigsten Fassung des psychologischen Assoziationsbegriffes entsprechenden „Konformationstheorie“.

Die Bedingung für die Entstehung einer Assoziation ist — das hat das oben angeführte Beispiel schon erraten lassen — die Gleichzeitigkeit nicht zwar der Bewußtseinsinhalte trotz des Scheins, sondern der ihnen zugrunde liegenden realpsychischen bezw. physiologischen Vorgänge. Die Inhalte sind nur die Symptome, welche diese Vorgänge erst von einer gewissen Höhe an regelmäßig begleiten, so daß ein realpsychischer Vorgang schon vorhanden sein kann, ehe ein Bewußtseinsinhalt ihn ankündigt, und noch vorhanden sein kann, nachdem der Inhalt bereits verschwunden ist.

Die Tatsache, daß auch aufeinanderfolgende Bewußtseinsinhalte bei ihrer sogenannten Wiederkehr — wir bedienen uns hier und öfter der üblichen ungenauen, aber kürzeren Ausdrucksweise — sich späterhin auch assoziiert erweisen, d. h. daß das erste Glied einer eingeprägten Reihe die Tendenz zeigt das zweite, dieses das dritte usw. zu reproduzieren, kann man nicht etwa durch Annahme einer Assoziation durch zeitliche Folge (Sukzessivassoziation) gegenüber der Assoziation durch Gleichzeitigkeit (Simultanassoziation) erklären. Es ist unverständlich, wie ein Vorgang, der schon abgeschlossen ist, mit einem späteren zusammenwirken kann, so daß eine Verbindung oder gegenseitige Abstimmung zwischen den von beiden zurückbleibenden Dispositionen entsteht. Aber die Tatsache, daß realpsychische Vorgänge noch kürzer oder länger fortdauern, nachdem die zugehörigen Bewußtseinsinhalte bereits verschwunden sind (Perseveration), und die andere Tatsache, daß die realpsychischen Vorgänge nicht schon sofort beim Entstehen von Bewußtseinsinhalten begleitet sind, machten es möglich, daß die Inhalte sich sukzedieren, während die realpsychischen Vorgänge in einem Teile ihres zeitlichen Verlaufes, der eine im Ausklingen, der andere im Anfangsstadium, gleichzeitig sind. Dadurch kann sich zwischen beiden eine Assoziation bilden. Somit haben wir nicht, wie die nur die Bewußtseinserscheinungen (Inhalte) betrachtende phänomenologische Psychologie annimmt, zwei Formen der Assoziation, Assoziation durch Gleichzeitigkeit (Simultanassoziation) und Assoziation durch unmittelbare Folge (Sukzessivassoziation), beide oft äußerlich zusammengefaßt unter dem Namen Kontiguitätsassoziation oder Assoziation durch Berührung, sondern nur eine einzige. Und das Gesetz der Assoziationsbildung heißt: Spielen sich in der Seele bezw. in der Großhirnrinde (in der Regel von Bewußtsein begleitete) Vorgänge ganz oder teilweise gleichzeitig ab, so bilden sich Assoziationen zwischen den von ihnen zurückbleibenden Vorstellungsdispositionen.

Wenn der Assoziation auf Grund der Gleichzeitigkeit eine Aehnlichkeits- und Kontrast-

assoziation gegenüber gestellt wird, so ist mit dem Wort Assoziation nicht die Disposition zur Weiterleitung der psychischen Erregung gemeint, sondern der Vorgang dieser Weiterleitung, die Reproduktion, auf Grund der Gleichzeitigkeit bezw. der Aehnlichkeit und des Kontrastes, ein von dem unserigen abweichender Sprachgebrauch, auf den wir schon hingewiesen haben. Wir wählen für diesen Vorgang die Bezeichnung Anregung der Disposition oder, einer verbreiteten, wenn auch nicht ganz korrekten Terminologie folgend, Reproduktion.

Es braucht kaum noch betont zu werden, daß alle jeweils gleichzeitigen realpsychischen Vorgänge Assoziationen hinterlassen, so daß von einer Disposition sozusagen nach allen Seiten hin Assoziationen ausgehen, wie von den Knoten eines Netzes, wenn auch nur eine beschränkte Zahl stark genug ist, um im Bewußtseinsleben sich bemerkbar zu machen (Gesetz der Allseitigkeit der Assoziationsbildung). Daraus ergibt sich dann von selbst, daß die Wiederkehr eines Bestandteiles eines derartigen assoziativen Dispositionenkomplexes die Tendenz hat, sämtliche übrigen Bestandteile zu reproduzieren (Gesetz der Totalität — Höffding, Gesetz der Redintegration — Hamilton, Gesetz der Vervollständigung — Lipps).

Aus dem früher Gesagten versteht man es ferner, daß von einem Reihenglied nicht nur zum nächstfolgenden sich eine Assoziation bildet, sondern auch zum übernächsten und zu noch späteren Gliedern, was sich für die phänomenologische Betrachtungsweise darstellt als ein Springen einer Assoziation über ein oder mehrere Zwischenglieder hinweg (Gesetz der sogenannten mittelbaren oder überspringenden Assoziation). In Wahrheit wird hier nichts übersprungen, sondern der dem ersten Reihengliede entsprechende realpsychische Vorgang perseveriert noch, wenn der nächste, der übernächste usw. einsetzt. Je mehr dabei der erste realpsychische Vorgang von seiner Höhe gesunken ist, um so schwächer wird die Assoziation. Das lehren die Experimente von Ebbinghaus (G. 135, 136, Ps. 660ff.), die von späteren Forschern unter noch strengeren Bedingungen bestätigt worden sind.

Eine Reihe von 16 sinnlosen Silben, die erstmals in 1266 Sekunden bis zum freien Hersagen gelernt worden waren, lernte er nach 24 Stunden in 844 Sekunden wieder, ersparte also dank der zwischen den unmittelbar sich folgenden Silben schon bestehenden Assoziationen 422 Sekunden. Er bildete eine neue Reihe mit Ueberspringen je eines Gliedes und ersparte beim Neulernen 137 Sekunden. Selbst wenn eine Reihe mit Ueberspringen von immer 7 Gliedern gebildet wurde, ergab sich beim Neulernen noch eine Ersparnis von 42 Sekunden, was sich nur erklärt durch die Mitwirkung von, wenngleich schwachen, so doch immerhin wirksamen Assoziationen vom 1. zum 8., vom 2. zum 9. Glied usw.

So kann man sagen: Bei Reihen bilden sich Assoziationen nicht bloß von einem Gliede zum nächsten (folgenden oder vorausgehenden), sondern auch zwischen weiterzurückliegenden (folgenden oder vorausgehenden), sozusagen an den nächsten vorbei, wobei ihre Stärke abnimmt mit der Zunahme der Zahl der (scheinbaren) Zwischenglieder (Gesetz der Reihenassoziation). Dabei können einzelne Reihenglieder infolge ihrer größeren Wichtigkeit und Bedeutung bei jeder Wiederkehr der Reihe sich mehr herausheben und dadurch die Assoziationen zwischen ihnen immer fester und inniger werden, während die minder wichtigen Glieder zurücktreten und schließlich überhaupt nicht mehr reproduziert werden. Indem sie ausfallen, wird die Reihe verkürzt. So lernen wir zuerst das fremdsprachliche Wort zum Wort der eigenen Sprache und durch dieses erst wird es assoziiert mit dem Vorstellungsbilde des Gegenstandes; schließlich aber vermag dieses unmittelbar und sofort das fremde Wort zu reproduzieren. Dieser für die Erleichterung unseres Bewußtseins von überflüssigen Inhalten d. h. für die Ökonomie unserer psychischen Tätigkeit so außerordentlich nützliche Vorgang ist bekannt als das Gesetz der Verdichtung des Denkens (Lazarus) oder der Ausschaltung (Külpe).

Habe ich zwei Gegenstände gleichzeitig oder nacheinander wahrgenommen, so erinnert mich der Anblick des einen Gegenstandes an den anderen, wie umgekehrt der Anblick des anderen an den einen (Gesetz der Doppelleitigkeit der Assoziation). Dabei zeigt sich aber ein Unterschied. Habe ich sie ganz gleichzeitig wahrgenommen, dann gelingt die Reproduktion von a nach b ebenso sicher wie von b nach a. Habe ich sie jedoch nacheinander wahrgenommen, so ist die Reproduktion des zweiten Gliedes durch das erste sicherer und schneller als umgekehrt. Besonders bei größeren Reihen erweisen sich die Assoziationen von Glied zu Glied leistungsfähiger in der Richtung, in welcher die Eindrücke dargeboten worden sind (rechtläufig). Wir können also sagen: Erreichen zwei realpsychische Vorgänge bei sonstiger Gleichheit der Umstände zu gleicher Zeit ihren Höhepunkt, dann ist die zwischen den Dispositionen beider zurückbleibende Assoziation gleich leistungsfähig nach beiden Richtungen. Erreicht der eine seinen Höhepunkt erst nach dem anderen, so ist die zurückbleibende Assoziation leistungsfähiger von der Disposition desjenigen Vorganges, der zuerst den Höhepunkt erreicht hat, nach der Disposition desjenigen, welcher

ihn später erreicht hat (rechtläufig, progressiv), als in der umgekehrten Richtung (rückläufig, regressiv): Gesetz der Einseitigkeit der Assoziation.

3. Stärke der Dispositionen. 3a) Begriff. Wir haben die Tatsache schon berührt, daß die Dispositionen, die Vorstellungsdispositionen so gut wie die Assoziationen, von ungleicher Leistungsfähigkeit oder Stärke sind. Wenn wir lediglich die Bewußtseinsinhalte im Auge haben, meinen wir damit, daß der entsprechende Vorstellungsinhalt sich rascher oder langsamer, sicherer oder unsicherer einstellt, lebhafter oder matter, klarer oder verschwommener ist und daß bei Komplexen von solchen auch noch weniger bezw. mehr Teilinhalte fehlen. Denken wir aber an die Dispositionen, die natürlich als solche direkt nicht faßbar sind, so dürfen wir nicht nur in dieser Verschiedenheit der Vorstellungsinhalte als ihrer aktuellen Leistungen Beweise ihrer Leistungsfähigkeit sehen, sondern auch in der Ersparnis an Zeit oder Wiederholungen beim Neulernen, in der Sicherheit, mit der die entsprechenden Eindrücke, wenn sie aufs neue dargeboten werden, wieder erkannt werden, in der Dauerhaftigkeit u. dgl.

Die Stärke einer Disposition ist also die in ihrem Wesen uns völlig unbekannte, lediglich quantitative Bestimmtheit (Eigenschaft) der Disposition, die wir an einer Disposition anzunehmen uns logisch genötigt sehen, um das Quantum ihrer Leistungen begreifen zu können. Sie hängt ab einerseits von dem Gesamtzustande der Psyche beim Entstehen dei Disposition, andererseits von noch näher zu besprechenden Eigentümlichkeiten des sie schaffenden realpsychischen Vorganges. Das Quantum, das ein einzelner realpsychischer Vorgang zu dieser Stärke beiträgt, bestimmt seinen Einprägungs-, Stärkungs-, Disponierungs- oder Ersparniswert. Da diese Stärke bekanntlich nichts Feststehendes ist, sondern mit der Zeit, wenn die Disposition sich selbst überlassen bleibt d. h. nicht mehr durch sogenannte Wiederkehr des sie stiftenden Eindrucks oder durch Betätigung im Erinnern neu gestärkt wird, abnimmt bis zum völligen Unmerklichwerden, so ist von der Stärke, welche eine Disposition hat unmittelbar, nachdem sie geschaffen worden ist (Initial- oder Anfangsstärke), die Stärke, welche sie in einem späteren Zeitpunkte hat (Präsenzstärke), zu unterscheiden. Wird ihre Stärke durch nachfolgende Neustärkung noch über die Anfangshöhe hinaus gehoben, so nennen wir diese Stärkestufe ihre Maximalstärke.

3b) Messung. Man hat nun, um die Stärke einer Disposition in einem gegebenen Zeitpunkte, ihre Präsenzstärke, festzustellen im Anschluß an die erwähnten Beobachtungen mehrere exakte Messungsmethoden ersonnen. Ebbinghaus' Buch „Das Gedächtnis" war hierfür grundlegend. — Da die erste Forderung aller experimentellen Beobachtung möglichste Gleichheit und leichte Abänderbarkeit der Bedingungen ist, so war es vor allem nötig, ein geeignetes Lernmaterial zu suchen. Und Ebbinghaus fand ein solches in gleich langen und gleich gebauten sinnlosen Silben, wie z. B. mum, fös, lag, tim. Durch ihre Sinnlosigkeit werden Nebengedanken und andere inhaltliche Ungleichheiten so gut wie ausgeschlossen. Nur muß der Anklang an bekannte Wörter vermieden werden, damit nicht dadurch eine Silbe herausgehoben wird. Das häufige Vorkommen dieser Silben als Bestandteile unserer Wörter lassen ein annähernd, wenn auch nicht vollständig gleiches Maß von Eingeübtheit erwarten. Müller erfand eine sinnvolle, seitdem allgemein angenommene Methode der Bildung solcher Silben und Silbenreihen (Normalreihen). Aehnlich gleichwertig sind die Zahlen bis 10. Auch die bis 100 werden gelegentlich verwendet. Da bei einem solchen maximal geübten Lernmaterial die Silben und noch mehr diese Zahlen durch wiederholtes Lernen als einzelne nicht mehr wesentlich fester eingeprägt werden können, ihre Dispositionen also nicht mehr erheblich verstärkt werden, so kommt fast aller Fortschritt in der Einprägung auf Rechnung der Assoziationen. Die Verbindungen zwischen diesen maximal geübten Elementen sind immer wieder neu und müssen immer wieder geübt werden. Da indes, wie wir sahen, diese auch Dispositionen sind, so steht nichts im Wege, die Gesetze, die man vorwiegend an Assoziationen gefunden hat, auch für die Bildung von Vorstellungsdispositionen gelten zu lassen. Endlich benützte man auch gleich gebaute Wörter trotz ihrer durch Ungleichheit des Inhaltes bedingten Ungleichheit der psychischen Wirkung. Hier natürlich erfahren auch die Dispositionskomplexe für die einzelnen Wörter, welche zudem nicht gleichmäßig tief eingeprägt sind, durch die Versuche eine Stärkung, nicht bloß die zwischen ihnen geschaffenen Assoziationen. Das erschwert die Beurteilung der Ergebnisse.

Die Einprägung des Lernmaterials kann geschehen durch Ablesen von einem Zettel — so machte Ebbinghaus seine meisten Versuche — und durch Anhören der vorgesprochenen Silben usw. Bald aber konstruierte man (Lipmann, Müller, Ranschburg, Schulze, Wirth) Apparate zum Vorzeigen des Lernstoffes, die es ermöglichen, nicht nur jedes Glied oder eine Gruppe solcher völlig isoliert darzubieten, sondern auch die Zeit ihrer Darbietung (Expositionszeit) beliebig

zu ändern und genau zu regeln und diese Zeit wie die Zahl der Darbietungen (Wiederholungen) selbsttätig zu registrieren.

Die nächstliegende Methode ist die Methode der behaltenen Glieder. Von gelernten Silbenreihen ist am besten eingeprägt, hat in einem gegebenen Moment die größte Präsenzstärke diejenige, von der am meisten Silben reproduziert werden können. Das Quantum, das nach einer einzigen Darbietung sich bei späterer Prüfung als noch vorhanden erweist, wird nach dem Vorbild der englischen Bezeichnung (mental span) Gedächtnisspanne (Pohlmann) oder Gedächtnisspannung (Meumann) genannt. Daraus entwickelte sich eine Methode der Gedächtnisspanne als eine Abart der Methode der behaltenen Glieder. — Diese Methoden, welche also eine Variation zulassen in der Zahl der Glieder, der Art und Anzahl der Darbietungen, der Zwischenzeit zwischen Darbietung und Nachprüfung, messen die in einem gegebenen Zeitpunkte vorhandene Dispositionsstärke (Präsenzstärke) einer ganzen Reihe. Stelle ich diese Versuche gleichmäßig mit mehreren Personen an und vergleiche ich sie danach untereinander, so dient sie mir nicht nur zur Bemessung der verschiedenen Wirkung verschiedener Lernbedingungen, sondern auch der unterschiedlichen Lernfähigkeit der Personen d. h. deren Fähigkeit, Dispositionen zu erwerben (Disponibilität). — Die Zahl der bis zum erstmaligen freien Hersagen einer Silbenreihe nötigen Lernzeit oder die Anzahl von nötigen Wiederholungen gibt ebenfalls ein Maß der Lernfähigkeit der Versuchsperson (Erlernungsmethode). Diese Methode prüft nur die Lernfähigkeit auf kurze Frist oder für sofortige Reproduktion (unmittelbares Behalten, Meumann), bei der die Perseveration stark mitzählt, während die vorangehenden Methoden auch das Lernen für längere Dauer, die Nachhaltigkeit der Dispositionen über einen größeren Zeitabstand oder für abständige Reproduktion (mittelbares Behalten, Meumann) zu prüfen vermögen. — Will man die Assoziationen von Silbe zu Silbe prüfen, so bietet man eine Silbe dar und läßt die erstmals damit gleichzeitig oder unmittelbar vorher oder nachher gezeigte oder vorgesprochene reproduzieren, wie man in der Schule Vokabeln, Jahreszahlen u. dgl. abhört. Wird die zugehörige Silbe reproduziert, so ist das ein Treffer. Danach heißt diese von Müller und Pilzecker ausgebildete Methode die Treffermethode. Mißt man dabei zugleich die Zeit von der Darbietung der einen Silbe (Reizsilbe) bis zur Reproduktion der damit assoziierten Silbe (Reaktionssilbe), die rohe Reproduktionszeit oder Trefferzeit, gelegentlich auch Assoziationszeit genannt, dann kann man aus der Trefferzeit die Präsenzstärke der Assoziation erkennen. Denn je kürzer die Trefferzeit, um so stärker ist ceteris paribus die Assoziation (Zeitmethode). Immerhin sind es nur die überwertigen Assoziationen d. h. diejenigen, welche zu einer Reproduktion der assoziierten Silbe führen, deren verschiedene Stärke hier gemessen wird. — Nicht nur diese überwertigen, sondern auch diejenigen, welche noch nicht imstande sind, ihren Inhalt zu gewinnen, aber dabei doch unter der Bewußtseinsschwelle verschiedene Stärke haben können, die unterwertigen, machen sich bemerkbar, wenn die Silbenreihen später bis zu freiem Hersagen wieder gelernt werden. Je besser ein Lernstoff erstmals eingeprägt war, um so rascher wird er wieder neu gelernt d. h. um so mehr wird erspart an Lernzeit oder an Wiederholungen (Ersparnismethode, erstmals angewendet von Ebbinghaus). — Freilich wird mit diesem Kumulativverfahren nur die Dispositionsstärke der ganzen Reihe gemessen. Will man aber die Stärke einer einzelnen Assoziation messen, so beobachtet man, bei welcher Silbe die Versuchsperson im Hersagen stockt und wie oft man ihr bei der gleichen Silbe helfen muß d. h. die Silbe rasch vorsagen muß, damit das Hersagen weitergehen kann. Die Zahl der nötigen Hilfen ist um so größer, je geringer die Stärke der Assoziation ist (Methode der Hilfen). So erkennt der Lehrer, daß ein Gedicht um so schlechter gelernt ist, je öfter der Schüler beim Hersagen stockt und er, der Lehrer, ihm nachhelfen muß. — Daß Gedächtnisspuren noch vorhanden sind, auch wenn sie nicht mehr imstande sind das entsprechende Vorstellungsbild zu erzeugen, können wir übrigens täglich leicht beobachten. Wenn es uns auch längst nicht mehr — oder noch lange nicht — gelingt, von einer uns bekannten Person uns ein Bild zu machen, erkennen wir sie doch sofort wieder, sobald wir ihr begegnen. Man hat also ein weiteres Mittel, sehr schwache Dispositionen festzustellen und zu prüfen, indem man schon früher vorgeführte Gegenstände (Silben, Ziffern usw.), gelegentlich untermischt mit neuen, ein zweites Mal darbietet und die Frage stellt, ob sie bekannt („alt") oder nicht („neu") sind (Wiedererkennungs- oder Vergleichungsmethode). — Dadurch daß man bei Stockungen im Hersagen der Versuchsperson bald die richtige Silbe, um ihr rasch weiterzuhelfen, angibt, bald aber eine falsche (Vexierhilfe) und sie entscheiden läßt, ob ihr die richtige vorgesagt war oder nicht, ergibt sich eine Kombination der Wiedererkennungs- und der Hilfenmethode (Methode der Vexierhilfen). — Endlich kann die Wirksamkeit der Dispositionen

unter erschwerenden Umständen (Krankheit, Altersschwäche, Affekt, Ermüdung) ceteris paribus auch als Beweis ihrer größeren Stärke betrachtet werden. Selbstbegreiflich kann hier von sicherem Messen keine Rede sein, so daß diese Fälle für die exakte Gedächtnisforschung außer Betracht bleiben. Wohl aber können umgekehrt deren exakte Methoden verwendet werden zur Messung der Ermüdung und zur Feststellung der Art und des Grades solcher psychopathologischer Zustände, für welche die Abweichungen der Gedächtnisleistungen von der Norm der Gesunden symptomatische Bedeutung haben (Kräpelin, Sommer, Ranschburg u. a.).

3c) Bedingungen. *α*) Aufmerksamkeit. Es ist eine bekannte Tatsache, daß diejenigen Eindrücke am festesten haften, welchen wir die meiste Aufmerksamkeit zuwenden, welchen es am besten gelingt, uns zu fesseln. Was wir dabei erleben, das Gefühl des intensiven geistigen Gerichtet-seins auf den Gegenstand, des Aufmerkens, ist ein deutlicher eigenartiger Bewußtseinszustand, auf dessen weitere Schilderung wir hier verzichten müssen. Dieses Aufmerken ist entweder von uns gewollt (willkürliche Aufmerksamkeit, Beobachten) oder uns von den Eindrücken abgezwungen (unwillkürliche Aufmerksamkeit). Es ist übrigens nur ein höherer Grad der Zuwendung, die jeder Eindruck für sich fordert. Sehen wir ab vom Bewußtseinserlebnis und fragen wir uns nach dem zugrunde liegenden realpsychischen Geschehen, so dürfen wir dieses uns denken als ein Hinfließen oder Gesammeltwerden der psychischen Kraft — d. h. jener quantitativen Veränderungen unterliegenden, in ihrem Wesen unerkannten Bedingung dafür, daß psychische Vorgänge in uns sich abspielen — auf jenen realpsychischen Vorgang, dessen Bewußtseinskorrelat eben jener Eindruck oder Inhalt ist, auf den wir merken. Der Eindruck drängt sich, sagen wir, uns auf; er zwingt uns, auf ihn zu achten, d. h. also der realpsychische Vorgang hat dank der Intensität des Reizes so viel Eigenenergie, daß er sich zu jener Höhe hinaufarbeitet, von der an ein Inhalt entsteht, und daß er sich auf dieser länger zu behaupten vermag als andere konkurrierende realpsychische Vorgänge. Dabei nimmt er von dem vorhandenen Quantum psychischer Kraft zum Nachteil anderer Vorgänge hinweg dank seiner überlegenen Eigenenergie. Durch die Eigenenergie und durch das Maß der angeeigneten psychischen Kraft ist bedingt die Quantität oder Größe des psychischen Vorgangs, seine Intensität. Freilich bemerken wir, daß es uns in der Ermüdung, Krankheit, unter Alkoholeinfluß usw. meist sehr schwer ist, auf Eindrücke, selbst intensive, zu merken und noch schwerer, ihnen längere Zeit unsere Aufmerksamkeit zuzuwenden, wie in diesem Zustande ja auch andere geistige Funktionen zu leiden pflegen, d. h. die psychische Kraft ist in diesem Zustande geringer. Begrenzt, wie sie ist, kann die psychische Kraft nur einer begrenzten Anzahl von psychischen Vorgängen zugute kommen; das äußert sich in der sogenannten Enge des Bewußtseins. Sie erschöpft sich allmählich in der Betätigung, ersetzt sich aber wieder vor allem durch Schlaf und Ernährung. Besonders rasch aber wird sie aufgebraucht während der meisten Krankheiten, insofern in diesen die Produktion der psychischen Kraft beeinträchtigt ist. Alsdann vermag selbst ein realpsychischer Vorgang von großer Eigenenergie bestenfalls sich nur kurze Zeit psychisch zur Geltung zu bringen. Damit haben wir die wichtigste Bedingung, von der, wie andere psychische Erscheinungen, so auch die Stärke der sich bildenden Dispositionen abhängt.

β) Intensität. Bei gleicher psychischer Kraft oder Gesamtleistungsfähigkeit der Psyche wird also zunächst unter sonst gleichen Umständen die nachhaltigste Wirkung hinterlassen, den größten Einprägungswert haben der intensivste Vorgang, insofern er sich am schärfsten vom Bewußtseinshintergrund abhebt, natürlich nur bis zu jener Grenze, von wo an die Intensität des Vorganges das Auffassen erschwert oder gar unmöglich macht. Darum benutzt die Reklame große Buchstaben und schreiende Farben, pflegt der Redner die wichtigsten Wörter lauter zu sprechen, haften selbsterlebte Ereignisse (Wahrnehmungen) fester als nur nach Schilderung anderer vorgestellte. Das erwiesen experimentell sehr deutlich Calkins und Biervliet. Das Experiment zeigte auch noch, daß bei trochäisch gelernten Silbenreihen zwischen den betonten Silben sich stärkere sogenannte mittelbare Assoziationen bildeten als zwischen den unbetonten (Müller und Schumann 149).

γ) Dauer. Wie die Intensität ist auch die Dauer des Eindruckes wichtig. Flüchtige Eindrücke haften bekanntlich schlechter als solche, die länger anhalten, denen wir unsere Aufmerksamkeit länger zuwenden konnten. Besonders die schwachen Eindrücke bedürfen, um nachhaltigere Dispositionen zu schaffen, einer längeren Dauer. Wenn auch über das Zeitoptimum exakte Messungen noch ausstehen, so ist doch sicher, daß dieses nicht nur von Individuum zu Individuum wechselt, sondern auch verschieden ist je nach dem Sinnesgebiet, dem die Eindrücke angehören, nach Lernstoff und Lernmethode, Interessenrichtung, Allgemeinzustand, Alter usw.

Das Experiment hat sich bisher nur mit sehr geringen Zeitdifferenzen beschäftigt. So ergaben

Reihen von 10 Silben, die mit einer Darbietungszeit von 2 Sekunden vorgeführt wurden, erheblich mehr Treffer als Reihen mit einer Darbietungszeit von nur 1 Sekunde (Pohlmann 101f.). Das bestätigte ebenfalls mit dem Trefferverfahren Th. L. Smith und Ephrussi (183ff.). Ephrussi (63, 209ff., 221) und Jacobs fanden auch, daß die durch rascheres Lesen geschaffenen Assoziationen viel rascher versagen als die durch langsameres Lesen geschaffenen.

δ) Wiederholung. Wird durch die längere Dauer des durch einen Reiz hervorgerufenen realpsychischen Vorganges die Möglichkeit gegeben, daß auch bei geringer Intensität eine nachhaltigere Disposition zurückbleibt, so kann derselbe Erfolg erzielt werden durch Summierung der Einprägungswirkungen d. h. durch Wiederholung des Eindruckes bezw. des psychischen Vorganges. Diese kann bis zu einem gewissen Grade die Wirkung der Intensität, der Dauer und der Aufmerksamkeit ersetzen, kann also trotz niedriger Einprägungswerte der einzelnen Wiederholungen beliebig starke Dispositionen schaffen. Das ist eine der bekanntesten Erfahrungen, die Unterricht, Erziehung, Drill und Reklame tagtäglich verwerten. Da nun freilich bei der Wiederholung streng genommen nicht derselbe Vorgang wiederkehrt, welcher ja jeweils nur ein einmaliges Geschehen ist, so müssen wir exakterweise sagen: Eine Disposition wird ceteris paribus um so stärker, je öfter sich ein mit dem ehemals sie begründenden qualitativ identischer realpsychischer Vorgang in uns abspielt. Indes können wir weiterhin uns der weniger genauen, aber nunmehr nicht mehr mißverständlichen, bequemeren Ausdrucksweise bedienen und von Wiederholung reden. Mit unserer Fassung des Gesetzes ist gesagt, daß es nicht notwendig ist, daß die Wahrnehmung sich wiederholt; schon die Wiederholung in der Form der Vorstellung oder inneren Vergegenwärtigung genügt, gleichfalls eine alte Schulerfahrung. Des weiteren ist damit gesagt, daß auch ein realpsychischer Vorgang, der so schwach ist, daß er nicht von einem Bewußtseinsinhalt begleitet ist, dennoch, wenn er sich wiederholt, trotz seines minimalen Einprägungswertes seine Disposition stärken kann (Dispositionsstärkung durch unbewußte oder unterschwellige Wiederbetätigung).

So fand Ebbinghaus (G. 161ff., Ps. 666ff.), daß, wenn er von früher eingeübten Silbenreihen ($a\ b\ a_1\ b_1\ a_2 b_2$) die Silben der ungeraden Stellen ($a\ a_1\ a_2$) und die der geraden Stellen ($b\ b_1\ b_2$) zu neuen Reihen zusammenstellte und lernte, die zweitgelernten neuen Reihen ($b\ b_1\ b_2$) meist rascher gelernt wurden als die erstgelernten ($a\ a_1\ a_2$) neuen Reihen. Es waren also die Dispositionen derjenigen Silben, die bei der Bildung der erst zu lernenden Neureihe ausgelassen worden waren, auf Grund der anfangs geschaffenen Assoziationen unter der Schwelle mit erregt und dadurch auch die zwischen ihnen bestehenden Assoziationen mitgeübt worden. Und Müllers unter noch strengeren Bedingungen angestellte Versuche bestätigen dies (Müller und Schumann 139, 164ff., Müller und Pilzecker 135ff.).

Daß die Lernzeit oder die Zahl der nötigen Wiederholungen mit dem Umfang des zu Erlernenden zunimmt oder der Einprägungswert einer Wiederholung sinkt mit der Zunahme des Lernstoffes, ist längst bekannt. Ebbinghaus (G. 64ff., Ps. 651, 686) aber fand, daß die Lernzeit und die Wiederholungszahl viel rascher ansteigt als die Länge der Reihe, aber nicht in einem gleichbleibenden Verhältnisse, sondern unregelmäßig.

7 Silben wurden nach 1 Lesung fehlerfrei hergesagt, 12 Silben erforderten 16 Wiederholungen, 16 Silben 30 Wiederholungen, 24 Silben 44 Wiederholungen, 36 Silben 55 Wiederholungen. Noch rascher stiegen die Wiederholungen bei den Versuchen Binets, der weiterhin noch feststellte, daß auch die Kopfrechengenies von dieser Regel keine Ausnahme bildeten. Meumann (Oek. 208f). freilich, sowie Weber und Knors beobachteten ein viel langsameres Ansteigen und erklären dies aus einer zunehmenden Anpassung der Aufmerksamkeit an die Lernarbeit, Ueberwindung der anfänglichen Unlust und ähnliche unterstützende Nebenerscheinungen. Die Hauptursache ist die mit der Zunahme der Reihe wachsende Verteilung der Aufmerksamkeit und die zunehmende Hemmung der für die Dispositionsbildung ebenso wie für die sofortige Reproduktion sehr wichtigen Perseveration.

Der Einprägungswert ist nicht für alle Lesungen (Wiederholungen) gleich. Schon die alltägliche Erfahrung lehrt, daß der erste Eindruck, den wir von einem Menschen empfangen, der nachhaltigste ist, schon weil er uns als eine neue Erscheinung entgegentritt. Dieser Reiz der Neuheit fehlt nun zwar bei den Versuchen mit längst bekannten Silben und Zahlen. Aber auch hier zeigt sich die Ueberlegenheit der ersten Lesung, insofern man nach ihr mehr Elemente wiederzugeben vermag, als durch irgendeine spätere Wiederholung hinzugewonnen werden (Ebbinghaus, Ps. 652, Ephrussi 225, 228, Pohlmann 65ff., Lipmann, Reuther, Witasek u. a.). Der Stärkungswert der späteren nimmt ab, wenn auch anfangs nicht gleichmäßig. So kann als Gesetz des Einprägungswertes der Wiederholungen gelten: Der Einprägungs- (Stärkungs-) Wert einer einzelnen Wiederholung hängt ab von der Stelle dieser Wiederholung in der Reihe der unmittelbar aufeinanderfolgenden Wiederholungen.

Sehr wichtig für den Lernerfolg ist die Verteilung der Wiederholungen. Was die Schulpraxis geahnt, hat das Experiment bewiesen.

Ebbinghaus (G. 121f.) las eine zwölfsilbige Reihe 68-mal nacheinander (kumulierend) durch; 24 Stunden darauf waren zum Wiederlernen noch 7 Lesungen nötig. Eine andere zwölfsilbige Reihe las er am ersten Tage 17,5-mal, am zweiten 12-mal, am dritten 8,5-mal durch (in Summa 38-mal) und brauchte nach weiteren 24 Stunden nur mehr 5 Lesungen zum Neulernen. Also bei wenig über halber Wiederholungszahl ein merklich besserer Lernerfolg infolge der Verteilung. Jost wiederholte diese Untersuchungen mit der Treffer- und Zeitmethode und fand, daß wenigstens bei Silbenreihen und Intervallen von 24 Stunden die ausgedehnteste Verteilung, d. h. so, daß z. B. 2 Wiederholungen auf den Tag kamen, bei Ausdehnung der Versuche über 12 Tage am günstigsten wirkten. Mit viel kleineren Intervallen experimentierte Wreschner (G. 39) und fand, daß bei zwölfsilbigen Reihen sechs Lesungen mit je 1 Minute Intervall viel bessere Lernerfolge zeigten, als zweimal 3 Lesungen mit 2 Pausen von 3 Minuten oder gar 6 kumulierte d. h. pausenlose Lesungen mit Prüfung nach 6 Minuten. Wenn Reuther dagegen bei einer Person bei einem Intervall von 2 Minuten zwischen je 2 Wiederholungen, bei einer anderen bei einem solchen von 4 Minuten die besten Lernerfolge feststellte, so zeigt das, daß auch hier individuelle Eigentümlichkeiten mitspielen. Andere Forscher, wie Müller, Pilzecker, Lottie Steffens, Larguier des Bancels bestätigen diese Beobachtungen.

So kann man als Gesetz der Verteilung der Wiederholungen aufstellen: Eine Mehrheit qualitativ identischer realpsychischer Vorgänge hinterläßt eine stärkere Disposition, wenn diese durch Intervalle getrennt werden, als wenn sie kumuliert werden, und zwar um so stärker, je größer — innerhalb gewisser noch nicht näher bestimmter, von der Individualität nicht unabhängiger Grenzen — die Zahl der Wiederholungsgruppen ist. Zu erklären ist diese Gesetzmäßigkeit aus der schon berührten Tatsache, daß den größten Einprägungs- (Stärkungs-) Wert hat die erste Darbietung (Wiederholung, Lesung), der oft nicht erheblich nachstehen die zweite und die dritte. Die Pausen geben der Perseveration Gelegenheit zur Wirksamkeit und schaffen zugleich Erholung und bewirken so, daß die Wiederholung sich dem Charakter der ersten Wiederholung nähert. Je größer also bei gleicher Gesamtwiederholungszahl die Anzahl der die günstigsten psychischen Bedingungen vorfindenden ersten und zweiten Wiederholungen ist, um so größer ist immer ihr Stärkungswert und am Ende die Stärke der zurückbleibenden Disposition (Offner 73).

Daß dabei der Einprägungswert um so größer ist, mit je mehr Aufmerksamkeit die Wiederholungen geschehen, ist selbstverständlich. Das zeigte experimentell besonders Witasek, der, statt die Reihen bloß lesen zu lassen, sie rezitieren d. h. frei hersagen ließ, wobei er im Falle einer Stockung die nach 10 Sekunden Besinnens sich nicht einstellende Silbe vorsagte.

Und ebenso selbstverständlich ist, daß der Einprägungswert abnimmt mit der Abnahme der Dauer der Darbietung bezw. der Wiederholungen oder mit der Zunahme ihrer Schnelligkeit; das haben wir schon oben berührt.

Experimentell hat das Th. L. Smith gezeigt. Eine Silbenreihe exponierte er 20 Sekunden lang. Die eine Versuchsperson las sie in dieser Zeit einmal und machte bei der Prüfung 4,87 % Fehler. Eine andere las sie in der gleichen Zeit zweimal durch und machte 5,55 % Fehler, eine dritte dreimal und machte 7,47 % Fehler und eine vierte endlich viermal und reproduzierte sie gar mit 7,82 % Fehler.

Während die Schulerfahrung den didaktischen Wert der Verteilung der Wiederholungen immerhin vermutet hat, ist dagegen erst durch das Experiment festgestellt, daß die bisher stets geübte Methode des Lernens in kleinen Partien (Stück- oder Teillernverfahren, fraktionierendes Lernen) bei der Aneignung größerer Stoffe (Prosastücken, Gedichten u. dgl.) unwirtschaftlich ist. Lottie Steffens wies mit Strophen aus Byrons Child Harold nach, daß eine Strophe, immer im ganzen wiederholt, rascher und sicherer eingeprägt wird (globales Lernen, Ganzlernverfahren), als wenn man immer ein paar Zeilen einzeln lernt und dann diese schließlich zusammenlernt. Meumann und Ebert konstatierten weiterhin, daß globales Lernen, wenn dieses Lernen durch ganz kurze eingeschobene Pausen in ein paar Abschnitte geteilt wird (interpungierendes oder vermittelndes Verfahren), unschweres und sicheres Behalten garantiert, daß dagegen beim Teillernverfahren am raschesten, aber am wenigsten nachhaltig eingeprägt wird, während bei globalem Lernen der Stoff zwar am langsamsten gelernt, aber am längsten behalten wird. Die Wahl des Lernverfahrens hängt also ab vom jeweiligen Lernzweck, ob für kurze Frist gelernt werden soll (Rede, Vortrag usw.) oder zum Zwecke dauernden Besitzes. Wie groß übrigens diese Lernganzen sein dürfen, um noch mit besserem Erfolge global oder interpungierend gelernt zu werden, darüber liegen noch wenig Beobachtungen vor. Immerhin hat sich noch bei Ganzen von 4 bis 5 achtzeiligen Strophen der Schiller'schen Aeneis-Uebersetzung das globale Lernen für Erwachsene als vorteilhafter erwiesen. Für Kinder ist das Maximum kleiner; es nimmt jedenfalls zu mit dem Alter. Nicht vorteilhaft ist das globale Lernen bei Stoffen, die verschieden schwer sich einprägende Stellen enthalten. Bei gleich schweren Stoffen ist es am er-

sprießlichsten. Der Vorteil des globalen Lernens beruht vor allem darauf, daß alle Assoziationen in der rechten Richtung gebildet werden. Beim Stücklernen dagegen bildet sich naturgemäß, wenn man das Teilstück wiederholt hersagt, von dessen Ende zu dessen Anfang auch eine Assoziation, die geradezu schädlich ist, während die einzige wertvolle Assoziation vom Ende des einen Teilstücks zum Anfang des folgenden infolge der geringeren Wiederholungszahl schwächer bleibt.

Der Einprägungs- (Stärkungs-) Wert einer Wiederholung hängt aber nicht bloß ab von der Stelle der Wiederholung in der Reihe, sondern auch von dem Alter der neuzustärkenden Disposition. Jost (459ff.) fand wie nach ihm Lipmann, daß von assoziierten Silbenreihen von ungleichem Alter, aber gleicher Präsenzstärke d. h. mit gleich viel Treffern und gleicher Reproduktionszeit im gleichen Zeitpunkte die früher gelernten, also älteren durch eine gleiche Anzahl neu einübender Wiederholungen mehr gestärkt zu werden scheinen, weil sie später mit größerer Ersparnis wieder gelernt werden (Inhalt des I. Jostscher Satzes). Die Erklärung liegt in dem einen Umstande, daß bei der Prüfung der jüngeren Reihe, sofern sie unmittelbar nach der Einprägung stattfindet, wie bei den Jostschen Versuchen. die Perseveration mitwirkt, in Wahrheit also die wirkliche Stärke der Dispositionen trotz der Gleichheit der Leistung doch nicht gleich groß ist, und in dem anderen Umstande, daß die älteren Dispositionen sich bereits im Stadium langsamen Abfallens befinden, während die jüngeren noch in der Phase schneller Abnahme stehen.

ε) Gefühl und Affekt. Ein mindestens ebenso wichtiger Faktor für die Einprägung ist das ein Erlebnis begleitende Gefühl. Fröhliche und schmerzliche Erlebnisse, angenehme und unangenehme Gesichter prägen sich besser ein als gleichgültige. Auch was von lust- oder unlustbetonten Nebenerscheinungen oder Folgen begleitet ist, hinterläßt tiefere Spuren; so Oertlichkeiten, Pflanzen und Tiere mit angenehmen oder widerlichen Gerüchen, Speisen, die uns besonders gut, und noch mehr solche, die uns schlecht bekommen haben usw., Verhaltungsweisen, die uns Erfolg oder Mißerfolg eingebracht haben, und ebenso, was an solche gefühlsbetonte Erlebnisse erinnert, die damit in näherem oder entfernterem Zusammenhang stehen: mit einem Wort alles, was für uns direkt oder indirekt Bedeutung hat. Man pflegt darum zu sagen: Die Gefühlsbetonung bewirke eine Verstärkung der Gedächtnisspur, sei die Ursache der tieferen Einprägung. Doch wird mit dieser rein phänomenologischen Auffassung nicht der wahre Sachverhalt getroffen. Wir werden diesen aber erst klarlegen bei Besprechung der Bedeutung der Gefühle für die Reproduktion (4dζ).

Unentschieden ist, ob die unangenehmen Eindrücke und Erlebnisse nachhaltigere Spuren hinterlassen oder die angenehmen. Die Beobachtungen des Alltags sprechen mehr für die Ueberlegenheit der unangenehmen.

Kowalewski ließ 105 Volksschüler in 3 Gruppen zu Beginn des Unterrichts niederschreiben, was sie am Tage zuvor, einem Feiertage, Angenehmes und Unangenehmes erlebt hatten. 10 Tage darauf wurde ihnen abermals die Frage vorgelegt, was ihnen an jenem Feiertage Angenehmes und Unangenehmes begegnet war. Da gab die erste Gruppe (37 Schüler) beim zweiten Erinnern 1,5% mehr unangenehme Erinnerungen an als das erstemal, die zweite Gruppe (52 Schüler) gar 7% mehr und nur die 16 Schüler der dritten Gruppe stellten um 5% mehr angenehme Erinnerungen fest. Damit stimmt überein, wenn Hacker unter seinen Träumen 18% unlustbetonte gegen 10 lustbetonte, Weed und Hallam 57% unlustbetonte gegen 28% lustbetonte konstatierten. Ebbinghaus indes, Kowalewski selbst, Peters u. a. neigen zur entgegengesetzten Ansicht. Hennig beobachtete an sich, daß er sympathische Jahreszahlen und Daten sich besser einprägte als unsympathische und diese immer noch besser als indifferente.

Es scheint diese Streitfrage sich aus den individuellen Temperamenten der beobachteten Personen zu lösen. Sicher aber ist in jedem Falle, daß gefühlsbetonte Erlebnisse ceteris paribus nachhaltigere Dispositionen zurücklassen als indifferente.

Dasselbe gilt von Eindrücken, welche im Anschlusse an starke Affekte erlebt worden sind, auch ohne mit diesen in innerem Zusammenhang zu stehen. So können sich uns Oertlichkeiten, an denen wir einen aufregenden Vorfall selbst erlebt oder mitangesehen haben, mitunter bis in die kleinsten Einzelheiten für das ganze Leben einprägen. Das kann sich bis ins Pathologische steigern. Freilich ist es auch oft der Fall, daß wir im Affekte außer dem den Affekt erregenden Gegenstand oder Vorkommnis nichts beachten, also auch keine anderen Erinnerungen behalten.

ζ) Interesse. Deutlich gibt sich die individuelle Differenzierung zu erkennen in der großen Verschiedenheit dessen, was unter völliger Gleichheit der Qualität, Intensität und Dauer wie der äußeren Umstände bei verschiedenen Individuen die Aufmerksamkeit auf sich zu lenken und festzuhalten vermag. Der eine interessiert sich für Farben und Formen und wird ein Freund der bildenden Kunst, der andere für Töne und Tonwirkungen und wird ein Liebhaber der Musik.

Solange ich krank bin, interessiere ich mich für die mein Leiden betreffenden Heilverfahren, die mich, bevor ich krank geworden, völlig gleichgültig gelassen haben. Es ist also das Interesse, die von Individuum zu Individuum wechselnde, bald vorübergehende, bald bleibende, bald angeborene, bald erworbene höhere Empfänglichkeit für Eindrücke und Erlebnisse bestimmter Art, eine im Subjekt liegende Bedingung dafür, daß diese Erlebnisse und Eindrücke die Aufmerksamkeit mehr auf sich ziehen als andere unter sonst gleichen Bedingungen, bezw. daß die gleichen Eindrücke verschiedene Subjekte verschieden stark fesseln.

η) Gegensatz. Ein wirksames Mittel, die Aufmerksamkeit zu wecken und damit den Einprägungswert des realpsychischen Vorganges zu erhöhen, ist ferner der Kontrast. Der plötzliche Uebergang vom lauten Sprechen zum leisen macht den Zuhörer stutzig und gespannt. Eine Einschiebung in kleinem Schriftsatz in einen sonst größer gedruckten Text fällt kaum weniger auf als großgedruckte Wörter in einem kleingedruckten Ganzen. Und wie der Wechsel der Schriftform und noch mehr der Farbe, so hebt heraus die Stellung am Anfang oder Ende einer Reihe (Initial- und Finalbetonung). Noch mehr natürlich fällt heraus das Ungewohnte (Reiz der Neuheit), Außerordentliche, Unerwartete, Widersprechende. Es ist ein plötzliches Stillstehen der psychischen Tätigkeit, ein Ansammeln der psychischen Kraft sozusagen durch Stauung. — Aber auch das längst Bekannte, Altgewohnte kann unsere Aufmerksamkeit auf sich ziehen, wenn es nämlich unerwartet innerhalb eines anderen Zusammenhanges, der als solcher im übrigen vielleicht ebenso bekannt und gewohnt ist, uns begegnet, so die Brille im Gesicht unseres sonst nicht bebrillten Freundes usw. Hier sind zwar nicht die Elemente neu, wohl aber ihre Zusammenstellung, ihr Zusammentreffen. Im Bewußtsein macht sich dieses die psychische Nachwirkung erhöhende Zusammenstoßen zweier dispositionell mitbedingter realpsychischer Vorgänge, die bis dahin nie zusammen sich in uns abspielten, also auch keine Assoziationen unter sich entstehen lassen konnten, bemerkbar durch das Gefühl der Ueberraschung, des Befremdens, unter Umständen auch des Komischen.

ϑ) Apperzeptive Vereinheitlichung. Nicht zwar die Erhöhung des Einprägungswertes einer Darbietung oder Wiederholung des Eindruckes bezw. des entsprechenden realpsychischen Vorganges, sondern eine Erweiterung des Umfanges dessen, was in einem immer weiter reichenden Auffassungsakte geistig ergriffen, apperzipiert werden kann und in wechselseitige Assoziation tritt, wird bewirkt durch die übersichtliche Gliederung und Zusammenschließung zu apperzeptiven Ganzen (apperzeptive Vereinheitlichung). So prägen sich rhythmisierte Reihen von Silben und Wörtern besser ein als unrhythmisch gelernte. Dieselbe Person z. B., welche 10 Silben ohne Rhythmus mit 23 Lesungen lernte, lernte rhythmisch 12 Silben mit nur 14 Lesungen, 14 Silben mit 24 Lesungen (Ebert und Meumann 46). Es ist eine Erleichterung der apperzeptiven Tätigkeit. Alles Gegliederte, alles Uebersichtliche, Wohlgeordnete und Gruppierte wird rascher erfaßt als das Ungegliederte oder gar das Verworrene.

ι) Allgemeinbefinden. Letzten Endes seien als Umstände, welche die Dispositionsbildung begünstigen, erwähnt: geistige und körperliche Frische, heitere, angeregte Stimmung u. dgl. So hat die günstige Wirkung der Freude über Lernerfolge, wie der Freude darüber, daß die langweilige Memorierarbeit zu Ende ging, in den experimentellen Versuchen oft sich deutlich bemerkbar gemacht. Auch die schon berührte fördernde Wirkung des Rhythmus wie die des Reimes für die Einprägung, die freilich weit zurücksteht hinter ihrer Wirksamkeit bei der Reproduktion, fließt zum Teil aus der durch sie mitbedingten behaglichen Stimmung. Und ebenso diejenige der gleichmäßigen Bewegungen, z. B. des langsamen Gehens.

$\varkappa$) Hemmung. Allen diesen eben besprochenen Umständen, deren Vorhandensein bewirkt, daß ein psychischer Vorgang nachhaltigere und leistungsfähigere Dispositionen zurückläßt, stehen Umstände gegenüber, deren Vorhandensein die Dispositionsbildung beeinträchtigt oder ohne deren Vorhandensein stärkere Dispositionen zurückbleiben. Das sind Allgemeinzustände, wie seelische Verstimmung, Ermüdung, Hunger, toxische Zustände, Verdauung, dann Krankheiten, besonders Demenz und Paralyse, endlich auch hohes Alter. Besonders aber wirken störend gleichzeitige oder unmittelbar darauffolgende psychische Vorgänge (Entstehungshemmung, generative Hemmung). Das Umlernen von Regeln und Formeln, so z. B. der Rechtschreibung, das Aufgeben alter Ansichten und die Annahme neuer usw. ist schwieriger, als das Erlernen war. Die neuen Assoziationen werden durch schon vorhandene Assoziationen, die von den gleichen Vorstellungsdispositionen ausgehen, beeinträchtigt, während die alten Assoziationen durch die neuen keinen Schaden erleiden. Das zeigt sich besonders deutlich, wenn aus Silben, welche schon in anderen Reihen gelernt worden sind, neue Reihen (Umstellungsreihen) gebildet und gelernt werden (Müller und Schumann 176 f.; Müller und Pilzecker 138ff.) oder wenn

in einer Reihe eine Silbe vorkommt, welche schon in einer anderen Reihe gelernt worden ist oder einer solchen Silbe auch nur ähnlich ist (Ranschburg). Diese Schädigung ist dadurch zu erklären, daß mit Nennung der ersten Silbe die mit ihr von früher her assoziierten Silbendispositionen wenigstens unterschwellig miterregt werden. Dadurch wird aber ein Teil der Erregung, durch deren Austausch zwischen dem erst erregten Glied und dem danach erregten neuen Glied die sie verbindende Assoziation geschaffen wird, nach der von früher her mit dem ersten Glied assoziierten Disposition abgelenkt. Je rascher freilich das nachfolgende neue Glied eintritt und der Erregungsaustausch einsetzen kann, um so weniger wird von der Erregung des ersten Gliedes nach dem assoziierten Gliede abströmen können. Dadurch wird es verständlich, daß nur bei sukzessiv dargebotenen Gliedern (Silbenreihen usw.) eine solche Hemmung der Assoziationsbildung durch schon vorhandene Assoziationen sich zeigt, nicht aber bei völlig simultan dargebotenen Eindrücken (Meyer). Vermag somit schon ein nur unterschwellig verlaufender, gleichzeitiger psychischer Vorgang die Bildung der Assoziationen etwas zu schädigen, so schädigt sie noch mehr ein gleichzeitiger, sich über die Bewußtseinsschwelle hebender, also starker. Wer beim Lesen auf den Inhalt achtet, dem entgeht viel von der Form der Darstellung und umgekehrt. Wer vorliest, behält vom Gelesenen weniger als der nur Stillesende oder Zuhörende. — Und auch unmittelbar nachfolgende psychische Vorgänge sind nachteilig, insofern sie die für die Festigung einer Disposition so wertvolle Perseveration des Vorganges stören (rückwirkende Hemmung), freilich um so weniger, je weniger Aufmerksamkeit dieser neuen Beschäftigung, z. B. Lesen von Silben, gewidmet wird oder eine je größere unbeschäftigte Pause zwischen den Abschluß der Lernarbeit und die neue Beschäftigung eingeschoben wird. Darum prägen sich um so weniger Bilder ein, je mehr wir ihrer in einer Gemäldeausstellung gesehen, um so weniger Neuigkeiten und Anekdoten, je mehr wir nacheinander gehört haben. Das Experiment zeigt auch, daß die nachfolgenden Tätigkeiten, Eindrücke usw. mehr stören, wenn sie dem gleichen Sinnesgebiete angehören wie der Lernstoff, wenn z. B. nach vorgesprochenen Silbenreihen der Versuchsperson eine Zeitung vorgelesen wird oder wenn man nach still gelesenen Silbenreihen die Zeitung lesen muß, als wenn sie ungleichen Sinnesgebieten angehören, wenn also nach dem stillen Lesen der Reihe der Versuchsperson die Zeitung vorgelesen wird. — Beide Arten der Störungen sind demnach im Grunde gleich; sie sind zu betrachten als eine Schwächung der Intensität der psychischen Vorgänge infolge ihrer Konkurrenz um die im Moment zur Verfügung stehende Kraft, die sie sich wechselseitig zu entziehen suchen.

3d) Abnahme. Unsere Dispositionen nehmen in ihrer Leistungsfähigkeit bekanntlich ab. Nicht nur, daß sich eine Erinnerung allmählich langsamer und unsicherer einstellt, an Farbenfrische und Vollständigkeit in den Einzelheiten verliert; sie geht uns schließlich auch ganz verloren, wird vergessen. Das Versagen der Assoziationen, wodurch die Dispositionskomplexe gelockert oder aufgelöst werden, ist zu bezeichnen als Dissoziation. Eine sich selbst überlassene Disposition nimmt ab, je älter sie wird. Und zwar fallen stärkere weniger rasch ab als solche mit geringer Initialstärke. — Dieser Abfall vollzieht sich freilich nicht gleichmäßig, etwa in der Form einer sich senkenden Geraden, sondern anfangs rasch, dann immer langsamer, also in der Form einer zuerst steil, dann immer langsamer sich senkenden Kurve, die schließlich immer weiter sich hinauszieht nach Art der Asymptote.

Das hat erstmals Ebbinghaus festgestellt mit Hilfe der Ersparnismethode. Lernte er eine 13-silbige Reihe nach 20 Minuten wieder, so brauchte er nicht ganz halb soviel Lesungen wie das erstemal, ersparte also über die Hälfte (genau 58%) oder die Dispositionen hatten in der kurzen Zeit von 20 Minuten gegen die Hälfte ihrer Anfangsstärke (42%) verloren. Bei einer anderen 13-silbigen Reihe fand er, daß er bei einer Neulernung nach 1 Stunde 44% Wiederholungen ersparte, die Dispositionen also 56% von ihrer Stärke verloren hatten d. h. in einer dreimal längeren Zwischenzeit nur 14% mehr. Nach einer 9-stündigen Zwischenzeit war die Ersparnis nur auf 36% gesunken, nach einer 24-stündigen auf 34%, nach einer zweimal 24-stündigen auf 28%, nach sechsmal 24 Stunden auf 25% und nach 31-mal 24 Stunden betrug die Ersparnis immer noch 21%. Im großen und ganzen wurden Ebbinghaus' Beobachtungen von anderen bestätigt, nur daß z. B. Meumann (Oek. 245f.) und sein Schüler Radossawljewitsch keinen glatten, sondern einen wellenförmigen Verlauf der Abfallskurve und ein günstigeres Verhältnis zwischen Behalten und Vergessen feststellten.

Ein analoger Verlauf der Abfallskurve, allerdings bei viel stärkerem Sinken in den ersten 5 Minuten, wurde bei Korsakoff-Kranken konstatiert (Ranschburg).

Durch diesen eigenartigen Verlauf der Abfallskurve kann es kommen, daß in einem gegebenen Moment die Prüfung bei einer erheblich älteren Assoziation, die durch eine viel größere Zahl von Wiederholungen geschaffen worden ist, also viel größere Anfangsstärke besessen hat, die gleiche Präsenzstärke nachweist wie bei einer jüngeren, die mit viel geringerer Wiederholungszahl geschaffen worden ist und viel geringere An-

fangsstärke besessen hat. Aber aus dieser Gleichheit der Präsenzstärke in diesem Moment darf nicht eine Gleichheit des weiteren Verlaufes der Abfallkurve erwartet werden, vielmehr zeigt sich von da ab bei der älteren Assoziation der weitere Abfall viel langsamer als bei der jüngeren, da diese noch im Stadium des rascheren Abfalls sich befindet, dagegen die ältere bereits im Stadium des langsamen (Inhalt des II. Jost'schen Satzes).

Wenn die Disposition nicht mehr imstande ist, ihren Vorstellungsinhalt zu gewinnen, mit anderen Worten: wenn wir nicht mehr imstande sind, ein Erinnerungsbild zu reproduzieren, dann reden wir von Vergessen. Aber daß damit die Disposition noch keineswegs leistungsunfähig geworden ist, ersieht man daraus, daß wir Gegenstände, von denen wir uns längst kein Vorstellungsbild mehr machen konnten, doch noch wiederzuerkennen vermögen. Der Punkt, von welchem an auch dies nicht mehr möglich ist, ist der Endpunkt der meßbaren Dauer einer Disposition. Wie lange sie aber noch weiter im psychischen Leben wirksam ist, wenn auch unbemerkt, entzieht sich selbstverständlich der Feststellung. Immerhin wäre es etwas kühn, aus der Form der Kurve des Vergessens und aus der Tatsache, daß viele Erinnerungen durch das ganze Leben eines Menschen sich erhalten, mit Herbart zu schließen, daß die Dispositionen niemals völlig unwirksam werden können. Nur insofern niemals eine absolute restitutio ad integrum eintreten kann, ist ihre, wenngleich wirkungslose, Fortdauer eine logische Forderung.

Dieser Abfall der Dispositionen zieht sich natürlich um so langsamer hin, je höher die Anfangs- bezw. Maximalstärke einer Disposition war bei Gleichheit der übrigen Umstände oder je öfter im Laufe der Zeit die Dispositionen durch Betätigung neu gestärkt worden sind. Daraus erklärt sich auch die klinische Erfahrung (Kußmaul), daß Eigennamen und Konkreta, die im Denken oft durch die Objektvorstellungen ersetzt werden, rascher vergessen werden als Abstrakta, Zeitwörter und Adjektiva oder gar die in ihrer Zahl so beschränkten Partikeln, daß stereotype Redewendungen und Grußformeln sowie die stets mit Affekt gesprochenen Flüche und andere Interjektionen sich trotz dem durch die geistige Erkrankung beschleunigten Vergessen so lange erhalten und daß bei retrograder progressiver Amnesie die jüngst erworbenen Dispositionen am ersten verloren gehen. So sind in diesem klinischen Bilde nur die Erscheinungen der normalen Schwächung der Dispositionen vergrößert.

Wenn dagegen bei plötzlichem Chock, wie bei Sturz usw., die Ereignisse der letzten Stunden vergessen werden, so ist das nicht aus den eben besprochenen Prinzipien zu erklären, sondern aus der Tatsache, daß die Vorgänge noch einige Zeit perseverieren müssen, bis sie nachhaltige Spuren zurücklassen und dem übrigen geistigen Besitz sich eingliedern. Diese Einwurzelung wird in solchen Fällen gestört. In Fällen, wo bei Genesung die entschwundenen Erinnerungen wiederkehren, und zwar in der umgekehrten Reihenfolge ihres Verschwindens, die ältesten zuerst, die jüngst erworbenen zuletzt, lag nicht eine Schädigung der Dispositionen vor, sondern nur eine Hemmung ihrer Wirksamkeit.

Endlich bedingt auch das Lebensalter einen Unterschied nicht nur, wie schon erwähnt, dadurch, daß unter gleichen Bedingungen der Einprägungswert geringer ist, also gleiche Anfangsstärke langsamer erreicht wird, sondern noch viel mehr hinsichtlich der Dauerhaftigkeit. Bei gleicher Anfangsstärke fallen die im höheren Alter erworbenen Dispositionen rascher ab als die in der Zeit der besten Kraft gewonnenen (Altersvergeßlichkeit). Verstärkt zeigt sich dieses Symptom bei der senilen Demenz und Paralyse. Die früher erworbenen und häufiger geübten Dispositionen bleiben daneben aber mehr oder weniger in Wirksamkeit; daher das sogenannte gute Gedächtnis vieler alter Leute für ihre Jugenderlebnisse.

4. Betätigung der Dispositionen (Reproduktion). 4a) Wiedererkennen und Erinnern. Die Dispositionen, ihr Entstehen, ihre Neustärkung, ihr Vergehen: das ist die eine Seite des Gedächtnisses. Die andere Seite ist die Betätigung oder die Wirksamkeit dieser Dispositionen als Vorstellen, Reproduktion, Erinnern, Wiedererkennen. Da die Dispositionen latente oder ruhende Bestimmtheiten der Psyche sind, so bedürfen sie einer Einwirkung, durch die sie aus diesem Zustande der Latenz geweckt werden. Sie müssen durch einen Reiz oder psychischen Vorgang (Reizkomponente — Erdmann; Reproduktionsmotiv — Külpe, Messer, Dürr; ekphorischer Reiz — Semon) angeregt (ekphoriert) werden. Das kann eine Empfindung, Wahrnehmung, kurz ein psychischer Vorgang sein, der jenem ersten, der die Disposition gestiftet hat, gleich ist, so daß wir glauben, wir hätten den nämlichen Gegenstand wieder vor uns, wie beim Wiedererkennen (adäquate Anregung), oder ein jenem ungleichartiger, welcher auf Grund irgendeiner assoziativen Beziehung die Disposition anregt, weckt, wie beim Erinnern, beim bloßen Vorstellen und Phantasieren, beim Denken (inadäquate Anregung).

Beim Wiedererkennen steht im Vordergrund des Bewußtseins das Urteil, daß der wahrgenommene oder wiedervorgestellte Gegenstand oder Vorgang von mir schon

einmal wahrgenommen, erlebt oder vorgestellt worden ist, daß der Gegenstand, der jetzt vor mir steht, numerisch identisch ist einem früheren oder daß der vor mir sich abspielende Vorgang wenigstens qualitativ identisch ist einem bestimmten früheren. Im Wiedererkennen richtet sich also mein Blick auf etwas Gegenwärtiges. Das wirkliche oder scheinbare Identitätsurteil tritt zurück beim Erinnern und — das ist das Entscheidende — dasjenige, dessen ich mich erinnere, ist nie etwas in der Wahrnehmung oder Empfindung Gegebenes, nie ein gegenwärtiger Inhalt als solcher. Im Erinnern richtet sich also mein Blick auf etwas Vergangenes, freilich etwas Vergangenes, das von mir selbst erlebt worden ist. Darum sagt ein heute lebender Erwachsener: Ich erinnere mich an den Krieg von 1870, aber nicht: ich erinnere mich an den Krieg von 1813/14. Im Wiedererkennen spielen in der Regel zwei Vorgänge zusammen, der vom Gegenstand ausgehende Wahrnehmungs- oder Empfindungsvorgang und die damit zugleich hervorgerufene Erregung der Disposition. Diese beiden qualitativ sich sehr ähnlichen realpsychischen Vorgänge verschmelzen. Nicht aber kann es sich handeln um Inhalte, wie viele glauben. Denn nicht nur, daß der Vorstellungsinhalt neben dem Wahrnehmungsinhalt beim Wiedererkennen nicht beobachtet wird, wenngleich beide nebeneinander im Bewußtsein gegeben sein können, erkennen wir oft auch Gegenstände wieder schon lange, bevor wir sie uns vorstellen können, und noch lange, nachdem wir die Fähigkeit verloren haben sie uns zu vergegenwärtigen, und endlich auch solche, von denen wir uns meist überhaupt keine Vorstellungsbilder machen können, wie Gerüche und Geschmäcke. Die Verschmelzung kommt uns als Gefühl zum Bewußtsein als eine eigentümliche, unverkennbare Färbung, welche das Wiedererkennen oder den wiedererkannten Gegenstand regelmäßig begleitet. Diese eigenartige Färbung hat erstmals Höffding eingehender behandelt und als Bekanntheitsqualität bezeichnet. Höffding, Bourdon u. a. betrachten diese Bekanntheitsqualität jedoch nur als das gefühlsmäßige Innewerden der durch Mitwirkung der Disposition bewirkten Erleichterung des Wahrnehmungsaktes. Dann müßte das Bekanntheitsgefühl um so stärker werden, je bekannter ein Gegenstand ist. Bei Münzen und anderen täglichen Gebrauchsgegenständen tritt aber dieses Gefühl zurück, freilich ohne daß deshalb diese Gegenstände uns fremd erscheinen. Und in Zuständen beschleunigten Vorstellungsablaufes (Fieber, Aufregung usw.) müßten dann auch unbekannte Gegenstände bekannt erscheinen, wie in Zuständen mühsam sich vollziehenden Vorstellens (Ermüdung, Depression, verschiedene Krankheiten) alle unbekannt, auch die bekanntesten. Beides trifft nicht zu. Somit ist das Bekanntheitsgefühl kein Gefühl der Erleichterung des Ablaufes eines psychischen Vorganges, wenn auch letzteres ein häufiger Begleiter des Wiedererkennens ist und damit als ein Zeichen dienen kann für die Bekanntheit eines Gegenstandes. — Beim Wiedererkennen werden vielfach assoziierte Dispositionen mit- oder vorhererregt und gelegentlich treten auch entsprechende Vorstellungen auf, welche dann das Wiedererkennen zu bewirken scheinen, so wenn wir eine im Moment nicht wiedererkannte Person erst, nachdem uns ihr Name einfällt, wiedererkennen (mittelbares Wiedererkennen im Gegensatze zum unmittelbaren d. h. sich sofort einstellenden). Als das gefühlsmäßige Innewerden solcher unter der Bewußtseinsschwelle verlaufender assoziativ angeregter psychischer Vorgänge sehen Wundt, Lehmann, James u. a. die Bekanntheitsqualität an. Wohl spielen solche meist mit, aber sie können, wie das Experiment lehrt (Gamble) und Lehmann selbst gelegentlich beobachtete, vorhanden sein, ohne daß das Bekanntheitsgefühl entsteht. — Es wird uns also kaum etwas anderes übrig bleiben, als in der Bekanntheitsqualität vornehmlich das gefühlsmäßige Innewerden jenes Verschmelzungsprozesses der realpsychischen Vorgänge zu sehen, zugleich aber zuzugeben, daß auch jene anderen Gefühle als Bekanntheitszeichen und damit als Bekanntheitsgefühl auftreten können. Aber damit ist nicht viel gewonnen. Daß diese Qualität eben die Qualität der Bekanntheit ist, daß sie das Zeichen der Wiederkehr von schon früher Erlebtem ist, muß erst erkannt werden. Ohne diese Deutung ist sie ein Gefühl, das einen Inhalt begleitet, wie andere Gefühle auch. Wie das Individuum zu dieser Deutung kommt, ist ein neues Problem. Natorp, Cornelius, Volkelt u. a. nehmen es als eine nicht weiter auflösbare, also letzte Bewußtseinstatsache hin, daß sich unter solchen Umständen das Bekanntheits- oder Wiedererkennungsurteil einstellt. Diesen Verzicht auf einen Erklärungsversuch braucht man aber nicht mitzumachen, wenn man sich bewußt bleibt, daß das Bewußtsein des Erlebens (Aktbewußtsein) jeden Bewußtseinsakt begleitet und annimmt, daß im Wiedererkennen das Bewußtsein des erstmaligen Erlebens reproduziert wird. In diesem Wiederaufsteigen des früheren Erlebnisbewußtseins neben dem Bewußtsein des gegenwärtigen Erlebens müssen wir das Wesen des Wiedererkennens sehen.

Mit der Bekanntheitsqualität, welche ein Bewußtseinsergebnis und ein realpsychischer Vorgang ist, darf nicht verwechselt werden die Bekanntheit als die Möglichkeit des

Wiedererkannt-werdens oder als die besprochenen, im Subjekt liegenden, unbewußten mehr oder weniger dauernden psychischen Bedingungen für ein Wiedererkennen (Wiedererkennungsdisposition — Fischer). Als solche ist sie eine variable Größe. Sie nimmt normalerweise ab mit der Zunahme des Zeitabstandes vom Erleben. Sie ist bei kleinen Kindern und bei alten Leuten von kürzerer Dauer als bei der heranwachsenden Jugend und beim Erwachsenen. Sie kann verloren gehen in Krankheiten (Seelenblindheit, Amnesie), so daß dem Kranken alles neu erscheint, auch in Fällen, wo er die Gegenstände nach Aufforderung sich vorstellen und beschreiben kann. Es ist hier wohl die Anregung der Disposition durch die Wahrnehmung und damit das mit der Disposition verbundene Bewußtsein des früheren Erlebens ausgeblieben. Das Bekanntheitsbewußtsein kann sich umgekehrt auch einstellen gegenüber neuen Objekten (Paramnesie, Erinnerungsfälschung, fausse réconnaissance). Es scheint hier ein Dissoziationsvorgang vorzuliegen. Das noch unbekannte Objekt ist neu nur in der Zusammenordnung seiner Teile; diese selbst hingegen sind längst bekannt. Solange die von dem früheren Erlebnisse herrührenden Assoziationen, durch welche das Erinnerungsbild zusammengehalten wird, noch wirksam sind, besteht zwischen diesem und dem neuen Gegenstand d. h. der neuen Anordnung der an sich bekannten Teile ein Gegensatz. Dieser schwindet, sowie diese Assoziationen unwirksam werden, die Teile sich dissoziieren. Und damit ist die Voraussetzung gegeben für die Entstehung des Bekanntheitsbewußtseins (Lipps). Von anderen Erklärungsversuchen sei hier abgesehen.

4 b) Reproduktion durch Aehnlichkeit und durch Kontrast. Neben der adäquaten und der inadäquaten Anregung kommt noch eine dritte der ersten nahestehende Form in Betracht. Die Disposition kann angeregt werden auch durch einen psychischen Vorgang, der dem sie stiftenden nicht gleich, sondern nur ähnlich ist. So vermag auch eine Nuance von Rot, die ich nie gesehen habe, die Farbenbezeichnung „rot" auszulösen. Das den mir bekannten Nuancen nur ähnliche und mir noch neue Rot erregt die Dispositionen der Rot-Vorstellungen und durch diese die mit ihnen assoziierte Disposition des Wortes „rot". Dasselbe liegt vor, wenn das unechte Veilchenparfüm aus Iris florentina mich an Veilchen erinnert, nicht nur das echte, wenn ich einen Buchstaben auch in einer mir bisher unbekannten Form richtig erkenne und lese (Anregbarkeitsbreite der Dispositionen). Wenn dabei neben das Bild des gesehenen Buchstaben dasjenige des ihm nur ähnlichen und längst bekannten tritt, so haben wir Reproduktion auf Grund der Aehnlichkeit, die bei einem anderen Begriff von Assoziation als Aehnlichkeitsassoziation bezeichnet wird. Seit Plato und Aristoteles als eine der Hauptformen von den meisten Psychologen verteidigt, ja zur Grundlage der Assoziation überhaupt gemacht (Höffding), wurde sie in neuerer Zeit vielfach bestritten und auf Berührungsassoziation zurückgeführt (Lotze, Bain, J. Mill, Ebbinghaus, Külpe, Lehmann u. a.). — Wir haben jedoch zwei Arten von Aehnlichkeit zu unterscheiden. Die eine besteht in der Gleichheit einzelner Bestandteile oder Merkmale bei Ungleichheit der übrigen; so sind ähnlich rote und schwarze Quadrate, Kreise verschiedener Größe, blaue Iris und gelbe Iris, blaue Iris und blauer Eisenhut, Photographie und Original, gleich hohe Töne ungleicher Stimmfarbe oder ungleicher Stärke usw. In diesem Falle werden, wenn der eine Komplex erregt ist, von dem gemeinsamen Element aus die mit ihm assoziierten Bestandteile eines anderen Komplexes reproduziert. Das ist nun allerdings Reproduktion auf Grund der Berührungsassoziation. Auf diese lassen sich die meisten Fälle von sogenannter Aehnlichkeitsreproduktion zurückführen, aber doch nicht alle, weil es auch noch eine andere Art von Aehnlichkeit gibt. Aehnlich sind Hellrot und Dunkelrot, Kakaobraun und Kaffeebraun, hohe Töne gleicher Stärke und Tonfarbe, Bitter des Wermuts und des Kakaos, Duft des Veilchens und der Wurzel von Iris florentina, die Ellipse und der Kreis, Kühle und Kälte usw. Hier sind es nicht einzelne völlig gleiche Bestandteile der Komplexe, um derentwillen diese Inhaltskomplexe bezw. die in ihnen gedachten Dinge als ähnlich bezeichnet werden, sondern auch die übereinstimmenden Bestandteile oder Merkmale selbst oder einfache Eindrücke als Ganze sind nicht gleich, sondern nur ähnlich (qualitative Nachbarschaft, Lipps). Durch mehr oder weniger Zwischenstufen gleichen Charakters läßt sich aber vom einen zum anderen ein Uebergang finden und die von mir vorgefundene Verschiedenheit beurteile ich nur als ein Mehr oder Weniger der gleichen Qualität. Diese Uebereinstimmung der Bewußtseinsinhalte ist natürlich nur das Symptom der Uebereinstimmung der zugrundeliegenden realpsychischen Vorgänge, die wir bisher schon als das eigentlich Entscheidende erkannt haben. Und für solche, allerdings viel weniger häufige, Fälle von Reproduktion bleibt nichts anderes übrig als die Annahme, daß eine Disposition für einen bestimmten psychischen Vorgang auch durch einen diesem nur ähnlichen ohne Assoziation in Miterregung versetzt werden kann dank ihrer

Anregbarkeitsbreite, gleich als ob sie nicht nur auf eine dem stiftenden Vorgang gleiche, sondern auch auf eine nur ähnliche Erregung abgestimmt wäre (Gesetz der psychischen Resonanz — Offner; ähnlich v. Kries). — Es braucht kaum weiter ausgeführt zu werden, daß, wenn einmal ein psychischer Vorgang einen anderen auf Grund der Aehnlichkeit hervorgerufen hat, sich dann zwischen ihren Dispositionen auch eine Assoziation bildet, so daß künftighin zwei Reproduktionstendenzen bestehen, von denen wenigstens die eine, die Assoziation, durch jede Wiederholung stärker wird. Ob auch die andere, ist nicht erwiesen.

Als Gegenstück zur Reproduktion durch Aehnlichkeit wird oft, ebenfalls schon seit Aristoteles, die Reproduktion auf Grund des Kontrastes betrachtet. Indes handelt es sich hier nur um einen Fall von Aehnlichkeit. Nur gleichartige Erlebnisse können miteinander in Kontrast treten. Farbe mit Farbe, Gefühl mit Gefühl, eine außerordentlich schlechte Tat und eine außerordentlich edle Tat usw. Die Beobachtung freilich scheint eine echte Reproduktion auf Grund solchen Kontrastes selten genug vorzufinden, wie denn ihr Vorkommen von manchen Forschern, wie Lotze und Wundt, völlig in Abrede gestellt wird. Was gelegentlich als solche angeführt wird, wie die Reproduktion des Wortes „Riese" auf das Wort „Zwerg", „weiß" auf „schwarz", „alt" auf „jung", „Himmel" auf „Hölle" usw., sind weiter nichts als landläufige, also durch häufigen Gebrauch stark assoziierte Gegensatzwörter, deren Gegensatzverhältnis sie allerdings heraushebt und dadurch die Assoziation verstärkt (vgl. oben 3c, η).

4c) Sogenannte mittelbare Reproduktion und freisteigende Inhalte. Gleichviel in welcher Form die Dispositionsanregung vor sich geht, sie ist immer eine Wirkung von Disposition zu Disposition, also stets unmittelbar. Die sich auf Bewußtseinsinhalte beschränkende phänomenologische Betrachtungsweise konstatiert aber auch, daß nicht nur ein Glied a das der gleichen Reihe (Komplex) angehörige Glied c oder d erweckt, ohne daß das Glied b reproduziert wird (Formel: a [b] c), sondern daß auch ein Glied a ein Glied c einer anderen Reihe (Komplex) reproduziert, mit dem es nie zugleich im Bewußtsein gewesen ist noch im Verhältnis der Aehnlichkeit steht, sofern nur die beiden Reihen (Komplexe) ein Glied b gemeinsam haben (Formel: a[b]—[b]c). Scripture hat diese sogenannte mittelbare Reproduktion erstmals experimentell untersucht und festgestellt, und gleich ihm treten für sie ein Messer, Jung, Riklin u. a., während andere so wenig sichere Fälle zu beobachten vermochten, daß sie ihre Existenz überhaupt leugnen (Münsterberg u. a.). Manche (Wundt, Kiesow u. a.) lehnen sie insofern ab, als sie ein nur scheinbares Ueberspringen der Mittelglieder annehmen, indem sie diese nicht für unbewußt gelten lassen, sondern nur als unbemerkt, als nicht oder nur dunkel apperzipiert. In der Tat, ein wirkliches Ueberspringen des gänzlich ausgeschalteten Zwischengliedes ohne Vorhandensein direkter Verbindungen wäre ein psychologisches Rätsel, das man von jenem Standpunkt aus, der Psychisch und Bewußt gleichsetzt, nur lösen kann, wenn man das Vorkommen solcher Fälle von Reproduktion überhaupt leugnet oder aber das Mittelglied für nicht unbewußt ansieht. Beidem widerspricht die Beobachtung. Wenn man sich aber erinnert, daß das psychische Leben viel weiter reicht als das Bewußtseinsleben, so löst sich die Schwierigkeit durch die Annahme, daß das Zwischenglied nur unterschwellig angeregt ist und die Erregung weitergegeben hat. So haben wir eine Dispositionsanregung oder Reproduktion durch unbewußt bleibende Zwischenglieder.

Auf diesem Wege werden auch die sogenannten freisteigenden Vorstellungen oder Inhalte verständlich, bei denen assoziative oder Aehnlichkeitsbeziehungen mit dem übrigen Bewußtseinsinhalt sich aufzeigen lassen. Sie sind aber meist nur „scheinbar freisteigend"; nicht selten treten später die Zusammenhänge zutage. — Auch ein lang perseverierender psychischer Vorgang kann, wenn andere Gedanken uns nicht mehr beschäftigen, die Bewußtseinsschwelle wieder überschreiten, wobei dann sein Inhalt als fremdes Element erscheint. Solche perseverierende psychische Vorgänge dürfen wir in Herbarts freisteigenden Vorstellungen erkennen. — Selbst zentrale, durch Blutumlauf, Ernährung usw. veranlaßte unbewußte Vorgänge mögen unter Umständen Anlaß geben zur Entstehung einer dem Bewußtseinszusammenhang fremden Vorstellung.

4d) Bedingungen der Dispositionsanregung. Damit die Disposition zur Wirksamkeit angeregt werden kann, gleichviel in welcher Form, müssen gewisse Bedingungen erfüllt sein.

α) Dauer und Intensität des anregenden Vorganges. So muß vor allem der anregende Vorgang eine gewisse Intensität und auch eine gewisse Dauer besitzen. Ein Gegenstand, der mir von einer befreundeten Person geschenkt worden ist, erinnert mich, wenn ich ihn wahrnehme, lebhafter an sie und an gemeinsame Erlebnisse als nur die Vergegenwärtigung des Namens. Und denselben Bekannten, den ich im raschen Vorübereilen nicht erkenne,

erkenne ich sofort und selbst sein Name fällt mir ein, wenn ich ihn ein paar Augenblicke länger sehe. Was ist das aufmerksame Besinnen, das auch oft zum Erinnern führt, anders als ein längeres Festhalten eines Gedankens, um die mit diesem verbundenen anderen Gedanken zu wecken? Uebrigens genügt schon geringere Intensität des anregenden Vorganges, wenn die Dispositionen stark sind. Der Lehrer, welcher den Lehrstoff wohl inne hat, versteht sofort die leisesten Einflüsterungen, mit denen die Schüler ihrem aufgerufenen Mitschüler, der die Aufgabe schlecht gelernt hat, umsonst zu helfen suchen.

β) Dispositionsstärke. Es muß also auch die Disposition eine gewisse Stärke haben, damit der in ihr ausgelöste Erregungszustand den zugehörigen Inhalt zur Folge hat. Ihre Stärke macht sich besonders bemerkbar in der Schnelligkeit, mit der dieser Inhalt sich einstellt. Je stärker sie ist, um so kürzer ist die Reproduktionszeit.

Darum hat von Silbenreihen mit gleicher Wiederholungszahl, also gleicher Anfangsstärke, aber mit ungleichem Alter die jüngere eine kürzere durchschnittliche Reproduktionszeit (Müller und Pilzecker 54), weil größere Präsenzstärke. Darum werden die geläufigen Wörter rascher reproduziert als weniger geläufige d. h. von einem Individuum oder in einem Sprachgebiet weniger oft gebrauchte (Kräpelin, Wundt; Geläufigkeitsgesetz von Marbe und Thumb); dauert das Lesen eines Wortes um so länger, je weniger geläufig es uns ist oder je weniger wir die Sprache beherrschen, zu der es gehört (Cattell). Und Reihen von geläufigen Silben und Wörtern werden nach gleich langem Lernen, also bei gleich starken Assoziationen, rascher reproduziert, geben mehr Treffer mit kürzerer Trefferzeit als Reihen von weniger bekannten Silben und Wörtern (Ephrussi 167). Endlich gehört hierher die bekannte Tatsache, daß wir die Zahlenreihe, das Einmaleins, eine Regentenreihe usw. rückwärts langsamer hersagen als in der rechten Richtung d. h. daß eine Assoziation rückläufig die Erregung langsamer weiterleitet (vgl. oben S. 659 „Einseitigkeit der Assoziation").

γ) Wiederholung des anregenden Vorganges. Ein psychischer Vorgang, welcher das erstemal die Disposition nicht zu merkbarer Wirksamkeit zu bringen vermochte, erreicht es nicht selten durch Wiederholung. So kann Wiederholung der ersten paar geläufigeren Zeilen dem Stockenden zum Rezitieren der nächstfolgenden, Wiederholung der Frage manchmal dem Gefragten zur Antwort verhelfen, im normalen Leben wie in pathologischen Fällen (Rieger). In allen diesen Fällen ist es ein Ansammeln der psychischen Erregung in der Disposition, durch welche die Disposition zur Wirksamkeit gebracht wird.

δ) Geistige und körperliche Gesamtlage. Es ist klar, daß alle Umstände, welche die psychische Erregung fördern, wie gewisse Narkotika, heitere Stimmung, Begeisterung, anscheinend auch die Manie (bestritten von Aschaffenburg und Liepmann), ferner Zustände, wie geistige und körperliche Frische, günstiger Ernährungszustand, welche die Entstehung der psychischen Kraft begünstigen oder doch wenigstens ihre Aneignung durch die einzelnen Vorgänge erleichtern, der Anregung der Dispositionen günstig sind; man denke an das mehr oder weniger beschleunigte Tempo des Gedankenablaufes und die Frische und Fülle der zuströmenden Vorstellungen in diesem Zustande. Und es ist nicht minder klar, daß alle Umstände, welche die psychische Erregung hemmen, als beruhigende und einschläfernde Medikamente, gedrückte Stimmung, Angst, Befangenheit, Langeweile, melancholische Depression usw., und solche, welche die Bildung psychischer Kraft beeinträchtigen, wie Ermüdung durch geistige und körperliche Arbeit, ungenügende Ernährung, Sauerstoffmangel, Krankheit u. dgl. ihr ungünstig sind, was die Armut an Gedanken und der schlaffe Vorstellungsablauf in diesen Zuständen deutlich zeigen. Als erster hat Mosso die vorübergehende Abnahme der Leistungsfähigkeit der psychischen Dispositionen infolge geistiger und körperlicher Ermüdung — analog der Abnahme der körperlichen Arbeitsfähigkeit — genauer erforscht. Seit Ebbinghaus benützt man diese Abnahme, soweit sie sich in der abnehmenden Fähigkeit lückenhafte Texte kombinierend auszufüllen verrät, geradezu zur Messung der Ermüdung (vgl. Isserlin in dem Artikel „Uebung und Ermüdung").

ε) Affekt. Endlich wirken auch die Affekte mehr oder weniger, wenn auch nur vorübergehend, nachteilig auf die Reproduktionstätigkeit. Vor Ueberraschung, Schreck und Freude stehen uns die Gedanken still; vor Zorn finden wir keine Worte. Das sind vorübergehende Dissoziationen, d. h. es findet ein Außer-Wirksamkeit-Setzen statt vor allem der Assoziationen infolge von Ansammlung und Festhalten der psychischen Kraft durch den psychischen Vorgang, der den Affekt begründet. Aber auch Steigerungen der reproduktiven Leistungsfähigkeit treten ein. Man denke nur an die täuschende Lebhaftigkeit der Vorstellungen in freudiger Aufregung, in hoffnungsvoller Erwartung, in Krankheitszuständen, besonders im Fieber in den Angstillusionen, in der positiven Halluzination der Hypnose, und erinnere sich an die bekannte Schnelligkeit, mit der die Erinnerungen an das frühere Leben in Momenten der Todesgefahr im Geiste vorüberfliegen (Ribot, Heim) und an die pathologische Hypermnesie.

ς) Gefühl. Ganz anders als diese bald mehr psychisch, bald mehr physiologisch bestimmten Zustände, welche den Ablauf der gesamten psychischen Vorgänge mitbedingen, sind — wir beschränken uns zunächst auf die phänomenologische Betrachtung — die Wirkungen, welche die Gefühle auf den Vorstellungsverlauf haben, diejenigen Gefühle nämlich, welche einen einzelnen psychischen Vorgang als Gefühlston begleiten. Lust- oder unlustbetonte Inhalte fesseln, sagen wir, die Aufmerksamkeit oder, was dasselbe bedeutet, ihre zugrundeliegenden Vorgänge sammeln in sich die psychische Kraft und kommen dadurch zu größerer psychischer Wirksamkeit. Damit ist denn schon gesagt, daß die Weitergabe der psychischen Erregung an assoziierte Dispositionen etwas langsamer vor sich geht.

So fanden Wreschner, Jung, Gött u. a. bei Reproduktionen, welche von gefühlsbetonten Inhalten ausgingen, eine Verlängerung der Reproduktionszeit, fanden Mayer und Orth, Wreschner, Peters, daß Reproduktionen, bei denen sich zwischen den reproduzierenden Inhalt (Reizwort), z. B. „Wald", und den reproduzierten, z. B. „grün", ein lustbetontes Zwischenglied einschob, z. B. das von Lustgefühl begleitete Bild eines Waldes, länger dauern als solche mit einem nicht gefühlsbetonten Zwischengliede, wobei die unlustbetonten Zwischenglieder die Reproduktion noch mehr verzögerten als die lustbetonten. Die Gefühlsbetonung endlich des reproduzierten Inhaltes ist jedenfalls weniger wichtig für die Reproduktionszeit; denn während Peters auch bei unlustbetonten Schlußgliedern eine Reproduktionsverzögerung konstatierte gegenüber einem nicht gefühlsbetonten, natürlich bei sonstiger Gleichheit, beobachtete Wreschner keine Verzögerung.

Neben diesem formalen Einfluß auf den Vorstellungsverlauf bestimmt das Gefühl auch mit, welcher von den andrängenden psychischen Vorgängen zu seinem Inhalt gelangt. Das Gefühl übt eine qualitative Auslese, insofern psychische Vorgänge gleichartigen Gefühlstones d. h. solche, deren Inhalte die gleiche Gefühlsbetonung tragen, mehr Aussicht haben sich durchzusetzen. So hat die Erzählung einer traurigen Geschichte zur Folge, daß auch andere traurige Geschichten erzählt werden.

Uebrigens bleiben die Gefühlstöne, die einen Inhalt begleiten, sich nicht gleich. Je öfter ein psychischer Vorgang sich wiederholt, um so mehr tritt die Gefühlsbetonung zurück. Dieses Ermatten des Gefühlstones trifft die Unlustbetonung so gut wie die Lustbetonung. Dadurch können früher unlustbetonte Erlebnisse uns allmählich indifferent werden, so daß wir manchmal sogar glauben, das Erlebnis sei schon erstmals nicht unangenehm gewesen. Ferner trifft diese Abblassung viel mehr die an Organ-, Muskel- und ähnliche Inhalte sich anschließenden Gefühle als die optische und akustische Inhalte begleitenden. Darum erscheint uns eine anstrengende Bergwanderung in der Erinnerung so reizvoll, weil diejenigen Inhalte und Gefühle, in welchen uns das Unangenehme der Wanderung zum Bewußtsein kommt, schwer oder gar nicht reproduzierbar sind und damit auch die sie begleitenden Gefühle, während hingegen das landschaftliche Bild, der prachtvolle Rundblick sich jederzeit leichtest reproduzieren läßt und ebenso das erhebende Bewußtsein der siegreichen Ueberwindung aller Schwierigkeiten. Aus diesen und ähnlichen Umständen wird die Vergangenheit, besonders die Jugendzeit, in der Erinnerung schöner, als sie wirklich war. Und darauf vor allem, weniger auf die größere Stärke der Dispositionen zu lustbetonten Inhalten oder auf den ab und zu beobachteten (Gordon) und wohl aus einer Aenderung des psychophysischen Gesamtzustandes zu erklärenden Umschlag der Gefühlsbetonung, dürfen wir den sogenannten Erinnerungsoptimismus (Ebbinghaus, Kowalewski, Jung u. a.) zurückführen.

Diese Betrachtungsweise hatte jedoch nur die Bewußtseinserlebnisse im Auge. Von diesem Standpunkte aus konnten die Gefühlszustände als Ursachen von dieser und jener Aenderung des Vorstellungsablaufes erscheinen. Nun aber müssen wir uns erinnern, daß wir in den Gefühlen nicht minder wie in den Inhalten nur Bewußtseinsreflexe haben für realpsychische Vorgänge. Dann besteht natürlich zwischen diesen beiden als zwei verschiedenen Prozessen, in welchen diese Vorgänge uns zum Bewußtsein kommen, kein kausaler Zusammenhang, kein Einwirken des einen Vorganges auf den anderen. Und wir müssen nunmehr sagen: Von einem realpsychischen Vorgang, der derart ist, daß neben seinem Inhalt auch ein auf diesen zu beziehendes Gefühl im Bewußtsein sich geltend macht, wird die psychische Kraft länger festgehalten und nach einer assoziierten Disposition weniger rasch weitergegeben als von einem, dessen Inhalt nur von ganz schwachem Gefühl begleitet ist. Diese Verzögerung ist bei solchen realpsychischen Vorgängen, deren — ganz allgemein gesprochen — Mißverhältnis zur gesamten Psyche sich in einem Unlustgefühl kund gibt, stärker als bei solchen, deren Uebereinstimmung in einem Lustgefühl zum Bewußtsein kommt. Aus dieser längeren Dauer der gefühlsbetonten Vorgänge erklärt sich auch die oben (3c, ε) erwähnte Tatsache, daß gefühlsbetonte Inhalte bezw. Vorgänge stärkere Dispositionen hinterlassen und zwar unlustbetonte noch mehr als lustbetonte. Weiterhin scheint die psychische Kraft ceteris paribus von realpsychischen Vorgängen gleichartigen Verhältnisses zur Gesamtpsyche leichter angeeignet zu werden als von solchen ungleichartigen Verhältnisses. Dadurch endlich, daß die sich wiederholenden realpsychischen Vorgänge bei jeder Wiederkehr eine bald größere, bald kleinere Aenderung aufweisen, besonders weil der gesamte psychisch-physische Zustand

eines Individuums sich ändert, ändert sich auch das Verhältnis zwischen beiden, was in einer Aenderung des Gefühlstones des sich wiederholenden Inhaltes kund wird.

η) Bereitschaft. Die Anregung der Dispositionen kann so schwach sein, daß sie gar nicht zu Bewußtseinsinhalten führt; die Vorstellungen sind sozusagen nur in Bereitschaft zum Eintritt ins Bewußtsein. Das ist besonders der Fall beim Lesen. Was wir im Bewußtsein haben, sind meist nur die gelesenen Wörter. Der eigentliche Inhalt des Gelesenen huscht, besonders bei raschem Lesen, nur wie Schatten vorüber. Passiert uns aber ein Leseversehen, ein Mißverständnis oder begegnet uns eine uns nicht zutreffend erscheinende Ansicht, so tritt sofort diese nur unter der Schwelle mitlaufende Vorstellungsreihe hervor. Es ist also ein Gegenwärtigsein eines unanschaulich gegebenen Wissens (Bewußtheit — Ach; Bewußtseinslage — Marbe u. a.; Gedanken — Bühler). So stoßen wir hier wieder, wie schon bei der unterschwelligen Assoziationsbildung und -stärkung, auf das unbewußte psychische Leben.

ϑ) Konvergente Anregung. Wie die Erregung in einer Disposition durch Wiederholung des anregenden psychischen Vorganges gesteigert werden kann, so kann sie auch gesteigert und beschleunigt werden dadurch, daß die Anregung von mehreren in Erregung stehenden Dispositionen her erfolgt (Gesetz der konvergenten Anregung oder der Konstellation). Die Alltagserfahrung lehrt, daß uns der Name einer Person, der uns, solange wir uns nur ihr Gesicht vorstellen, nicht einfällt, oft sich einstellt, wenn wir auch der Umstände gedenken, unter denen wir sie kennen gelernt, ihrer Tätigkeit und anderer Dinge, die mit ihr zusammenhängen. Oft wird das Vorstellen einer geometrischen Figur leichter, wenn man sie mit dem Finger in die Luft zu zeichnen versucht. So mag es sich auch erklären, wenn gewisse Wortblinde nur dann lesen können, wenn sie die vorgelegten Wörter abschreiben oder wenigstens mit der Hand die entsprechenden Schreibbewegungen machen dürfen.

Münsterberg ließ Reihen von Farbbezeichnungen und Zahlen auswendig lernen, indem sie nur vorgesprochen wurden, dann solche Reihen, welche nur gezeigt wurden, endlich solche, welche sowohl vorgesprochen wie vorgezeigt wurden. Mit den wenigsten Fehlern wurden die nach der letzten Methode (akustisch-visuell) gelernten Reihen reproduziert. Aus diesem Grunde ist das von Hilfsvorstellungen (Nebenassoziationen) begleitete Lernen sinnloser Silben dem rein mechanischen d. h. nur Silbe mit Silbe assoziierenden überlegen. Wie sich in der kürzeren Trefferzeit zeigt, wird ein Wort, welches mit mehreren gerade im Bewußtsein stehenden Wörtern assoziiert ist, rascher reproduziert, als wenn es nur mit einem einzigen assoziiert ist, gleiche Stärke der Assoziationen vorausgesetzt (Münsterberg, Ephrussi). Man darf vermuten, daß eine Disposition um so mehr Aussicht hat zu ihrem Inhalte zu gelangen, von je mehr Seiten her sie ceteris paribus angeregt wird oder je mehr Hilfen (Herbart) sie hat.

Da es übrigens die realpsychischen Vorgänge in den assoziierten Dispositionen sind, nicht die Inhalte, von welchen in den vorliegenden Fällen die Disposition konvergent angeregt wird, und da fernerhin diese Vorgänge oft erheblich länger dauern (perseverieren) als ihre Inhalte, so kann der Schein entstehen, daß auch weiter zurückliegende Erlebnisse konstellativ wirken können, d. h. zur Anregung einer Disposition beitragen können. So ist es in dem bekannten Fall von Wahle. Wahle mußte einmal vor dem oft gesehenen Rathause seines Wohnortes, obwohl es trotz seiner Aehnlichkeit mit dem Dogenpalast ihm nie venezianische Erinnerungen ausgelöst hatte, plötzlich an den Dogenpalast denken. Nach längerem Besinnen über diese überraschende Reminiszenz fiel ihm ein, daß er vor zwei Stunden eine Brosche mit einer venezianischen Gondel gesehen hatte.

Wenn von einer Disposition her mehrere andere angeregt, in Bereitschaft gesetzt sind, so wird diejenige siegen, welcher noch von einer anderen Seite her Anregung oder Unterstützung zukommt. In diesen eindeutigen oder gebundenen Reproduktionen (Münsterberg) oder eingeengten Reproduktionen (Wreschner) wirkt also die Konstellation auslesend. Münsterberg (I, 96ff.) verlangte, daß auf den Zuruf eines Werkes der Name seines Künstlers genannt würde. Durch diese Aufforderung wurden Kunstwerke und Künstlernamen bereitgestellt. Nannte er nun „Moses in Rom“, so floß nur noch der Disposition für den Namen Michelangelo Erregung zu und dieser allein wurde reproduziert. So begreift es sich, wenn „latte“ im Zusammenhang eines deutschen Textes als Stange, eines italienischen als Milch verstanden wird, wenn Homonyma und mehrdeutige Wörter, wie Fuß, Seite, jeweils richtig aufgefaßt werden, wenn das nämliche Wort Goethe verschiedene Vorstellungen weckt je nach dem Zusammenhang, in dem es uns entgegentritt, wenn ich in Berlin beim Wort Friedrichstraße an eine andere Straße denke wie in München beim gleichen Wort (okkasionelle Wortbedeutung — Paul). So werden im Rätsel eine Reihe von Merkmalen und Bestandteilen eines Gegenstandes angegeben, welche schließlich konvergent das Bild des Gegenstandes und seinen Namen reproduzieren bezw. andere Gegenstände ausschließen sollen. Die wichtigste Rolle aber spielt die konstellative Auslese im zielbewußten Denken, bei dem

ein Gedanke oder Gedankenkomplex (determinierende Vorstellung — Ach; Obervorstellung — Liepmann) mehr und weniger bewußt perseverierend den Vorstellungslauf beherrscht und denjenigen Vorstellungen, welche zu ihm passen, sich durchsetzen hilft. Da hierbei diese determinierende Vorstellung bezw. ihr realpsychischer Vorgang nur inneren Ursachen (Gefühlsbetontheit, Interesse, günstige Stellung im wechselnden psychischen Zusammenhang usw.), nicht aber der Intensität oder Dauer des Reizes ihr Uebergewicht verdankt, so empfinden wir diese Beeinflussung der Reproduktion als von uns selbst ausgehend, nicht von außen durch Dinge und Vorgänge uns aufgedrängt. Und wir reden dann von einem besonders im Denken zutage tretenden Einfluß des Willens auf den Vorstellungsablauf, einem Problem, das im übrigen von einer Lösung noch weit entfernt ist.

Konstellationswirkung erklärt auch die Tatsache, daß von sinnhaltigen Lernstoffen (Sätzen, Texten) in der gleichen Zeit oder mit der gleichen Zahl von Wiederholungen viel mehr gelernt wird als von sinnlosem oder doch zusammenhanglosem Material (Silben, Zahlen, Wörtern) oder richtiger: daß ein gleiches Quantum von jenen nach kürzerer Lernzeit reproduziert werden kann als von diesen. Die durch Worte angeregten Inhaltsvorstellungen bilden einen parallellaufenden und obendrein in sich fester zusammenhängenden Strom psychischer Vorgänge, die assoziativ die Reproduktion der Textwörter unterstützen, indem die von ihnen ausgehenden Dispositionsanregungen hinzutreten zu den von Wort zu Wort gehenden Anregungen. Und die allbekannte Ueberlegenheit rhythmischer und gereimter Lernstoffe, welche vor allem dadurch offenbar wird, daß der Lernende sie rascher und leichter wiedergeben kann, also in kürzerer Lernzeit und mit kleinerer Wiederholungszahl, und nach einer Zwischenzeit sie rascher wiederlernt, also mit größerem Ersparniswert, beruht zum größeren Teile auf ähnlicher Unterstützung, indem von dem sicher ablaufenden rhythmischen Schema assoziative Anregungen zu den entsprechenden Wörtern sowie von dem ersten Reimwort zu den späteren darauf reimenden Wörtern ausgehen. Ebenso beruht auf Konstellationswirkung die Hilfe, welche die Reproduktion eines Wortes erfährt durch die Vorstellung der Textstelle, wo es gelernt wurde, gewisser Eigentümlichkeiten des Druckes usw.

ι) Hemmung und divergente Anregung. Die Wirksamkeit der Dispositionen unterliegt ähnlichen Beeinträchtigungen wie die Entstehung der Dispositionen. Abgesehen von der Abnahme der Dispositionen mit ihrem Alter, welche schließlich in Vergessen endet, und von pathologischen Fällen von Gedächtnisschwäche oder -verlust (Amnesie), in welchen beiden wir teils dauernde Schädigungen teils nur vorübergehende Lähmungen der Dispositionen sehen, wobei wir das Wesen dieser Schädigung und Lähmung völlig dahingestellt sein lassen, erfährt die Wirksamkeit der Dispositionen vorübergehende Hemmungen, wie wir sahen, durch Ermüdung, Krankheit, ungenügende Ernährung usw., wodurch die Bildung von psychischer Kraft gehemmt ist, während die Dispositionen selbst unangetastet bleiben. Das Gegenstück dazu sind diejenigen Beeinträchtigungen der reproduktiven Funktion der Dispositionen, welche nicht sowohl in einer Herabsetzung des Gesamtvorrates der psychischen Kraft besteht als vielmehr in einer Teilung desselben, bedingt durch die Konkurrenz der psychischen Vorgänge um diese psychische Kraft, wie sie am deutlichsten vorliegt in der Teilung der Aufmerksamkeit (effektuelle Hemmung, reproduktive Hemmung). Der theoretisch einfachste Fall liegt vor, wenn von einer Disposition aus die psychische Erregung sich verteilt auf die mit ihr assoziierten anderen Dispositionen (divergente Dispositionsanregung). Experimentell wurde festgestellt, daß bei der Möglichkeit verschiedener Reproduktionen der über die Konkurrenten siegende psychische Vorgang später zu seinem Inhalt kommt als, gleiche Stärke der Dispositionen vorausgesetzt, einer, der keine oder doch weniger Konkurrenten hatte. Ist von einem genannten Dichter irgendein Werk, zu einer genannten Jahreszeit irgendein beliebiger Monat anzugeben usw. (mehrdeutige Reproduktion), so ist die Reproduktionszeit größer, als wenn von einem bestimmten Werk der Name des Dichters, von einem bestimmten Monat die Jahreszeit zu nennen ist (eindeutige Reproduktion) (Cattell, Münsterberg, Wreschner u. a.). So wird auf ein abstraktes Reizwort ein assoziiertes Reaktionswort langsamer reproduziert als auf ein konkretes (Hirszowicz). Gleichheit der Präsenzstärke der Dispositionen und der Assoziationen vorausgesetzt, wird also der Weitergang der Reproduktion um so mehr verzögert, je größer die Zahl der assoziierten und noch nicht von anderer Seite her angeregten Dispositionen ist (Gesetz der divergenten Dispositionsanregung). Und ebenso ist es die Verteilung der psychischen Kraft auf mehrere Vorgänge, welche bewirkt, daß wir eine mechanisch gelernte Reihe von Wörtern sicherer und rascher reproduzieren, wenn wir dabei nichts anderes denken, als wenn wir uns ihren Inhalt vergegenwärtigen, daß der laut Vor-

lesende weniger vom Inhalte erfaßt als der still Lesende, vorausgesetzt, daß er an das stille Lesen gewöhnt ist, daß das Sprechen oder hörbare Lesen anderer uns im eigenen stillen Lesen stört, daß wir, in unsere Gedanken versunken, vorübergehende Bekannte nicht erkennen oder doch erst geraume Zeit nach der Begegnung, wie wir früher gezeigte Silben, welche man uns wieder zeigt, während wir mit leichten Rechnungen beschäftigt sind, viel weniger oft wiedererkennen, als wenn man sie uns in unbeschäftigten Augenblicken vorführt (Abramowski). Diese gegenseitige Hemmung kann schließlich zu völligem Ausbleiben einer Reproduktion führen; es setzt sich keiner der psychischen Vorgänge durch.

5. Gedächtnistypen. Die Gesetze, welche die Beobachtung mit und ohne Experiment festgestellt hat, haben zwar für alle oder doch die meisten Individuen Gültigkeit; aber die quantitative Seite ist von Person zu Person verschieden. Wir unterscheiden danach Gedächtnis- oder Vorstellungstypen, und zwar sowohl formale wie materiale. Unter Typus verstehen wir das gegenüber dem Durchschnittlichen unter gleichen äußeren Bedingungen festgestellte, auf angeborene oder erworbene innere Bedingungen zurückzuführende Vorherrschen bestimmter formaler oder materialer Eigentümlichkeiten im Zusammenspiele der verschiedenen Gesetzmäßigkeiten bei der Entstehung und Wirksamkeit der Dispositionen.

In formaler Beziehung unterscheiden wir zunächst die schnellen und die langsamen Lerner, je nach der Lernzeit oder der Wiederholungszahl, welche zur Aneignung eines gleichen Lernstückes, zur Schaffung gleich starker Dispositionen nötig ist, oder je nach dem Lernquantum, das in der gleichen Lernzeit bewältigt wird. Dann, nach der Dauer der erworbenen Dispositionen gleicher Anfangsstärke, die nachhaltig oder für abständige d. h. nach längerer Zeit erfolgende Reproduktion besser Lernenden und die flüchtig oder nur für sofortige Reproduktion Einprägenden; ferner die rasch und die langsam Reproduzierenden, also die lebhaften und schnellen und die schwerfälligen Denker; schließlich solche, welche über das durchschnittliche Maß hinaus auf Grund der Aehnlichkeit reproduzieren, und solche, welche mehr auf Grund der Assoziation reproduzieren, und zwar entweder mehr sukzessiv erworbene Inhalte oder mehr simultan erworbene. In diese schon von der vorwissenschaftlichen Beobachtung aufgestellten individuellen Unterschiede und ihren Zusammenhang mit anderen psychischen Eigentümlichkeiten der Individuen hat die experimentelle Beobachtung noch manchen tieferen Einblick eröffnet und manch neuen Einteilungsgesichtspunkt gewonnen.

Auffälliger aber sind die materialen Typen. Die groben Unterschiede hat auch die Alltagsbeobachtung längst festgestellt und danach ein Personengedächtnis, Ortsgedächtnis, musikalisches Gedächtnis, Namengedächtnis, Zahlengedächtnis usw. unterschieden. Maler wie Vernet, Doré, Makart vermochten aus dem Gedächtnis einmal gesehene Gegenstände und Personen getreu zu malen, während es wieder andere gibt, welche sich keine Farbe lebhaft, keine Form sicher vorzustellen vermögen. Der König Mithridates soll 22 Sprachen beherrscht, der Kardinal Mezzofanti 66 verstanden haben, der Philologe Jos. Sealiger soll in 21 Tagen den ganzen Homer auswendig gelernt haben, und vom Philosophen Seneca wird berichtet, daß er nach einmaligem Anhören 3000 Wörter hersagen und 200 Verse in umgekehrter Reihenfolge wiederholen konnte. Auch bei Schwachsinnigen kommt gelegentlich eine enorme Leistungsfähigkeit des Wortgedächtnisses vor, so bei einem 14 jährigen Stotterer, der ein Quartblatt gedruckten Textes, selbst einer ihm völlig unbekannten Sprache wie Latein, nur 2 bis 3 3 Minuten lang durchzulesen brauchte, um es dann fehlerlos, wenn auch stockend, wie er ja sonst auch las, nach einem inneren Bild hersagen zu können (Drobisch). Diesen stehen gegenüber andere sehr intelligente Individuen, welchen es Mühe kostet ein kurzes, wohl verstandenes Gedicht auswendig zu lernen. — Den auffallendsten materialen Typus vertreten die Rechenkünstler. Während es normalen, selbst geistig sehr hochstehenden und als Mathematiker hervorragenden Individuen schwer wird, nach einmaligem Anhören oder Durchlesen mehr als 12 Ziffern sich zu merken, gelang es den Kopfrechengenies, wie Dase, Diamandi, Inaudi, Rückle u. a., das Fünf- bis Zehnfache nach einmaliger Darbietung sich einzuprägen. Rückle lernte in nur 8 bis 10 Minuten eine Reihe von 200 einstelligen Zahlen (Müller An. I). Uebrigens finden sich starke Zahlengedächtnisse nicht selten auch bei Schwachsinnigen (Heller). Wie es ferner Menschen gibt, denen es unmöglich ist, selbst eine einfache kurze Melodie auch nach wiederholtem Anhören sich sicher einzuprägen, so gibt es bekanntlich wiederum nicht wenige, welche sich durch eine unglaubliche Fähigkeit, Melodien zu merken, auszeichnen. Daß der 14 jährige Mozart Allegris Miserere nach einmaligem Anhören fast fehlerlos aus dem Gedächtnis niedergeschrieben hat, ist das bekannteste Beispiel. Musikalisches Gedächtnis wurde des öfteren auch bei Schwachsinnigen konstatiert, so bei einem 6 jährigen Idioten, der kein Wort nachsprechen konnte

und doch Melodien von Kinderliedern summte (Heller), oder bei einigen Aphatischen, die trotz Verlust ihrer Sprache noch Melodien singen konnten (Kußmaul).

Neben solchen abnormen Leistungen des Gedächtnisses, die bestehen können neben starker geistiger Minderwertigkeit und bedingt sind vor allem durch das Interesse (Interessentypen), hat die experimentelle Beobachtung auch feinere, zumeist angeborene Unterschiede aufgedeckt und danach sogenannte Anschauungs-, Gedächtnis- oder Vorstellungstypen aufgestellt, vor allem den visuellen oder optischen Typus, den auditiven oder akustischen, den taktilmotorischen, je nachdem die optischen oder akustischen usw. Vorstellungen dominieren, den gemischten. Diese Unterschiede kehren wieder bei den Wortvorstellungen, bei denen durch Charcot und Ballet erstmals diese typischen Unterschiede erkannt wurden. Doch besteht zwischen den Wortvorstellungstypen und den — sagen wir — Objektvorstellungstypen keineswegs Parallelismus, sondern es ist gar nichts Seltenes, daß ein Individuum, das die Objekte, soweit möglich, nur optisch sich vorstellt, Wörter, Texte fast nur akustisch-motorisch sich vergegenwärtigen kann (Meumann, Feuchtwanger). — Diese individuellen Unterschiede treten deutlich hervor erst nach der Pubertät. Wenn sie auch auf angeborene Eigentümlichkeiten zurückgehen, sind sie doch nichts Unveränderliches. Durch bewußte Uebung eines weniger starken Gedächtnisses und Vernachlässigung des von Natur aus leistungsfähigeren kann die Leistungsfähigkeit jenes Gedächtnisses schließlich über dieses hinaus entwickelt werden. — Während unter normalen Umständen das günstigere Gedächtnis allein tätig ist, kann bei schwierigem Lernstoff neben dem dominierenden Gedächtnis auch ein anderes mitwirken (Radossawljewitsch) und bei Ermüdung oder Erkrankung des dominierenden Gedächtnisses treten die anderen in die Lücke (Aall, Cohn, Pfeiffer). — Wie sich die Geschlechter hinsichtlich des Gedächtnisses durch Vorherrschen dieser oder jener formalen und materialen Eigentümlichkeiten von einander unterscheiden, ist trotz zahlreicher Beobachtungen noch lange nicht hinreichend klargestellt.

Auch darüber sind die Untersuchungen noch nicht zu unbestrittenem Abschluß gelangt, ob das Gedächtnis, wie meist angenommen wird, durch Uebung gesteigert werden kann oder nicht. Seine Leistungsfähigkeit, das ist klar, kann gesteigert werden. Aber diese hängt ab nicht nur von dem Grade der Disponibilität als der Fähigkeit Dispositionen zu erwerben, welche um so größer ist, je mehr unter sonst völlig gleichen Umständen in der gleichen Zeit gelernt wird (gleiche Aufmerksamkeit, gleiche psychische Gesamtlage, gleiche Lerntechnik, gleiches Interesse, gleiche Vorbildung usw.), sondern auch vom Grade des Interesses, der Technik des Einprägens, der Fähigkeit, sich auf die Lernarbeit zu konzentrieren. Während Meumann und Ebert die unleugbare Erhöhung der Lernerfolge mit der zunehmenden Uebung zum größeren Teile auf eine Erhöhung der Disponibilität zurückführen, glauben Müller, Wreschner u. a. diese Zunahme des Lernerfolges durch Zunahme der Lerntechnik und der Konzentrationsfähigkeit erklären zu können. Einstweilen ist die letzte Erklärung ausreichend.

6. Erweiterter Gedächtnisbegriff. Das Wort „Gedächtnis" wird auch in einem weiteren Sinne gebraucht. In seinem bekannten Vortrage über „Das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organischen Materie" (1870) setzt Hering Gedächtnis und Uebung gleich und läßt durch Betätigung oder Uebung von den Individuen erworbene Eigentümlichkeiten in der Gattung sich vererben als Gattungserinnerungen. Mach, Forel folgten seinem Beispiele, ebenso Preyer, der von dem persönlichen Gedächtnis ein phyletisches unterscheidet, Häckel, der der Plastidüle ein unbewußtes Gedächtnis zuschreibt, Ostwald, der das Gedächtnis als eine Eigenschaft der lebenden Substanz betrachtet, und andere ähnlich. Ins einzelne durchgeführt hat den Gedanken aber erst Semon in seinem Aufsehen erregenden Buch „Die Mneme" (1. Auflage 1904), in welchem er nachzuweisen unternimmt, daß die Gesetze, welche im menschlichen Bewußtseinsleben das Erwerben von Dispositionen und das Reproduzieren von Vorstellungen regeln, im gesamten organischen Leben bis herab zur Pflanze das Erwerben bestimmter Abänderungen und ihre Reproduktion in den Nachkommen beherrschen. Bei dieser erweiterten Auffassung ist das Gedächtnis oder die Mneme, wie Semon lieber sagt, um den Gedanken an Bewußtseinsvorgänge ganz auszuschließen, die Fähigkeit eines organischen Körpers durch Betätigung irgendwelcher Art (Handlungen, Zustände, Vorgänge usw.) Abänderungen zu erfahren, welche nicht nur die gleiche Betätigung in späteren Fällen erleichtern, sondern auch ihr Wiederkehren ermöglichen, wenn nur ein Teil der erstmals vorhandenen Bedingungen gegeben ist, und welche zum Teil wenigstens auch auf die Nachkommen sich vererben können.

Es ist in der Tat die Uebereinstimmung zwischen den Gesetzen der Gewohnheit und Uebung und denen des Gedächtnisses so groß, daß man eine innere Verwandtschaft annehmen muß. Und so dürfen wir das Gedächtnis als einen Spezialfall der all-

gemeineren Erscheinung der Uebungsfähigkeit oder Disponibilität ansehen, als Disponibilität zu Vorstellungen.

Literatur. *Zusammenfassende Darstellungen:* **J. J. van Biervliet,** *La mémoire. Paris 1902.* — **E. Claparède,** *L'association. Paris 1903.* — **H. Ebbinghaus,** *Ueber das Gedächtnis. Leipzig 1885.* — **Derselbe,** *Grundzüge der Psychologie I, 2. Aufl. Leipzig 1905.* — **E. Meumann,** *Oekonomie und Technik des Gedächtnisses, 3. Aufl. Leipzig 1912.* — **G. E. Müller,** *Zur Analyse der Gedächtnistätigkeit und des Vorstellungsablaufes I. Leipzig 1911.* — **M. Offner,** *Das Gedächtnis, 3. Aufl. Berlin 1913 (worin sich die genauen Belege für das Gesagte finden).* — **P. Ranschburg,** *Das kranke Gedächtnis. Leipzig 1911.* — **R. Ribot,** *La mémoire et ses maladies, 1. Aufl. Paris 1881.* — **R. Semon,** *Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wandel des organischen Geschehens, 3. Aufl. Leipzig 1911.* — **A. Wreschner,** *Das Gedächtnis im Lichte des Experimentes, 2. Aufl. Zürich 1910.* — **Derselbe,** *Die Reproduktion und Assoziation der Vorstellungen. Leipzig, I. 1907, II. 1910.* — **W. Wundt,** *Grundzüge der physiologischen Psychologie, 6. Aufl. Leipzig 1908ff.* — **Th. Ziehen,** *Das Gedächtnis. Berlin 1908.* — *Literaturverzeichnisse bei* **Claparède, Meumann, Müller, Offner, Ranschburg.** — *Aus den wichtigeren Arbeiten über Einzelfragen seien herausgehoben:* **E. Ebert und E. Meumann,** *Ueber einige Grundfragen der Psychologie des Uebungsphänomenes im Bereich des Gedächtnisses. Archiv f. d. gesamte Psych.* 4 *(1904).* — **P. Ephrussi,** *Experimentelle Beiträge zur Lehre vom Gedächtnis. Ztschr. f. Psych.* 37 *(1904).* — **H. Höffding,** *Ueber Wiedererkennen, Assoziation und psychologische Aktivität. Vierteljahrsschr. f. wissensch. Philosophie* 13 *(1889),* 14 *(1890).* — **A. Jost,** *Die Assoziationsfestigkeit und ihre Abhängigkeit von der Verteilung der Wiederholungen. Ztschr. f. Psych.* 14 *(1897).* — **A. Lehmann,** *Ueber Wiedererkennen. Philos. Studien* 5 *(1888).* — **G. E. Müller und F. Schumann,** *Kritische Beiträge zur Untersuchung des Gedächtnisses. Ztschr. f. Psych.* 6 *(1894).* — **G. E. Müller und A. Pilzecker,** *Experimentelle Beiträge zur Lehre vom Gedächtnis. Leipzig 1900.* — **H. Münsterberg,** *Beiträge zur experimentellen Psychologie. Freiburg 1889/93.* — **W. Peters,** *Gefühl und Erinnerung. Kräpelins Psychologische Arbeiten* 6 *(1911).* — **A. Pohlmann,** *Experimentelle Beiträge zur Lehre vom Gedächtnis. Berlin 1906.* — **P. Radossawljewitsch,** *Das Behalten und Vergessen bei Kindern und Erwachsenen nach experimentellen Untersuchungen. Leipzig 1907.* — **L. Steffens,** *Experimentelle Beiträge zur Lehre vom ökonomischen Lernen. Ztschr. f. Psych.* 22 *(1900).* — **W. Stern,** *Ueber die Psychologie der individuellen Differenzen, 2. Aufl. Leipzig 1911.*

M. Offner.

Gefühl.

1. Begriff des Gefühls. 2. Die Frage nach der Mannigfaltigkeit der Lust- und Unlustqualitäten. 3. Die Methoden der Gefühlsforschung. 4. Die Ergebnisse der Gefühlsforschung: a) Die Abhängigkeit der Gefühle von den erregenden Bedingungen. b) Die Ergebnisse der Ausdrucksmethode. 5. Theorien der Gefühle.

1. Begriff des Gefühls. Den Empfindungen als den Folgeerscheinungen spezifischer Sinneserregungen und den Vorstellungen als deren Nachwirkungen stehen als besondere einfache Inhalte unseres Bewußtseins die Gefühle zur Seite. Dieser Name ist erst seit der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts für Lust und Unlust und ihnen ähnliche Zustände in Gebrauch gekommen. Damit wurde neben dem Erkenntnis- und Begehrungsvermögen ein neues, das Gefühlsvermögen, in die Psychologie eingeführt, das durch Tetens und namentlich durch Kant zur allgemeinen Annahme gelangte. Zunächst wurde hier zwischen den elementareren und den komplexeren Gemütszuständen ebensowenig scharf geschieden, wie zwischen den an Sinneseindrücke und den an intellektuelle oder ästhetische Verhaltungsweisen gebundenen Vorgängen. Die moderne Psychologie sucht dagegen namentlich die letzten, einfachen Qualitäten festzustellen, welche in allen Gemütserregungen eine Rolle spielen, und zugleich die Bedingungen schärfer zu trennen, von welchen sie abhängen. Der Name Gefühl wird im wissenschaftlichen Sprachgebrauch nicht mehr für Begeisterung und Aerger, Sehnsucht und Trauer verwandt, sondern nur noch für ihre von den Empfindungen verschiedenen spezifischen Gefühlskomponenten.

Ueber die Zahl dieser Komponenten herrscht Streit. Es stehen einander gegenüber:

1. Die einfache Lust-Unlusttheorie, die z. B. von Ebbinghaus, Külpe, Titchener vertreten wird, und nach der Lust und Unlust die einzigen und immer gleichen Gefühlsqualitäten sind;

2. die pluralistische Lust-Unlusttheorie, die z. B. von Stumpf und Ziehen vertreten wird, und die eine Mannigfaltigkeit von qualitativen Nuancen innerhalb der Lust-Unlustzustände annimmt;

3. die Lehre von der Mehrdimensionalität der Gefühle, die besonders von Th. Lipps und Wundt vertreten wird, und sowohl neben Lust und Unlust noch andere Gefühlsqualitäten, als auch innerhalb dieser Dimensionen eine Verschiedenheit der qualitativen Nuancierung annimmt. Oskar Vogt, der sich hinsichtlich der Dimensionenzahl Wundt im allgemeinen angeschlossen hat, hat freilich in jeder Dimension nur zwei einfache, einander entgegengesetzte Gefühle unterschieden. Die von Wundt eingeführten Dimensionsbegriffe umfassen erstlich die Lust und Unlust, sodann Erregung und

Beruhigung und drittens die Spannung und Lösung. Lipps dagegen unterscheidet die Gegenstandsgefühle (z. B. des Breiten, Spitzen, Ruhigen), die Konstellationsgefühle (z. B. die Heim- und Fremdgefühle) und affektive Zustandsgefühle (z. B. der Leichtigkeit und Schwere, der Langeweile), wobei die letzteren Lust und Unlust in mannigfaltiger Nuancierung enthalten. Als Grundgefühl gilt ihm das Tätigkeits- oder Lebensgefühl. Alle Gefühle sind Ich-Erlebnisse.

Eine Entscheidung über diese Theorien kann nur auf Grund einer genauen Vergleichung der als Gefühle bezeichneten Tatsachen und eines daraus gewonnenen Kriteriums gegeben werden. Unzweifelhaft kann dabei nur von der einfachen Lust-Unlusttheorie ausgegangen werden, weil alle in der Anerkennung der von ihr angenommenen Gefühlsqualitäten übereinstimmen. Durch zwei Eigentümlichkeiten scheinen sich aber Lust und Unlust von den Empfindungen insbesondere zu unterscheiden. Erstlich durch die Universalität ihrer Erregung, indem alle Sinnesreize und darüber hinaus auch Empfindung, Vorstellung, Gedanken und die psychischen Funktionen des Beachtens, Urteilens, Wollens Lust und Unlust entstehen lassen können. Zweitens durch die Aktualität ihres Daseins, wonach Lust und Unlust den Unterschied zwischen primärem und sekundärem Erlebnis, zwischen Empfindung und Vorstellung, zwischen ursprünglichem Eindruck und seiner Reproduktion durch das Gedächtnis nicht erkennen lassen. Was sonst noch als Kriterium von Lust und Unlust angegeben wird, wie die Gegensätzlichkeit, die Unbeachtbarkeit, die Unselbständigkeit, die Einheitlichkeit, die Unlokalisierbarkeit hat keine durchschlagende Bedeutung, weil sich in allen diesen Fällen Gegeninstanzen namhaft machen lassen. Wenden wir die beiden bezeichneten Kriterien auf die von den Vertretern der Mehrdimensionalitätslehre außer Lust und Unlust angegebenen Dimensionen an, so zeigt sich alsbald, daß die letzteren nicht in demselben Sinne Gefühle genannt werden können. Erregung und Spannung haben nicht das Merkmal der Aktualität, sondern lassen sich jederzeit ebensogut vorstellen oder reproduzieren, wie Farben, Töne oder Gerüche, und erweisen damit ihren Empfindungscharakter. In den von Lipps angenommenen Gegenstands- und Konstellationsgefühlen aber fehlt, von anderem abgesehen, die Universalität. Denn ihr Auftreten hängt zweifellos von einer qualitativen Beschaffenheit der Gegenstände ab, denen sie entsprechen. Zugleich involvieren sie unklare allgemeine Bestimmungen über die Gegenstände und offenbaren sich damit als intellektuelle Angaben von unsicherem, vorläufigem Charakter. Die Lust-Unlusttheorien sind darum den Mehrdimensionalitätstheorien vorzuziehen, sofern wir unter Gefühlen die durch Universalität der Entstehung und durch Aktualität des Daseins ausgezeichneten und keine Gegenstandsbestimmungen enthaltenden einfachen Bewußtseinsinhalte verstehen. Damit werden jene anderen, von Lipps und Wundt angeführten Tatsachen nicht bestritten, sondern nur aus der Klasse der Gefühlsqualitäten ausgeschieden.

2. Die Frage nach der Mannigfaltigkeit der Lust- und Unlustqualitäten. Es gibt viele Psychologen, welche die Lust an einem warmen Bade von derjenigen an einer Farbenkombination oder an einem Wohlgeruch als Lustqualität verschieden finden. Wundt hat sogar jeder Besonderheit der Empfindungen qualitativ eigentümliche Lust und Unlust beigelegt. Andere gehen nicht soweit in der Differenzierung der Gefühlsqualitäten, sondern unterscheiden nur etwa zwischen sinnlichen, ästhetischen, logischen, ethischen Gefühlen. Eine empirische Entscheidung ist vorläufig nur auf indirektem Wege möglich, wenn wir davon absehen, daß Vogt bei Versuchen im eingeengten Wachsein und einer Abstraktion der Gefühle von ihren Begleiterscheinungen keine Unterschiede innerhalb der Lust und Unlust hat entdecken können. Für dieses Ergebnis sprechen noch folgende Gründe:

1. Die allgemeine Vergleichbarkeit der Lust- und Unlustgefühle untereinander und die darauf beruhende Möglichkeit einer einheitlichen Abstufung der Gefühlswerte. Wenn die Gefühle eine so große Verschiedenheit aufwiesen wie die Empfindungen, so würde sich über ihre Stärke und Ausbreitung ebensowenig ein zuverlässiges Vergleichsurteil abgeben lassen, wie über die analogen Eigenschaften verschiedener Empfindungsqualitäten. Tatsächlich aber lassen sich die Grade der Lust und Unlust auf allen Gebieten beurteilen. Das ist von großer biologischer Wichtigkeit, insofern es zweckmäßig ist, daß wir im Interesse unserer Erkenntnis eine möglichst große Mannigfaltigkeit unterscheidbarer Empfindungsqualitäten zur Verfügung haben, aber bei der Stellungnahme zu den Eindrücken und Aufgaben des Lebens mit vergleichbaren Gefühlen auf sie reagieren.

2. Die Möglichkeit einer unbeschränkten Kompensation der Gefühle durch einander. Jede Unlust kann durch jede Lust inhaltlich ersetzt und ausgeglichen werden, was nicht möglich wäre, wenn die qualitativen Unterschiede irgend erheblich wären.

3. Die Irrelevanz der begleitenden Gefühle für die spezifische Vergleichung von Sinneseindrücken. In der psychophysischen Maßmethodik wird auf Störungen der Emp-

findlichkeit und Unterschiedsempfindlichkeit durch wechselnde Lust- und Unlustqualitäten keine Rücksicht genommen.

4. Die Unwahrscheinlichkeit einer größeren Mannigfaltigkeit der Gefühlsqualitäten und die damit zusammenhängende Schwierigkeit und Diskrepanz einer Einteilung der Gefühle. Wären Lust und Unlust auch nur annähernd von so großer qualitativer Verschiedenheit, wie hohe und tiefe Töne, oder rot und grün, so wäre ein Zweifel an ihrer Mannigfaltigkeit überhaupt undenkbar. Sie müßten sich in Reihen anordnen und extremere Glieder einer Reihe mit Leichtigkeit unterscheiden lassen. Der Zwiespalt zwischen der einfachen und pluralistischen Lust- und Unlusttheorie wäre dann unmöglich. Ebenso müßte eine Klassifikation der Gefühle nach gleichartigen Gesichtspunkten auf Grund dieser Tatsachen durchführbar sein, während sie jetzt ganz verschieden ausfällt und sich nach den Empfindungen und anderen Bewußtseinsinhalten zu richten pflegt, mit denen sie verbunden auftreten.

5. Die Tatsache allgemeiner Gefühlsübertragung oder -irradiation. Wenn auf einen beliebigen Eindruck A (z. B. die optische Erscheinung eines Menschen) ein Gefühl G (z. B. Unlust) übergehen kann, weil zwischen A und einem B (z. B. einem üblen Geruch), woran G geknüpft ist, eine regelmäßige Verbindung besteht, so muß offenbar G durch keine qualitativen Unterschiede daran gehindert sein, von einem beliebigen B auf ein beliebiges A zu irradiieren.

6. Die Tatsache weitgehender Gefühlsanalogie und die darauf beruhende Möglichkeit der Substitution eines Eindrucks für einen anderen. So reden wir von herber Trauer und süßem Behagen, von weicher Sehnsucht, von warmer Teilnahme usf. und übertragen somit die an gewissen Sinnesqualitäten vorzugsweise haftenden Gefühle ohne weiteres auf Zustände, die davon ganz verschieden sind.

7. Der Mangel an Gefühlskomplexionen im Sinne von Farben- und Tonverbindungen. Gäbe es merklich verschiedene Lustarten, so müßten sich bei Einzelgefühlen der Lust ebensolche Kombinationen von Lüsten nachweisen lassen, wie etwa Tonverschmelzungen oder Farbenkontraste.

8. Der Mangel eindeutiger Reproduktionstendenz der Gefühle. An einem besonderen Annehmlichkeits- oder Unannehmlichkeitscharakter pflegen wir die Eindrücke, die wir wahrgenommen haben, nicht wiederzuerkennen. Auch haben lust- und unlustbetonte Inhalte für das unmittelbare Behalten keinen Vorzug gegenüber indifferenten Eindrücken, sofern gleiche Aufmerksamkeit für alle besteht. Die von Peters nachgewiesene Mehrzahl gefühlsbetonter Erlebnisse unter den erinnerten steht damit nicht in Widerspruch. Da nun eindeutige Beziehungen dieser Art eine charakteristische Beschaffenheit der für das Wiedererkennen oder die Reproduktion in Betracht kommenden Motive voraussetzen, so kann aus dem Mangel jener Eindeutigkeit auch auf den Mangel ihrer Bedingung, also der qualitativen Eigenart von Lüsten und Unlüsten geschlossen werden.

Auf Grund dieser Erwägungen wird man der einfachen Lust-Unlusttheorie mindestens eine größere Wahrscheinlichkeit zubilligen dürfen, als der pluralistischen. Auch stellt sie die methodologisch zu bevorzugende einfachere Ansicht dar und muß daher der anderen die Beweislast für ihre Richtigkeit aufbürden. Selbstverständlich wird damit nicht bestritten, daß der Gesamteindruck eines erfrischenden Bades anders ist als der einer wohlschmeckenden Speise. Aber das braucht ja nicht an der Lust in beiden Fällen zu liegen. Wenn saure Apfelsinen und saurer Essig verschieden „schmecken", so braucht doch darum nicht die Säure in beiden Fällen qualitativ verschieden zu sein.

3. Die Methoden der Gefühlsforschung. Man pflegt Eindrucks- und Ausdrucksmethoden und Kombinationen beider anzuwenden. Die Eindrucksmethoden bestehen in der systematischen Anwendung von gefühlserregenden Bedingungen, z. B. Sinnesreizen. Dabei findet man alsbald, daß das Auftreten der Gefühle in hohem Maße von der Individualität der Versuchsperson und von ihrer jeweiligen Disposition abhängt. Die Ausdrucksmethoden bestehen in einer Registrierung der unter dem Einfluß der Gefühle erfolgenden Aeußerungen, wie z. B. der Pulsfrequenz. In der Regel kombiniert man jetzt beide Methoden miteinander. Die Eindrucksmethoden sind besonders auf dem Gebiet der experimentellen Aesthetik genauer ausgebildet worden. Man läßt hier nach einer Methode der Wahl aus einer vorgelegten Reihe von Eindrücken einige auf Grund ihrer besonderen Gefühlsbedeutung auswählen oder nach einer Reihenmethode die nach objektiven Gesichtspunkten geordnete Reihe in eine solche umwandeln, die nach Graden der Gefühlsbetonung abgestuft ist. Oder man läßt nach einer Herstellungsmethode aus einzelnen Komponenten eine gefällige Kombination erzeugen oder nach einer Methode der paarweisen Vergleichung je zwei Glieder einer Reihe auf ihren Gefühlswert vergleichen und bestimmt aus der Zahl der auf die einzelnen Glieder entfallenen Vorzugsurteile den Gefühlswert derselben.

Die Ausdrucksmethoden streben danach eine Korrelation zwischen Gefühlen und körperlichen Erscheinungen nachzuweisen. Als letztere kommen Mienen und

Gebärden, Frequenz, Höhe und Form des Pulses und der Atmung, der Blutdruck und das von Blutverschiebungen abhängige Volumen eines Körperteiles, die Temperatur, die Muskelkraft und anderes in Betracht. Man bedient sich dabei aller der Apparate, die die Physiologie für solche Messungen anwendet, des Sphygmographen für die Pulsbestimmung, des Pneumographen für die Registrierung der Atmung, des Plethysmographen für die Messung des Volumens usw.

Die Tatsache, daß es keinen Reiz und keine Empfindung, ebenso keine Vorstellung und keinen Gedanken gibt, die unter allen Umständen ein bestimmtes Gefühl nach sich zögen, und daß zugleich jeder von ihnen sowohl angenehm als auch unangenehm sein kann, bringt besondere Schwierigkeiten in die Untersuchung der Gefühle. Der Unterschied adäquater und unadäquater Erreger verliert hier seine Bedeutung. Die begleitenden Umstände und die Empfänglichkeit gewinnen dafür einen überragenden Einfluß. Will man daher die Abhängigkeit der Gefühle von den sie erregenden Einzelbedingungen für sich studieren, so muß man die Konstanz der Disposition und der Individualität, sowie der an die Erreger sich anschließenden Folgeerscheinungen auf intellektuellem und sinnlichem Gebiet voraussetzen können. Die Folgeerscheinungen spielen insofern für die Gefühlsbetonung eines Erregers eine nicht zu vernachlässigende Rolle, als sie auf Grund der Gefühlsirradiation diese zu modifizieren vermögen. Die Resultate der Eindrucksmethoden sind deshalb noch wenig befriedigend ausgefallen.

Bei den Ausdrucksmethoden muß ein möglichst gefühlsfreier Normalzustand vor der Aufnahme der einer Gefühlsveränderung zuzuordnenden Kurve registriert werden, weil man sonst keinen Maßstab für die beobachteten körperlichen Erscheinungen zur Verfügung hätte. Bisher ist dabei der Einfluß einer relativ andauernden Gemütslage vernachlässigt worden, indem man fast allein solche Gefühle berücksichtigte, die im Anschluß an bestimmte Eindrücke auftauchten. Und doch erscheinen die Einzelwellen unseres Gemütslebens als etwas verhältnismäßig Unbedeutendes gegenüber der Ebbe und Flut, die das ganze Niveau verändern. Ferner unterliegen die sogenannten Ausdruckssymptome mannigfachen Einflüssen auch unabhängig von den Gefühlen, denen sie entsprechen sollen. So z. B. steigert eine Vermehrung des Kohlensäuregehaltes des Blutes kompensatorisch die Tätigkeit des Atmungszentrums. Auch bestehen Wechselbeziehungen zwischen den Symptomen, so hängen Pulsbeschleunigung und Pulserniedrigung in der Regel zusammen, stärkere Atmung wirkt mechanisch auf den Blutdruck ein usf. Dazu kommt, daß die Beziehungen zwischen den Gefühlen und den Ausdruckserscheinungen so sehr vermittelt und schwankend sind. Ein Normalzustand braucht dem anderen nicht zu gleichen, und es kann bei manchen Versuchspersonen und an manchen Versuchstagen überhaupt schwierig sein, einen solchen Zustand herzustellen oder für eine gewisse Zeitdauer zu erhalten.

4. Ergebnisse der Gefühlsforschung. 4a) Die Abhängigkeit der Gefühle von den erregenden Bedingungen. Da es nichts gibt, was nicht die Entstehung von Lust oder Unlust veranlassen könnte, so ist allgemein zu sagen, daß Gefühle von psychischen Tatbeständen und von denjenigen physischen abhängig sein können, die wir als Bedingungen für die Entstehung von psychischen Tatbeständen ansehen, von den Reizen. Jene lassen sich in Bewußtseinsinhalte und in Bewußtseinsakte oder -funktionen einteilen. Es gibt somit Reiz- oder sinnliche Gefühle (z. B. die Unlust beim Stichschmerz oder Hunger), Inhaltsgefühle (Lust an einer Farbe, an einem Geruch, mögen sie empfunden, vorgestellt oder gedacht werden) und Akt- oder Funktionsgefühle (Unlust an einer Denkoperation, Lust an kraftvollem Wollen und Handeln). Die Gesamtheit der für die Gefühle maßgebenden Einflüsse läßt sich danach durch folgende Funktionsformel ausdrücken:

$$G = f\,[I,\ D,\ E_{(r,\ i,\ a)}R_{(v,\ m)}],$$

wo I die Individualität des ein Gefühl erlebenden Subjekts, D die jeweils bestehende Disposition für Gemütserregungen, E die erregenden Bedingungen (Reize, Inhalte und Akte) und R die reaktiven Folgeerscheinungen einer primären Gefühlserregung, teils vorstellungs- und gedankenmäßige (v), teils motorisch-kinästhetische (m), bedeuten. Ein bestimmtes aktuelles Gefühl ist also von einer so großen Zahl wirksamer Faktoren abhängig zu denken, daß es außerordentlich schwer werden muß, die einzelnen Einflüsse gesetzmäßig festzustellen, zumal es bei der Ausbildung resultierender Gefühlswirkungen einem Gefühl nicht angesehen werden kann, was die einzelnen Faktoren zu seiner Gestaltung beigetragen haben. Daraus erklärt es sich, daß man über die gesetzmäßigen Beziehungen der Gefühle zu ihren Bedingungen noch nicht viel Sicheres ermittelt hat.

1. Die Abhängigkeit von der Stärke des Reizes läßt sich so formulieren: Hat ein Reiz von der Stärke S Unlust erregt, so wirkt eine weitere Verstärkung von S bis zu einem Grenzwert, über den hinaus keine Veränderung mehr eintritt, steigernd auf die Unlust ein, während eine Abschwächung von S auch die Unlust schwächt. Steigerung der Intensität eines Reizes kann dagegen bei

vorhandener Lust sowohl verstärkend als auch schwächend auf das Gefühl einwirken, weil das Maximum der Lust zwischen einem aufsteigenden und absteigenden Ast der Gefühlskurve liegt.

2. Die Dauer des Reizes ist innerhalb gewisser Grenzen wie bei den Empfindungen ein Aequivalent für die Intensität, d. h. eine größere Dauer wirkt wie eine stärkere Intensität. Ebenso kann man von einem Anklingen und Abklingen des Gefühls und einer dem Ermüdungsabfall bei den Empfindungen entsprechenden Gefühlsabstumpfung bei längerer Dauer oder häufigerer Wiederholung desselben Reizes reden, wobei freilich die Zeitwerte für die Gefühle merklich größer sind. Die Abstumpfung scheint bei Lustgefühlen rascher einzutreten als bei Unlustgefühlen (Kowalewski).

3. Die Abhängigkeit von den Inhalten spottet vorläufig noch des Versuchs einer exakten Bestimmung. Jeder Inhalt, der durch die Aufmerksamkeit isoliert oder auf Grund einer Zusammenfassung vereinheitlicht werden kann, ist möglicher Gefühlserreger. Darum können absolute Eigenschaften, wie süß, rot, Veilchenduft neben Beziehungen der Inhalte zueinander, wie rhythmische oder räumliche Verteilung von Tönen bezw. Farben, ferner Einzeleindrücke und -gegenstände, wie ein Tier oder eine Pflanze, neben Gesamteindrücken oder kollektiven Gegenständen, wie ein Städtebild, ein Wald, ein Interieur, selbständig Gefühle auslösen. Im allgemeinen sind die Lust und Unlust, die bei Inhalten niederer Sinne auftreten, konstanter als diejenigen, welche die Eindrücke höherer Sinne begleiten. Man pflegt schon von Perversitäten zu reden, wenn stark bittere Geschmäcke, üble Gerüche, Schmerzen indifferent bleiben oder gar angenehmen Eindruck machen. Auch scheint ein Prinzip der goldenen Mitte für die Inhalte zu gelten, wonach deren Lustwirkung in verhältnismäßig enge Grenzen zwischen einem Zuviel und einem Zuwenig eingeschlossen ist.

4. Noch weniger wissen wir zurzeit über die Funktionsgefühle. Am meisten läßt sich darüber auf Grund ästhetischer Untersuchungen über die Freude am Miterleben, an der Einfühlung, an der aufmerksamen Betrachtung sagen. Die Leichtigkeit und Schwierigkeit, mit welcher sich ein solcher Akt vollzieht, das Gelingen und Mißlingen desselben im Hinblick auf ein durch ihn zu erreichendes Ziel, die Energie, mit der er sich entfaltet und durchsetzt, seine Dauer, die Geschwindigkeit, mit der er wechselt oder abläuft, die Kontinuität und Plötzlichkeit des Ueberganges in andere Betätigungsweisen haben hier einen im einzelnen noch nicht genügend aufgeklärten Einfluß auf die Gefühle.

5. Die Abhängigkeit von der Individualität des ein Gefühl erlebenden Subjekts wird gewöhnlich in der Lehre von den Temperamenten berücksichtigt. Hiernach hat der Sanguiniker leicht ansprechende und rasch wechselnde, sowie zur Lustbetonung neigende Gefühle, der Choleriker starke und nachhaltige, der Phlegmatiker schwer ansprechende und schwache, der Melancholiker starke, andauernde und zur Unlustbetonung neigende Gefühle. Ferner unterscheidet man zwischen gleichmütigen und launenhaften, heiteren und schwermütigen Naturen, zwischen Optimisten und Pessimisten, gefühlskalten und gefühlswarmen, gefühlsrohen, grobfühligen und feinfühligen Personen, Gemütsmenschen und Verstandesmenschen.

6. Die Abhängigkeit von der Disposition ist so wenig wie die vorerwähnte bisher genauer untersucht worden. Bei einem und demselben Individuum kann die Disposition für das Auftreten bestimmter Gefühle sehr verschieden sein. Man pflegt die Disposition als eine Gemütsstimmung zu betrachten, die den einzelnen erregenden Anlässen je nach ihrer Lust- oder Unlustfärbung konform oder konträr ist. Aber alle oben aufgeführten individuellen Unterschiede scheinen, wenn auch in erheblich engeren Grenzen, ebenfalls als dispositionelle Variationen vorzukommen.

7. Die Abhängigkeit von den Folgeerscheinungen, von den sekundären Faktoren auf intellektuellem und sinnlichem Gebiet ist bisher nur in ästhetischem Interesse eingehender behandelt worden. Nachdem schon im 18. Jahrhundert auf die Wichtigkeit der assoziativen Beziehungen für die ästhetische Beurteilung eines Eindrucks hingewiesen worden war, hat namentlich Fechners Unterscheidung eines direkten und assoziativen Faktors zu einer gründlicheren Untersuchung dieser Tatsache geführt. Dabei stellte sich heraus, daß hier eine große Mannigfaltigkeit von wirksamen Sekundärbedingungen besteht. Nicht nur die Erinnerung an erfreuliche oder unerfreuliche Gegenstände oder Vorgänge, welche mit einem gegebenen Eindruck verbunden sind, also ein in einem engeren Sinne so zu nennender assoziativer Faktor, sondern auch die Beziehung auf einen Zweck (z. B. Bewohnbarkeit bei einem Hause) und die daraus sich ergebenden Gradbestimmungen der Zweckmäßigkeit, ein teleologischer Faktor, ferner die Beziehung zu einem Sinn oder einer Bedeutung, welche einem primären Eindruck zukommen und Stufen der Adäquatheit aufweisen können, ein symbolischer Faktor u. a. hat eine ohne weiteres verständliche Wirkung auf die Gefühle. Dazu

kommen die sinnlichen Folgeerscheinungen, die aus den motorischen Folgeerscheinungen entspringen, die Spannung, Erregung, die den ganzen Körper ergreifen können und dann den Charakter von Gemeinempfindungen tragen u. dgl. m.

4b) Die Ergebnisse der Ausdrucksmethode. Nach den bisherigen zahlreichen, aber wenig erfolgreichen Untersuchungen dieser Art hat man namentlich wesentliche Unterschiede im Verhalten der Gefühle und ihrer Begleiterscheinungen zu beachten.

1. Es gibt Einzel- und Gemeingefühle ebenso wie Einzel- und Gemeinempfindungen. Jene beschränken sich auf die Lust- oder Unlustbetonung eines im Bewußtsein isolierbaren Bestandteils desselben, einer Empfindung oder Komplexion, einer Vorstellung, eines Gedankens. Solche Einzelgefühle scheint es nur unter den sinnlichen und den Inhaltsgefühlen zu geben, da die Akte eine unmittelbare Bedeutung für das ganze Subjekt besitzen und damit auch die an sie gebundenen Gefühle Gemeingefühle werden. Diese sind somit das ganze Subjekt ergreifende, eine einheitliche Färbung oder Betonung für das Seelenleben eines Moments in seiner Totalität darstellende Gefühle. Einzelgefühle können durch einen noch nicht näher bekannten Prozeß der Ausbreitung Gemeingefühle werden.

2. Ferner hat man zwischen aktiven und passiven Gefühlen zu unterscheiden. Jene sind an die Betätigungsweisen des Subjekts, an sein Beachten und Wahrnehmen, Wollen und Handeln, Konstruieren und Urteilen gebunden und scheinen selbst aus der Spontaneität einer ursprünglichen Leistung zu entstammen. Die passiven Gefühle dagegen drängen sich gewissermaßen auf, sind gegeben wie eine Empfindung und werden gleich diesen in rezeptivem Verhalten erlebt. Es gibt aktive und passive Lust, aktive und passive Unlust, wie besonders von Dumas und Mignard an pathologischen Fällen nachgewiesen worden ist.

3. Endlich hat man affektive oder Chok- und Stimmungsgefühle auseinanderzuhalten. Jene sind verhältnismäßig starke und plötzliche Aufwallungen des Gefühlslebens, während diese nachhaltigere, langsamer sich verändernde und weniger heftige Zuständlichkeiten desselben sind. Beide Arten gehören in der Regel zu den Gemeingefühlen, doch lassen sich nur die affektiven im allgemeinen auf bestimmte erregende Anlässe zurückführen.

Da die Versuche nach der Ausdrucksmethode diese Unterscheidungen meist nicht ausdrücklich zugrunde gelegt haben, so erklärt sich wohl auch aus diesem Grunde die geringe Uebereinstimmung zwischen ihren Ergebnissen. Einige Angaben mögen zeigen, wie wenig Sicherheit und Allgemeingültigkeit den bisherigen Resultaten zukommt. Für die Lust hat man Pulsverlangsamung bei Farben und Tönen, Pulsbeschleunigung bei Geschmäcken und musikalischen Eindrücken, ferner Pulserhöhung, aber auch Pulserniedrigung, sodann Erweiterung der Hirngefäße, Zunahme des Arm- und Ohrvolumens, aber gelegentlich auch Volumsenkung, weiterhin Steigerung, aber auch Herabsetzung der Muskeltätigkeit und der intellektuellen Betätigung und Abnahme des Eingeweidevolumens, sowie Erniedrigung des Blutdrucks gefunden. Es gibt überhaupt kaum ein allgemeingültig fixiertes Symptom, welches schlechthin für Lust bezw. Unlust charakteristisch wäre, zumal auch individuelle Unterschiede zu bestehen scheinen. Es hat deshalb wenig Zweck, die von den verschiedenen Autoren mitgeteilten Ausdruckserscheinungen sämtlich aufzuführen oder sich um die Aufklärung der zahlreichen Widersprüche zu bemühen. Weber und Leschke haben eine teleologische Betrachtung angestellt und behauptet, daß bei Unlust eine Selbstanästhesie der Haut und eine Selbstnarkose des Gehirns und damit eine geringere Empfänglichkeit für Unlusterregungen eintrete, während die Lustzustände eine größere Aufnahmefähigkeit der peripheren und zentralen nervösen Organe für die entsprechenden Erregungen nach sich ziehen.

Im allgemeinen erhält man den Eindruck, daß sich die Erscheinungen der Aktivität und Passivität, der Einzel- und Gemeingefühle, der affektiven und Stimmungsgefühle schärfer und deutlicher zur Geltung bringen, als der qualitative Gegensatz von Lust und Unlust. Vielleicht ist für die Lust eine hemmungslose Entfaltung aller organischen Tätigkeiten, für die Unlust dagegen Hemmung und Widerstand bezeichnend. Doch lassen sich darüber zurzeit noch keine abschließenden Bestimmungen geben.

5. Theorien der Gefühle. Die Theorien können nicht erklären wollen, daß es überhaupt Gefühle gibt und daß diese Lust und Unlust sind, sondern nur das Auftreten und den gesetzmäßigen Verlauf von Lust und Unlust im Zusammenhange mit anderen psychischen Tatsachen verständlich machen. Eine Uebersicht über die bisher aufgestellten Theorien ergibt sich aus folgender Einteilung:

I. Die heterogenetischen Theorien suchen die Gefühle auf andere psychische Tatsachen, insbesondere auf Empfindungen, Vorstellungen und Gedanken zurückzuführen. Sie zerfallen in:

a) sensualistische, die

α) eine selbständige Klasse von Empfin-

dungen, sogenannte Gefühlsempfindungen, annehmen oder

β) die Gefühle zu den Organempfindungen, insbesondere den Visceralempfindungen rechnen;

b) intellektualistische, die

α) sie aus Vorstellungsverhältnissen hervorgehen lassen, oder

β) sie als dunkle Gedanken, als eine Art des Wissens fassen.

II. Die autogenetischen Theorien erkennen die Gefühle als eine besondere elementare Klasse von Bewußtseinsinhalten an und zerfallen in:

a) physiologische Theorien, welche Lust und Unlust als Wirkungen

α) peripherischer Organe oder Funktionen,

β) subkortikaler Organe (namentlich des Thalamus opticus) und Funktionen fassen;

b) psychologische Theorien, die die Gefühle

α) als eine Wirkung von Vorstellungstätigkeiten,

β) als Ich-Zustände zu begreifen suchen;

c) psychophysische Theorien, welche Lust und Unlust

α) als an die Erregungen eines besonderen Gefühlszentrums der Rinde oder

β) an besondere psychophysische Prozesse in ihr gebunden denken.

Eine ausführliche Diskussion aller dieser Theorien ist hier ausgeschlossen. Wir müssen uns auf wenige Bemerkungen beschränken, da sich noch keine von ihnen einer allgemeinen Zustimmung erfreuen kann. Die sensualistischen Theorien scheitern, wenn es ein sicheres Kriterium der Gefühle gibt, an deren Verschiedenheit von den Empfindungen. Auch ist es bei der Universalität der Gefühlserreger sehr unwahrscheinlich, daß Lust und Unlust an ein Sinnesorgan und an ein bestimmtes subkortikales oder kortikales Zentralorgan gebunden seien. Mag man auch zugeben, daß Organempfindungen von großer Bedeutung für die Entstehung komplexer Gemütszustände, namentlich der Affekte und Leidenschaften sind, so geht daraus doch noch nicht hervor, daß Lust und Unlust nichts anderes als Organempfindungen sind. Ihre aktuelle Erregung durch beliebige Anlässe spricht gegen diese Annahme. Die intellektualistischen Theorien sind in heterogenetischer Form namentlich durch Herbart und seine Schule ausgebildet worden. Nahlowsky z. B. definiert die Gefühle als unmittelbares Innewerden der Hemmung oder Förderung unter den eben im Bewußtsein vorhandenen Vorstellungen. Aus der modernen Psychologie ist diese Anschauungsweise fast ganz verschwunden, weil sie den zweifellos bedeutsamen psychophysischen Bedingungen keine Rechnung trägt und nur für die sogenannten höheren Gefühle in Betracht kommen kann. Als ein dunkles Wissen erscheinen die Gefühle dem vulgären Sprachgebrauch. Ein sicheres Kriterium läßt diese vage Redeweise vermissen. und die auch auf Lust und Unlust ausgedehnte Leibniz-Wolffsche Theorie dieser Art ist mit Recht aufgegeben worden, weil in ihnen gar kein Wissen um Vollkommenheit oder Unvollkommenheit enthalten ist.

Die physiologischen Theorien knüpfen gewöhnlich an die spezifische Tatsache des Schmerzes an und übersehen, daß dieser zwar mit Unlust verbunden zu sein pflegt, aber auch indifferent sein und auf keinen Fall für alle Unlüste verantwortlich gemacht werden kann. Die Annahme von trophischen Funktionen, die bei allen Sinnesnerven in gleichartiger Weise eine Rolle spielen, kann höchstens für die sinnlichen Gefühle in Betracht gezogen werden. Die Lehre von subkortikalen funktionellen Prozessen berücksichtigt nur einen für die Gefühle wesentlichen Faktor, die sekundären Folgeerscheinungen, und diese nur in der Form von motorischen Reaktionen. Die psychologischen Theorien lassen die namentlich durch pathologische Erscheinungen sichergestellte Einwirkung körperlicher Veränderungen außer Acht. Unter den psychophysischen Theorien, die die größte Wahrscheinlichkeit für sich haben, hat sich noch keine der allgemeinen Anerkennung zu erfreuen. Bei den zahlreichen Herderkrankungen, die bisher beobachtet worden sind, hätte sich gewiß ein Gefühlszentrum finden lassen, wenn ein solches bestände. Vielmehr ist, auch mit Rücksicht auf die oben geschilderte Aktualität der Gefühle, eine dynamische Theorie anzunehmen, welche in der Eigenart gewisser psychophysischer Vorgänge, also in funktionellen Erscheinungen, die Grundlage und den Parallelprozeß für Lust und Unlust erblickt.

Literatur. ***A. Lehmann,*** *Die Hauptgesetze des menschlichen Gefühlslebens, 1892.* — ***Derselbe,*** *Die körperlichen Aeußerungen psychischer Zustände, I 1899, III 1905.* — ***Th. Ribot,*** *Psychologie der Gefühle, 1903.* — ***Th. Lipps,*** *Vom Fühlen, Denken und Wollen, 2. Aufl. 1907.* — ***C. Stumpf,*** *Ueber Gefühlsempfindungen, Zeitschrift für Psychologie,* **44**, *1906.* — ***G. Dumas,*** *La tristesse et la joie, 1900.* — ***Mignard,*** *La joie passive, 1909.* — ***Berger,*** *Ueber die körperlichen Aeußerungen psychischer Zustände, 2 Teile, 1904 bis 1907.* — ***Shepard,*** *Organic changes in feeling. Americ. Journ. of Psych.* **17**, *1906.* — ***G. Störring,*** *Experimentelle Beiträge zur Lehre vom Gefühl, Arch. für die ges. Psych.,* **6**, *1906.* — ***G. Martius,*** *Ueber die Lehre von der Beeinflussung des Pulses und der Atmung durch psychische Reize, Beiträge zur Psych. und Philos., I, 1905.* — ***E. B. Titchener,*** *Lectures on a elementary psychology of feeling and*

attention, 1908. — ***E. Weber,*** *Der Einfluß psychischer Vorgänge auf den Körper, 1910.* — ***E. Leschke,*** *Die körperlichen Begleiterscheinungen seelischer Vorgänge, Arch. für die ges. Psych.,* **21,** *1911.* — ***M. Kelchner,*** *Sammelreferat über die Gefühlslehre, ebd., Bd.* **18,** *1910.* — ***W. Wundt,*** *Grundzüge der physiologischen Psychologie, 6. Aufl., wo besonders die Leipziger Arbeiten nach der Ausdrucksmethode berücksichtigt sind.* — ***W. Peters,*** *Gefühl und Erinnerung, Kraepelin's Psychologische Arbeiten* **6,** *1911.* — ***Utitz,*** *Die Funktionsfreuden im ästhetischen Verhalten, 1911.* — ***O. Külpe,*** *Der gegenwärtige Stand der experimentellen Aesthetik, Bericht über den II. Kongreß für experimentelle Psychologie in Würzburg, 1907.* — ***A. Kowalewski,*** *Studien zur Psychologie des Pessimismus. Grenzfragen des Nerven- und Seelenlebens H.* **24,** *1904 und dazu* ***O. Külpe*** *in den Göttinger gelehrten Anzeigen 1905.*

O. Külpe.

Gegenbaur
Karl.

Geboren am 21. August 1826 zu Würzburg, gestorben am 14. Juni 1903 in Heidelberg. Er widmete sich von 1845 an in Würzburg medizinischen, insbesondere anatomischen Studien unter Kölliker und Virchow; war also Schüler der Würzburger medizinischen Schule in ihrer Glanzzeit. Er promovierte 1851 und wirkte dann als Assistenzarzt am Würzburger Juliushospital. 1852 gab er jedoch diese Stellung schon wieder auf, um sich ausschließlich anatomischen Untersuchungen zu widmen. Zu diesem Zwecke weilte er 1852 bis 1853 an der sizilianischen Küste, um sich mit der Organisation der niederen marinen Fauna des Mittelmeers bekannt zu machen. Nachdem er sich 1854 an der Universität seiner Vaterstadt als Privatdozent für Anatomie und Physiologie habilitiert hatte, erhielt er schon im nächsten Jahre einen Ruf als außerordentlicher Professor nach Jena, wo er 1858 zum ordentlichen Professor für Anatomie und zum Direktor der anatomischen Anstalt ernannt wurde. Auch in Heidelberg, wohin er 1873 berufen wurde, und 30 Jahre lang wirkte, vertrat er die Anatomie des Menschen und die vergleichende Anatomie.

Gegenbaur gehörte zu den hervorragendsten Forschern auf dem Gebiete der vergleichenden Anatomie. Er ist als direkter Fortsetzer der vergleichenden Anatomie von Joh. Müller und H. Rathke anzusehen. Seine Forschungsmethode baute sich auf streng empirischer Grundlage auf. Seine Arbeiten erstreckten sich noch über das ganze Tierreich, namentlich betrafen sie die niederen marinen Metazoen, sowie die meisten Gebiete der Wirbeltieranatomie mit Einbegriff des Menschen. Auf letzterem Gebiete beschäftigten ihn zunächst histogenetische Fragen, dann aber wandte er sich bald dem alten Problem der Entstehung des Wirbeltierkopfes und der Schädeltheorie zu, die im Anschluß an R. Owen und Huxley und besonders auf Grund des Studiums über das Kopfskelett der Selachier neue Formen anzunehmen anfing, die mehr der Entwickelungslehre entsprachen. Seine umfassendsten Untersuchungen widmete er dem Extremitätenskelett der Tetrapoden, wonach die paarigen Extremitäten als eine biseriale Flossenform, das Archipterygium, entstanden sein sollten. Dieses wiederum sollte sich aus Kiemenbögen herleiten. Außer diesen Arbeitsgebieten hat er jedoch auch die verschiedensten Punkte der vergleichenden Anatomie in Angriff genommen, wie wir ihm überhaupt eine Reihe der wichtigsten Entdeckungen in der Anatomie verdanken. Er ist als der Begründer der größten Schule auf dem Gebiete der Morphologie anzusehen. Dadurch, daß er mit seinen Schülern im lebhaften Gedankenaustausch blieb, gewann er die ausgedehnteste Uebersicht über das Gesamtgebiet dieser Wissenschaft, die sich in seiner 1898 bis 1901 erschienenen klassischen „vergleichenden Anatomie" wiederspiegelt, in der er im Geiste der Entwickelungslehre alles bisher bekannte in knappster Form zusammenfaßte. Seit 1875 gab er das morphologische Jahrbuch heraus; dieses stellte eine Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte dar, die noch heute in Blüte steht.

Seine hauptsächlichsten Werke sind: „Untersuchungen der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere" (Heft 1 bis 3, Leipzig 1864 bis 1872); „Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden (Leipzig 1855); „Grundzüge der vergleichenden Anatomie" (2. Aufl. Leipzig 1870); „Grundriß der vergleichenden Anatomie" (2. Aufl. 1878); „Lehrbuch der Anatomie des Menschen" (Leipzig 1883); „Die Epiglottis" (das. 1892); „Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere" (das. 1898 bis 1901, 2 Bde.); „Erlebtes und Erstrebtes" (das. 1901).

Literatur. ***Burckhardt,*** *Geschichte der Zoologie, Leipzig 1907.* — ***M. Fürbringer,*** *Festbericht über die Enthüllung von K. Gegenbaurs Büste von Professor Seffner am 12. Mai 1906 in Heidelberg, in Morphol. Jahrb., Bd.* **35,** *1906.* — ***Derselbe,*** *K. Gegenbaur. In der Festschrift „Heidelberger Professoren aus dem 19. Jahrhundert", Heidelberg 1903.*

W. Harms.

Gehirn.
Anthropologisch.

Die Anthropologie des Gehirnes ist bis zu gewissem Grade ein Stück aus der „Rassenmorphologie" (s. Bd. VIII, S. 106). Sie beschränkte sich bis jetzt (s. unten) auf die makroskopische Betrachtung des Gehirnes und hat dabei vor allem zwei Probleme verfolgt: man untersuchte 1. die Größe des Gesamthirnes, d. h. das Hirngewicht und zwar a) vergleichend-anatomisch und b) in seinen Beziehungen zur Hirnfunktion nach Individuum und Rasse; 2. die Oberflächengestaltung nach denselben zwei Seiten.

Das Gehirngewicht des Menschen nimmt gegen das aller Säugetiere, insbesondere aber auch gegen das der nächstverwandten, der anthropoiden Affen eine Sonderstellung ein; es ist viel schwerer.

Absolut wird das menschliche Hirngewicht nur von dem des Elefanten und einiger Walfische übertroffen (Weber, Die Säugetiere, Jena 1904) (Elefant 5 kg, Löwe 200 bis 250 g, Pferd 600 bis 800 g, Orang und Schimpanse ca. 375 bis 400 g, Gorilla 400 bis 500 g, Mensch 1300 bis 1400 g [s. unten]). Wenn man das Hirngewicht relativ zum Körpergewicht berechnet, beträgt das Verhältnis beim Elefanten 1:560, beim Löwen 1:546, beim Hund 1:350 bis 190, beim Gorilla 1:220, beim Schimpansen 1:75, beim Menschen 1:35 bis 40! Aber auch einige niedere Westaffen (nur diese) haben relativ außerordentlich hohes Hirngewicht, so daß jenes Verhältnis auf 1:26 bis 15 (Midas und Ateles) sinkt; das müssen (speziell auch nach den neuen Hirnuntersuchungen) (s. unten) Parallelbildungen auf etwas anderer Basis sein. Das ungünstige Verhältnis bei Anthropoiden ist durch die große Körpermasse und geringes Hirnwachstum bedingt, in der Jugend ist das Verhältnis dem des jugendlichen Menschen ähnlicher: Schimpanse (1- bis 4jähr.) 1:24, Orang (2- bis 4jähr.) 1:22, Mensch (2- bis 4jähr.) 1:16 bis 18 nach Wiedersheim (Bau des Menschen, Tübingen 1902) das Affenhirn hört also sehr frühe auf zu wachsen.

Die Kluft zwischen den Anthropoidengehirngewichten (absolut) und den menschlichen wird durch die fossilen der Hominiden etwas ausgefüllt, besonders Pithecanthropus (s. Bd. IV S. 351).

Innerhalb der heutigen Menschheit sind die Unterschiede im Gehirngewicht außerordentlich groß, nach Rassen und individuell. Die individuellen Schwankungen gehen über die Rassengrenzen weg, also die leichtesten Gehirne einer großhirnigen sind leichter als die schwersten einer kleinhirnigen Gruppe. — Das Hirngewicht hängt von der Körpergröße bezw. Körpermasse deutlich ab; über das betreffende Verhältnis liegen manche Untersuchung vor, aber vieles davon ist noch problematisch, da man bald mit der Körperlänge (d. h. Rumpf + Beine + Hals + Kopf), bald mit dem Körpergewicht verglich. Dabei haben Gesundheitszustand (Fett), Todesursache, Blut- und Wassergehalt des Gehirns (Wassersucht, Schwindsucht) außerordentlich großen Einfluß auf das Resultat. Auch das Alter modifiziert es stark, da senile Gehirne normalerweise beträchtlich leichter werden (10%). Das weibliche Gehirn ist bei allen Rassen — bei uns um ca. 120 bis 150 g — leichter als das männliche; relativ zum Körpergewicht aber etwas schwerer. — Die Rassenunterschiede lassen sich etwa folgendermaßen beziffern. Das mittlere Hirngewicht des Mannes beträgt: bei Chinesen 1428, Europäern 1361, Negern 1316. Nach dem Schädelraum darf man das Gehirngewicht von Australiern, Weddas, Buschmännern auf 1200 bis 900 g schätzen.

Die Untersuchungen nach Beziehungen zwischen Hirngewicht und psychischen Leistungen sind außerordentlich zahlreich, Buschan (1904) gibt eine gute Zusammenstellung. Danach kann man sagen: Geistig, d. h. kulturell hochstehende Rassen haben ein höheres Gehirngewicht als kulturell niedrig stehende; man muß dabei nicht nur den manche Differenz verwischenden arithmetischen Mittelwert berücksichtigen, sondern vergleichen, wieviele Individuen aus den betreffenden Rassen wirklich sehr hohe und wieviele wirklich sehr geringe Gewichte haben. — Innerhalb der Kulturrassen haben die sogenannten höheren Bildungsschichten ein höheres Gehirngewicht als die anderen — nach dem Mittelwert und vor allem nach der Zahl der Individuen mit sehr schwerem Gehirn.

So haben z. B. (nach Matiegka in Prag) von Tagelöhnern, Arbeitern usw. 26% Gehirne von mehr als 1400 g, von Handwerkern und Gewerbetreibenden 43% solche, von kleinen Geschäftsleuten, niederen Beamten, Lehrern usw. 48% und von Studierten (höhere Beamte, Aerzte usw.) 57%. — Endlich haben innerhalb dieser letzteren Klasse geistig ganz besonders hervorragende (sogenannte berühmte Männer) in etwa doppelt soviel Prozent Gewichte über 1450g als gleichalterige gewöhnliche; unter 98 bekannten Gehirngewichten solcher Berühmtheiten sind 9% über 1700 g, 7% über 1750 g — dagegen unter 98 gleichalterigen Unberühmten nur 0,4% über 1700 und keine über 1750 g. — Aber das gilt nur vom Durchschnitt; einzelne Berühmte haben recht kleines Gehirn und einzelne Unberühmte, ja nachgewiesenermaßen geistig Minderwertige, haben ganz große Gehirne; aber das sind Ausnahmen — das andere ist die Regel. — Da im großen ganzen vom Schädelraum auf die Hirngröße geschlossen werden kann, kann man sagen, daß mit steigender Kultur am selben Ort — selbe Rasse (?) — die Gehirngröße zunimmt, das zeigte sich an Pariser Gräberschädeln, die im 12. Jahrhundert um 35 ccm weniger faßten als im 19. — die neolithischen Schädel in Frankreich und am Rhein faßten weniger als mittelalterliche. — Endlich zeigen die mit Intelligenzschwund einhergehenden Geisteskrankheiten eine Abnahme des Hirngewichts. So kann man sagen, Hirngewicht und Intelligenz steigen und fallen parallel; meist sagt man, jenes bedinge diese; aber es ist auch möglich, daß das Gehirn des berühmten Mannes schwerer ist, weil es viel arbeiten mußte, Gewicht könnte also Folge statt Ursache sein — wahrscheinlich ist das allerdings nicht. — Für die mindere Leistungsfähigkeit des (leichteren) Negergehirnes spricht die Tatsache, daß die Zahl der nordamerikanischen Neger, die

im Kampf ums Dasein mit dem Gehirn versagten, d. h. geisteskrank wurden, seit der Sklavenbefreiung ruckweise stieg, während die Neger in der Sklaverei eine viel geringere Zahl Geisteskranker aufwiesen als die Weißen.

Noch viel mehr als das Gewicht hat von jeher die Gehirnoberfläche mit ihren so komplizierten Windungen interessiert — die Literatur darüber ist geradezu ungeheuer. Nach zahlreichen Untersuchungen auf Rassenunterschiede im Windungsrelief verschiedener europäischer Gehirne und nach Aufstellung von vermeintlichen solchen an einzelnen Gehirnen farbiger Rassen, hat zuletzt Kohlbrugge (1909) wohl das größte Material von Rassenhirnen untersucht (ca. 65 Stück, Australien, Celebes, Sumatra, Java), und kommt zu dem mit aller Schärfe ausgesprochenen und mit zahlreichen Beispielen erhärteten Schluß, daß Windungen und Furchen aufs äußerste variabel sind, daß es eine Regel dafür nicht gibt, daß wir Rassenunterschiede nicht nur nicht kennen, sondern daß es keine gibt bezüglich des Windungsverlaufes, des Auftretens von Varianten usw., so daß künftig jede diesbezügliche Variationsstatistik sinnlos ist. Eine glänzende Bestätigung dieses (rein durch makroskopische Betrachtung gewonnenen) Resultates ergibt die moderne Hirnforschung! (s. unten). — So können hier all die Arbeiten, die sich mit Furchenstatistik beschäftigen, Bean, Landau, Retzius, Sergi, Weinberg und viele andere übergangen werden, zumal Mall (1909) zu denselben Resultaten an Negerhirnen kommt; er mischt bestimmt markierte Neger- und Europäer-Männer- und -Frauenhirne und läßt sie unabhängig von mehreren anatomischen Fachmännern sortieren — es besteht im Windungstypus, in der Häufigkeit bestimmter Varianten (auch der sogenannten Affenspalte Elliot Smiths), im Gewicht einzelner Teile keinerlei Unterschied nach Rasse oder Geschlecht. — Besonders genannt werden muß hier noch die neueste Bearbeitung durch H. Klaatsch (1911), der gerade von den verwirrenden kleineren Furchen absehen will und „morphologisch" einige große, vor allem die Zentralfurche, nach Richtung und Form studieren will; er unterscheidet einen Westtypus, der den Negern zukommt und gorilloid sei, d. h. dem Gorillagehirn eigen und einen Osttypus, bei Malayen usw., der orangoid sei.

Die an sich berechtigte Methode wird der Prüfung an größerem Material dringend bedürfen, Verfasser glaubt, daß es genau gehen wird, wie mit den so oft konstatierten Rassenunterschieden einzelner Varianten, sobald das Material groß genug wurde, verschwanden sie spurlos.

Fehlen also Rassenunterschiede im Windungstypus, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß typische individuelle Unterschiede darin bestehen, etwa nach der Leistungsfähigkeit, gleich Null. Aber auch solche sind oft behauptet. Eine Menge Hirne besonders hervorragender oder ganz einseitig begabter oder aber verbrecherischer Personen sind untersucht worden — meistens wurde die eine oder andere auffälligere Variante konstatiert — aber sie kommt in Dutzenden gewöhnlichen Hirnen auch vor (Auerbach, Hansemann, Ranke, Retzius, Spitzka u. a.). Um die Vererbung bestimmter Furchungstypen nachzuweisen, hat man Gehirne von Zwillingen (Waldeyer), von blutsverwandten Individuen (Eltern und Kindern, Geschwistern), Menschen und Tieren untersucht und will größere Aehnlichkeit, häufigere Gleichheit einzelner Furchen, Varianten usw. gefunden haben, so daß da eine Vererbung deutlich sei (Karplus [1905], Spitzka [1904]). Der Unterschied in den Leistungen hängt sicher nur von feinsten Unterschieden in den betreffenden Zellen der Hirnrinde, nicht von groben Formunterschieden dieser Rinde ab, diese bezeichnet z. B. Stieda (Korrespondenzblatt 1907) mit Recht als bedingt durch unbekannte Ursachen, ungleiches Wachstum usw. (bezüglich der Wechselwirkung von Hirnrelief und Schädelform vgl. den Artikel „Schädellehre").

Diese ganzen mühevollen und doch so ergebnisarmen Forschungen werden aber nun durch ganz großartige neue Ergebnisse der feinen Anatomie des Gehirnes ersetzt und auch der anthropologischen Forschung werden neue Hoffnungen gegeben. Brodmann, Vogt, E. Smith, Knauer, Campbell u. a. haben zeigen können — Brodmann (1912) gibt eine äußerst klare Uebersicht und eine umfangreiche Darstellung (1909) —, daß man den Furchen keinerlei Bedeutung für die Größe bestimmt funktioneller Rindenfelder beimessen darf. Diese Felder dagegen haben je besondere, unterscheidbare Zellstruktur; nur Felder mit gleicher Struktur sind aber auch morphologisch homolog. Da z. B. die Feldgrenze bestimmter Felder in der Gegend der Zentralfurche keinerlei Rücksicht auf diese nimmt, also bald hinter ihr bleibt, bald ein paar Millimeter über sie nach vorn reicht, ist diese völlig irrelevant für die Vergleichung homologer Hirnpartien; dann sind es aber die kleinen Furchen 2. und 3. Ordnung noch viel mehr (infolgedessen kann hier die ganze Literatur, die sich auf das Primatengehirn bezieht und die Vergleichung von Menschen- und Affenhirn weggelassen werden; die wichtigere ist bei Brodmann [s. unten] zitiert). — Diese Er-

forschung der Rindenfelder konnte aber bis heute schon wundervolle Ergebnisse auf vergleichend anatomischem Gebiet zeigen. — Hier gibt Klaatsch (1911 — im ersten Teil der oben erwähnten Arbeit) eine glänzende Darstellung von großen Gesichtspunkten aus, auf die besonders verwiesen sei; inzwischen ist aber die Forschung in derselben Richtung noch weiter gekommen. — Gerade das menschlich-typische Stirngebiet gelang es abzugrenzen. Früher, nach den Furchen, war die rein motorische Sphäre im hinteren Teil des Stirnhirnes vom eigentlichen Stirngebiet nicht abgrenzbar gewesen — so hatten relativ niedere Formen scheinbar ein mächtiges Stirnhirn —, die Formen mit furchungsloser Rinde konnte man gar nicht phylogenetisch verwenden, sie zeigen sich jetzt als besonders wichtig. Es würde zu weit führen, hier auf Einzelheiten einzugehen, es ist zu hoffen, daß die nächsten Jahre uns hier bezüglich der Stammesgeschichte der einzelnen Hirnrindenbezirke noch schöne Ergebnisse liefern werden. Schon hat man sogar mit vergleichenden Oberflächenmessungen begonnen. Die Oberfläche des eigentlichen Stirngebietes (also soweit der bestimmte Rindenbau geht, der sich durch Schichtung, Zellformen usw. auszeichnet, ohne „Furche" als Grenze) beträgt von der Gesamthirnrinde beim Menschen 29%, beim Schimpansen 16,9%, beim Gibbon 11,3%, ebenso beim Makak, bei zwei Pavianen 10,1 und 9,5%, beim Kapuzineraffen 9,2%, beim Maki (Lemur) 8,3%, beim Hund 6,9%, der Katze 3,4%, beim Kaninchen 2,2% — die Resultate sind fast zu schön! —.

Das Studium der histologischen Grenzen bestimmter Rindenfelder beginnt auch auf Rassen angewandt zu werden. Brodmann (1910) berichtet über Unterschiede des „Sehfeldes" am Hinterlappen, das bei Hottentotten und Javanen weiter nach der Seitenoberfläche reichen soll als beim Europäer — man wird auch da großes Material haben müssen, um sicheres zu sagen; aber äußerst aussichtsvoll sind diese Dinge, denn hier handelt es sich um deutlich differente Struktur solcher Rindenbezirke, die laut Tierexperiment und Erfahrung am Krankenbett und Sektionstisch deutlich differente Funktion haben. So dürfte auch anthropologisch, nicht nur anatomisch, eine neue Zeit in der Gehirnforschung angebrochen sein.

Anm. Bezüglich der Technik der Herausnahme des frischen Gehirnes, seiner Konservierung, oder der Konservierung im Kopf muß auf die anatomischen und pathologischen Techniken und Konservierungsanleitungen verwiesen werden. Ueber Gewichtsveränderungen durch die Konservierung hat Hrdlička (1906) sehr interessante Versuche angestellt; Alkohol-Formalinmischung hält er für das beste Konservierungsmittel.

Literatur. **Bean**, *Some racial peculiarities of the Negro brain. Am. Journ. Anat.,* 5, *1906.* — **Brodmann,** *Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde usw. Leipzig 1909.* — **Derselbe,** *Vorkommen der Affenspalte bei verschiedenen Menschenrassen. Arch. f. Psychiatr.,* 48, *1909.* — **Derselbe,** *Neue Ergebnisse über die vergleichende histologische Lokalisation der Großhirnrinde usw. Verhandl. d. Anat. Ges. 1912.* — **Buschan,** *Kultur und Gehirn. Arch. f. Rassen- u. Ges.-Biol.,* 1, *1904.* — **Hrdlička,** *Brains and Brain Preservatives. Proc. Unit. St. Nat. Mus.,* 30, *1906.* — **Karplus,** *Variabilität und Vererbung am Zentralnervensystem, Leipzig-Wien 1907, und: Familienähnlichkeiten an den Großhirnfurchen. Arb. d. neurol. Inst. Wien,* 12, *1905.* — **Klaatsch,** *Die stammesgeschichtliche Bedeutung des Reliefs der menschlichen Großhirnrinde. Anthr. Korrespbl. 1911.* — **Kohlbrugge,** *Die Gehirnfurchen malaiischer Völker usw. Verh. K. Akad. v. Wetensch. Amsterdam (2. Sekt.),* 12, *1906 und besonders* 15, *1909.* — **Landau,** *Großhirnfurchen . . . bei den Esten. Zeitschr. Morph. Anthr. 1910, 1911.* — **Mall,** *On several anatomical Characters of the Human Brain usw. Amer. Journ. Anat.,* 9, *1909.* — **Retzius,** *Menschenhirn. Stockholm 1896. Affenhirn. Stockholm 1906.* — **Sergi,** *Cerebra hererica. Denkschr. d. med. nat. Ges. Jena,* 15, *1909.* — **Spitzka,** *Brains of three Brothers. Amer. Anthr.,* 6, *1904. Brain-weights of men notable in the professions etc. Med. Journ. Philadelphia 1903; Amer. Journ. Anat.,* 4, *1905; Trans. Amer. Philos. Soc. 1907.* — **Weinberg,** *Gehirn bei den Esten — Letten —, Kassel 1896; der Polen, Stuttgart 1905.*

E. Fischer.

Gehirnnerven.

1. Allgemeines. 2. Ursprung, Verlauf und Funktion der einzelnen Gehirnnerven.

1. Allgemeines. Der Mensch besitzt 12 Hirnnervenpaare, d. h. Nervenfaserbündel, die in symmetrischer Anordnung im Gehirn oder in Hirnnervenganglien entspringen, das Gehirn an seiner Unterfläche (Gehirnbasis) (Fig. 3) verlassen, und durch bestimmte paarweis angeordnete Oeffnungen (Foramina) aus der knöchernen Schädelhöhle hervortreten (Fig. 1). Von diesen 12 Gehirnnerven sind 3 spezifische Sinnesnerven für den Geruch (I), den Gesichtssinn (II) und das Gehör (VIII). Drei sind sogenannte „gemischte" Nerven, insofern sie sowohl Bewegungs- als Empfindungsfasern führen (V, IX, X); von diesen ist der IX. außerdem mit einem Teil seiner Fasern Sinnesnerv für den Geschmack. Sechs Gehirnnerven sind reine Bewegungsnerven (motorische Nerven) (III, IV, VI, VII, XI und XII).

Die letztgenannten Nerven gehen aus

Nervenkerngruppen hervor, die in dem sogenannten verlängerten Mark (Medulla oblongata) und der Gehirnbrücke (Pons Varoli), sowie am Boden des IV. Hirnventrikels bezw. unterhalb der Vierhügelgegend gelegen sind (Fig. 2). Die sensiblen Hirnnerven (Gefühlsnerven) entspringen außerhalb des Gehirns aus den sogenannten Hirnnervenganglien; das sind Anhäufungen von bipolaren grauen Ganglienzellen, von denen ein zentraler Fortsatz in die Medulla oblongata eindringt, während der andere periphere Fortsatz den zur Körperoberfläche bezw. den Sinnesorganen verlaufenden peripheren Nerv darstellt.

Für die Gehirnnerven liegen also die anatomischen Verhältnisse ebenso wie bei den Rückenmarksnerven. Die vorderen motorischen Rückenmarkswurzeln, welche die Bewegungsfasern für die Extremitäten- und Rumpfmuskulatur führen, entspringen, analog den motorischen Gehirnnerven für Gesichts-, Schlund-, Kehlkopfmuskeln usw., aus Gruppen von Ganglienzellen, die im grauen Vorderhorn des Rückenmarks gelegen sind. Die Gefühlsnerven (für die Körperfläche, die Knochen, Gelenke und Muskeln) gehen dagegen aus den außerhalb des Rückenmarks gelegenen sogenannten Spinalganglien hervor, die wie die Hirnganglien aus Zellen mit zwei Fortsätzen bestehen. Ueber die Verlaufsbahn der Gehirnnerven oberhalb ihrer Kerne, also über den Verlauf in der Tiefe des Gehirns (intercerebrale Bahn) bis zur Hirnrinde, ihrer letzten End- bezw. Ausgangsstation, sind unsere Kenntnisse zum Teil noch ganz unsicher.

2. Ursprung, Verlauf und Funktion der einzelnen Gehirnnerven. I. Nervus olfactorius. Der Geruchsnerv wird von

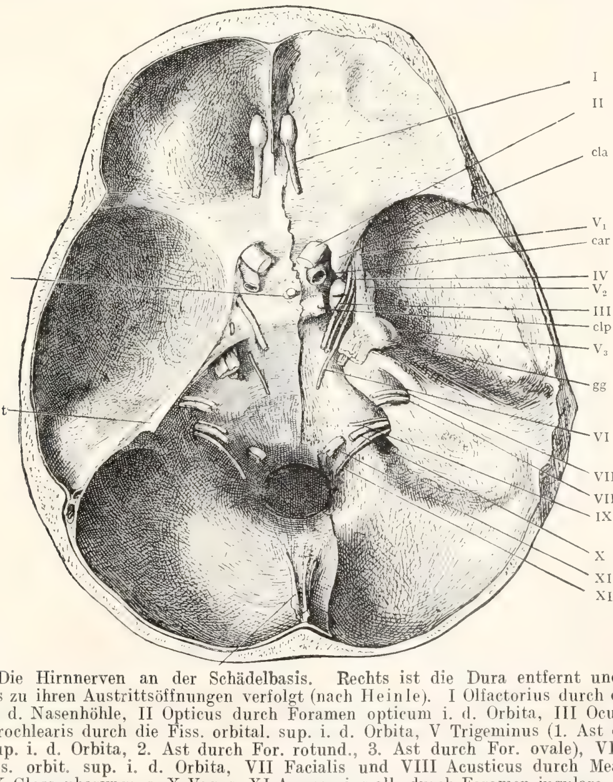


Fig. 1. Die Hirnnerven an der Schädelbasis. Rechts ist die Dura entfernt und sind die Nerven bis zu ihren Austrittsöffnungen verfolgt (nach Heinle). I Olfactorius durch die Lamina cribrosa i. d. Nasenhöhle, II Opticus durch Foramen opticum i. d. Orbita, III Oculomotorius und IV Trochlearis durch die Fiss. orbital. sup. i. d. Orbita, V Trigeminus (1. Ast durch Fiss. orbital. sup. i. d. Orbita, 2. Ast durch For. rotund., 3. Ast durch For. ovale), VI Abducens durch Fiss. orbit. sup. i. d. Orbita, VII Facialis und VIII Acusticus durch Meatus acust. intern., IX Glossopharyngeus, X Vagus, XI Accessorius alle durch Foramen jugulare, XII Hypoglossus durch Foramen condyloid. anterius, car Carotis interna, cla, clp Processus clinoideus anterior, posterior, gg Ganglion Gasseri, h Hypophysisstiel, t Ansatz des Tentorium cerebelli.

etwa 20 Riechfäden gebildet, die aus dem sogenannten Bulbus olfactorius, dem Riechkolben, hervortreten, der an der Basis des Stirnhirns gelegen ist (s. Fig. 3). Von scheidenartigen Fortsätzen der Hirnhäute umgeben, gelangen die Geruchsfäden, in eine

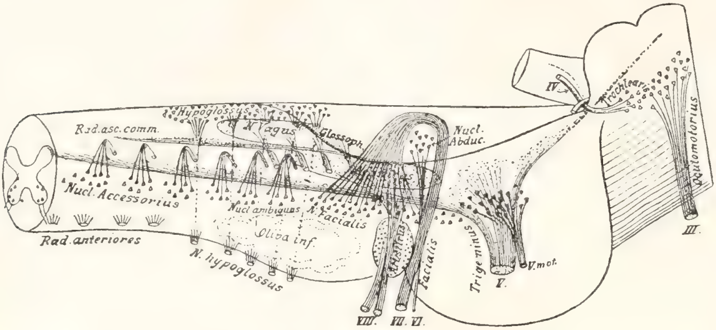


Fig. 2. Die Lage der Hirnnervenkerne. Die Medulla oblongata und der Pons durchsichtig gedacht. Nach **Edinger**.

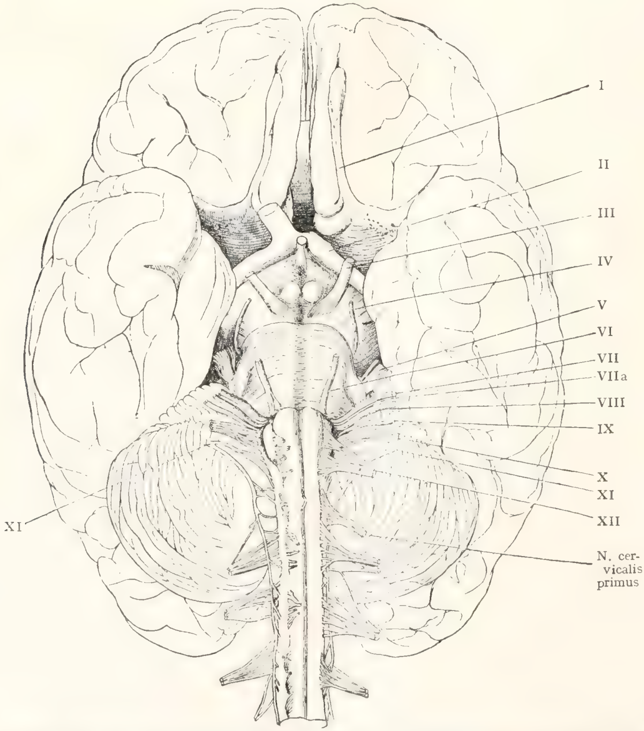


Fig. 3. Hirnbasis mit den austretenden Nervenwurzeln. Die Hirnnerven sind in der üblichen Weise numeriert (s. Erklärung zu Fig. 1). VIIa = N. intermedius. Nach **Heinle**.

mediale und laterale Reihe gesondert, durch eine Anzahl feinster Knochenkanälchen (Foramina cribrosa) aus der Schädelhöhle in die Nasenhöhle und breiten sich in der Schleimhaut der Nase aus, um daselbst in den Riechzellen zu endigen.

II. Nervus opticus. Der Sehnerv, ein 4 mm dicker zylindrischer Nervenstamm, hat seinen ersten Ursprungsort — die eigentliche Endstation liegt in der Rinde des Hinterhauptslappens — in der Tiefe des Großhirns im Sehhügel (Thalamus opticus), im Corpus geniculatum laterale und im vorderen Vierhügel. Aus diesen Hirnteilen, die zahlreiche Ganglienzellen enthalten, geht er als starker Nervenstamm hervor und gelangt an die Gehirnbasis, wo die beiden Sehnervenstämme eine teilweise Kreuzung eingehen, so daß nach der Kreuzungsstelle, dem sogenannten Chiasma nervi optici, jeder zum Auge hinziehende Sehnerv Fasern aus beiden Hirnhälften enthält. Umkleidet von einer Scheide der Hirnhäute treten die Sehnerven durch die Foramina optici aus der Schädelhöhle in die Augenhöhlen. Hier dringen sie an der Hinterseite der Augäpfel in diese ein und breiten sich in der Netzhaut (Retina) im Augenhintergrunde aus.

III. Nervus oculomotorius, IV. Nervus trochlearis und VI. Nervus abducens. Diese drei Nerven sind die Bewegungsnerven für den Augapfel; außerdem innerviert der III. noch den Lidhebermuskel und den Musculus sphincter pupillae, der die Verengerung der Pupille besorgt.

1. Der Ursprungskern des Nervus oculomotorius liegt am meisten hirnwärts im zentralen Höhlengrau am Boden des Aquaeductus Sylvii (s. Fig. 2). Der Kern gliedert sich in mehrere Teile, was mit der Versorgung mehrerer Augenmuskeln zusammenzuhängen scheint. Die Wurzeln des Oculomotorius (10 bis 15 Bündel) treten zu einem Stamm vereint vor der Brücke (s. Fig. 3) medial von den Hirnschenkeln an der Hirnbasis hervor, verlaufen zwischen Aquaeductus cerebelli superior und cerebri posterior lateralwärts zum Seitenrand des Processus olincideus posterior und ziehen in der oberen Wand des Sinus cavernosus zur Fissura orbitalis superior und zur Augenhöhle.

Der Nervus oculomotorius hat die Hauptarbeit unter den Augenmuskelnerven zu verrichten. Zunächst bedient er den Lidheber (Musculus levator palpebrae). Weiterhin dreht er das Auge nach oben, nach innen und nach unten mit Hilfe der Musculi rectus superior, rectus inferior und rectus internus. Bei einer Lähmung des Nervus oculomotorius sind wir demnach nur noch imstande, den Augapfel nach außen und nach unten zu bewegen. Außerdem zieht sich bei totaler Oculomotoriuslähmung die Pupille bei Lichteinfall, bei der Akkommodation und Konvergenz nicht mehr zusammen.

2. Der Nervus abducens hat seinen Ursprungskern ventral vom Facialiskern in der Brücke nahe der Mittellinie am Boden der Rautengrube (s. Fig. 2). Die Abduzenswurzel verläßt das Gehirn am unteren Rand der Brücke, verläuft dann an der Hirnbasis gegen den Clivus und tritt hinter dem Dorsum sellae durch den Porus abducentis in den Sinus cavernosus, in dem sie, von einer Scheide der harten Hirnhaut umkleidet, an der lateralen Seite der Carotis cerebralis gelegen ist. Durch die Fissura orbitalis superior betritt der Nerv unterhalb des Nervus oculomotorius die Augenhöhle und senkt sich in den Musculus rectus externus, den sie als einzigen Muskel versorgt. Der Nerv besorgt demnach die Seitwärtsdrehung des Auges.

3. Die Ursprungskerne des Nervus trochlearis liegen dicht am kaudalen Ende des Oculomotoriuskerns (s. Fig. 2) unter den Vierhügeln. Die aus den beiden Trochleariskernen entspringenden Wurzelbündel kreuzen sich unmittelbar vor ihrem Austritt aus dem Gehirn, so daß der aus dem rechten Trochleariskern entstammende Nerv den linken Musculus trochlearis versorgt und umgekehrt. Die Trochleariswurzeln treten an der dorsalen Oberfläche des Gehirns dicht hinter der Vierhügelplatte hervor. Der Nerv verläuft abwärts um den vorderen Kleinhirnstiel und Großhirnschenkel zur Hirnbasis, wo er unter der ventralen Fläche des Hirnschenkels vorwärts zieht, in den Porus trochlearis der Dura mater gelangt und durch die Fissura orbitalis superior die Augenhöhle betritt. Hier verläuft er über dem Ursprung des Musculus levator palpebrae superior zum Musculus obliquus, den er als einzigen Muskel innerviert.

Dieser Muskel ist einerseits ein Genosse des Musculus rectus inferior, andererseits ein Helfer des Musculus rectus externus. Er bewegt für sich allein den Augapfel nach unten außen. Die Beweglichkeitsbeschränkung des Auges bei isolierter Lähmung des Nervus trochlearis ist nur gering, indem beim Blick nach abwärts das Auge etwas nach innen abgelenkt wird.

V. Nervus trigeminus. Der Trigeminus ist ein gemischter Nerv; er führt motorische und sensible Fasern. Er verläßt das Gehirn an der Unterseite der Brücke mit einer stärkeren (annähernd 50 Bündel umfassenden) sensiblen Wurzel und einer schwächeren motorischen Wurzel. Beide Wurzeln gelangen, sich aneinanderlegend, durch den weiten Porus trigemini der harten Hirnhaut in das Cavum semilunare

auf der dorsalen Fläche des Felsenbeins. An dieser Stelle schwillt die sensible Wurzel zu einem großen Ganglion, Ganglion semilunare (Gasseri) an, aus dessen konvexem Rand die drei sensiblen Hauptäste des Trigemius hervorgehen. Die motorische Wurzel zieht an der unteren Fläche des Ganglion Gasseri vorüber und gesellt sich zu dem dritten sensiblen Hauptast. Das Ganglion semilunare bildet somit das Ursprungsganglion der sensiblen Trigeminuswurzel und der sensiblen Astfolge. Von den drei aus dem Ganglion entspringenden sensiblen Hauptästen ist der erste, der Nervus opthalmicus, der schwächste; er zieht lateral vom Sinus cavernosus und Nervus abducens zur Fissura orbitalis superior und teilt sich vor dem Eintritt in die Fissura in seine drei Endäste, den medial gelegenen Nervus nasociliaris, den in der Mitte befindlichen Nervus frontalis und den lateralen Nervus lacrimalis. Der zweite Ast des Trigeminus, der Nervus maxillaris, tritt durch das Foramen rotundum in die Fossa sphenomaxillaris, von hier aus durch die Fissura orbitalis inferior zum Boden der Augenhöhle und in den Infraorbitalkanal des Oberkiefers. Noch innerhalb der Schädelhöhle sendet er sensible Zweige zur harten Hirnhaut und teilt sich dann in drei äußere Aeste. Nervus zygomaticus, Nervus infraorbitalis, Nervus sphenopalatinus. Der dritte Hauptast, Nervus mandibularis, ist der stärkste Ast; er enthält außer den sensiblen Fasern auch die ganze motorische Wurzel des Trigeminus. Nach dem Durchtritt des Ramus tertius durch das Foramen ovale des Keilbeins zweigt sich der größere Teil der Bewegungsfasern mit sensiblen Fasern ab als Nervus masticatorius. Der rein sensible Rest des dritten Astes bildet dann den Nervus auriculotemporalis, Nervus alveolaris inferior und Nervus lingualis.

Alle drei Aeste des Trigeminus besitzen sympathische Ganglien, der erste das Ganglion ciliare, der zweite das Ganglion sphenopalatinum und der dritte Ast, abgesehen von kleinen peripheren Ganglien in der Peripherie des Nervus lingualis, das Ganglion oticum und das Ganglion submaxillare.

Das Verbreitungsgebiet des Trigeminus und seiner Ganglien ist sehr ausgedehnt. In erster Linie ist er der Gefühlsnerv für die Haut des ganzen Gesichts und für den vorderen Teil der Kopfhaut, für die Schleimhäute des Auges, der Stirnhöhle, der Nase (zum Teil), der Lippen, des Ober- und Unterkiefers, des Ductus naso-lacrimalis, des Gaumens bis zum Arcus palatopharyngeus, für die Zunge und die Zähne. Die Versorgung der Gesichtskopfhaut durch die einzelnen Aeste ist aus der Figur 4 ersichtlich. Die Bewegungsfasern (motorische) des dritten Astes versorgen vor allem sämtliche Kaumuskeln, außerdem die Musculi mylohyoideus, biventer (zum Teil), tensor tympani und sphenopalatinus im weichen Gaumen. Bei einer Lähmung des Nervus trigeminus gehen

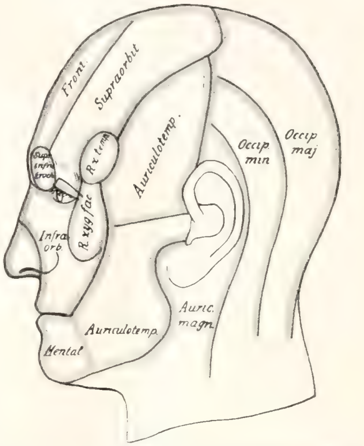


Fig. 4. Hautnervenbezirke des Nervus Trigeminus im Gesicht.

somit außer dem Gefühlsvermögen für die Gesichts-Kopfhaut und Mundschleimhaut gewisse wichtige Schleimhautreflexe verloren, so der Hornhautreflex (Lidschluß bei Berührung der Cornea des Auges), der Niesreflex und das Tränen des Auges beim Kitzeln der Nase; ferner besteht Verschlechterung bezw. Unfähigkeit zum Kauen. Drittens ist der Trigeminus auch noch Geschmacksnerv und zwar für die vorderen zwei Drittel der Zunge. Die Geschmacksfasern verlaufen anfangs im Lingualast (des III. Hauptastes) von der Zunge aus, gehen dann, diesen verlassend, in die Chorda tympani über und begleiten mit dieser den Nervus facialis eine kurze Strecke im Felsenbein. Sie gelangen dann — anscheinend ist das individuell verschieden — entweder zum II. oder III. Trigeminusast zurück (auf dem Wege des Nervus petrosus superficialis major zum Ganglion sphenopalatinum bezw. des Nervus superficialis minor zum Ganglion oticum) oder zum Nervus glossopharyngeus (durch den Nervus petrosus superficialis minor, Nervus Jacobsonii, Ganglion petrosum). Bei einseitiger Lähmung des Trige-

minus kann der Geschmacksausfall sich wenig bemerkbar machen, da der eigentliche Geschmacksnerv, der Nervus glossopharyngeus (für das hintere Zungendrittel), ausreichend wirkt.

Von sonstigen Funktionen des Trigeminus ist noch zu erwähnen sein Einfluß auf die Tränendrüse vermittels sekretorischer Fasern, die im ersten Ast verlaufen. Ein Ausfall dieser Tätigkeit des Trigeminus führt zu einer Verminderung bezw. Aufhebung der Tränenerzeugung. Ferner beeinflußt er durch den Nervus tensor tympani den Trommelfellspanner und dadurch das Gehör, indem bei Lähmung des Spanners das Hören tiefer Töne behindert sein soll. Ob die gelegentlich bei Trigeminuslähmung beobachtete Veränderung der Speichelsekretion und Schweißabsonderung allein auf einer Läsion des Trigeminus beruht, ist noch ganz zweifelhaft.

VII. Nervus facialis. Dieser Nerv führt von seinem Ursprungskern an, der in der oberen Hälfte der Brücke gelegen ist (s. Fig. 2), nur Bewegungsfasern für die Gesichtsmuskulatur. Erst nach dem Austritt der Facialiswurzel aus der Brücke an deren hinterem Rand gesellen sich zum Facialisstamm Nervenfasern, die ihn zum Teil nur vorübergehend begleiten und anderweitigen Funktionen dienen (Geschmack, Speichelsekretion). Der Facialisstamm gelangt (einschließlich der Portio minor sive nervus intermedius) zugleich mit dem Gehörnerv, von Fortsätzen der Gehirnhäute umgeben, in den inneren Gehörgang (Meatus acusticus internus), durchzieht dann im Canalis facialis den Schläfenbeinknochen und verläßt durch das Foramen stylomastoideum die Schädelhöhle. Nach dem Austritt aus dieser gelangt er in die Ohrspeicheldrüse. Innerhalb der Drüse teilt sich der Nervenstamm in zwei Hauptäste, den Nervus temporofacialis und den Nervus cervico-facialis. Diese gehen weitere Teilungen und Verbindungen ihrer Zweige ein, und strahlen mit ihren Endverzweigungen am vorderen Rand der Drüse fächerförmig aus, um die Gesichtsmuskeln einschließlich des Schließmuskels des Auges (Musculus orbicularis oculi) zu versorgen.

Mit Hilfe des Nervus facialis runzeln wir die Stirn, schließen das Auge, rümpfen die Nase, erweitern die Nasenflügel, bewegen die Wangenmuskeln beim Kauen, Lachen und sonstigen mimischen Bewegungen, bewegen die Lippen und Kinnmuskulatur. Außerdem versorgt der Nerv den Hornerschen Tränensackmuskel und die Ohrmuskeln, weiter den hinteren Bauch des Musculus biventer und zusammen mit den Nervi glossopharyngeus, vagus und accessorius den weichen Gaumen. Vermittels des Nervus stapedius innerviert er den Steigbügelmuskel im Ohr (Musculus stapedius), bei dessen Lähmung der Trommelfellspanner das Uebergewicht gewinnt, was sich durch eine erhöhte Empfindlichkeit besonders gegen hohe Töne bemerkbar macht.

Dem Stamm des Nervus facialis gesellen sich entweder schon frühzeitig, d. h. bald nach dem Austritt seiner Wurzeln aus der Brücke, oder erst weiter unterhalb im Canalis Fallopiae im Felsenbein Nervenfasern zu, die aus anderen Hirnnervenkernen hervorgegangen sind und dem Facialis vorübergehend Fasern zuführen, die der Schweißsekretion des Gesichts, der Speichel- und Tränenabsonderung und dem Geschmack dienen.

Dadurch, daß derartige Fasern auf eine kürzere oder längere Strecke mit dem Facialisstamm zusammen verlaufen, kommt es nicht selten vor, daß eine Läsion des Facialisstammes außer zu Lähmungen der Gesichtsmuskulatur auf der dem Nerv entsprechenden Gesichtsseite auch zu anderweitigen Störungen wie Geschmacksverlust, Gehörstörung usw. führt (Fig. 5).

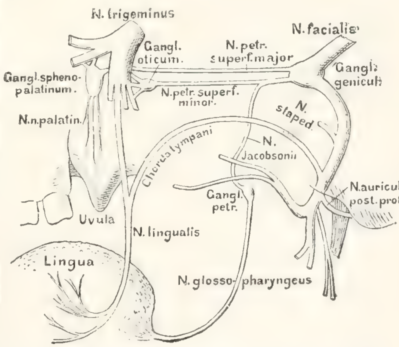


Fig. 5. Schema des Facialisverlaufs und seiner Verbindungen mit Nachbarnerven. Nach Leube.

Die der Schweißsekretion des Gesichts dienenden Fasern scheinen nach neueren Untersuchungen (Köster) dem Nervus facialis schon von seinem Kerngebiet an zugehörig zu sein. Sie begleiten ihn bis zu seiner peripheren Verästelung.

Die speichelsekretorischen Fasern treten an den Facialis bereits an seiner Wurzelaustrittsstelle am Hirnstamm heran, entspringen aber nach Kösters Untersuchungen aus einem Kerngebiet, das zum Glossopharyngeus gehört. Sie verlassen den Facialisstamm wieder innerhalb des Felsenbeins mit der Chorda tympani und ver-

laufen zu den Speicheldrüsen (Ganglion submaxillaris und sublingualis).

Die Geschmacksfasern des Facialis für die vorderen $^2/_3$ der Zunge gelangen nach anfänglichem Verlauf im Nervus lingualis (Ast des Trigeminus) in der Chorda tympani zu dem Facialisstamm im Felsenbein, begleiten ihn eine Strecke weit und verlassen ihn noch innerhalb des Schläfenbeins, um in anscheinend individuell wechselnder Weise zum II. oder III. Ast des Nervus trigeminus oder zum Nervus glossopharyngeus zu gelangen.

Ueber den Verlauf der die Tränenabsonderung bedienenden Fasern wisssen wir soviel, daß sie sich gleich beim Austritt des Facialis aus der Brücke diesem beigesellen, ihn bis zum Ganglion geniculi begleiten und von hier auf dem Wege des Nervus petrosus superficialis major und des Ganglion sphenopalatinum zur Tränendrüse hinziehen. Als Ursprungskern für diese sekretorischen Fasern kommt nach Köster wahrscheinlich der zur Portio intermedia Wrisbergii gehörige Teil des Glossopharyngeuskerns in Betracht.

VIII. Nervus acusticus. Der Gehörnerv nimmt seinen Ursprung mit zwei Wurzeln, der Radix vestibularis und Radix cochlearis, die beide aus großen, im Schläfenbein gelegenen Ganglien, dem Ganglion vestibulare (hauptsächlich im Grunde des Meatus acusticus internus gelegen) und dem Ganglion spirale (in der Ohrschnecke gelegen), hervorgehen. Der Nervus vestibularis zerteilt sich in Endzweige für die Bogengänge des Hörorgans, während der Nervus cochlearis in die Ohrschnecke eindringt und sich daselbst aufsplittert (vgl. den Artikel „Sinnesorgane").

Von den in die Medulla oblongata eindringenden Acusticusfasern finden die aus dem Ganglion spirale stammenden Fasern (Ramus cochlearis) ihre Endstation in dem mächtigen Nucleus nervi cochlearis ventralis und dorsalis; ersterer ist ventral, letzterer lateral und dorsal vom Corpus restiforme gelegen. Die aus dem Ganglion vestibulare hervorgehenden Acusticusfasern (Ramus vestibularis) splittern sich in zwei Endkernen, dem Nucleus acusticus dorsalis (Deiters) und vor allem dem Nucleus vestibularis auf, die im Boden des IV. Ventrikels ihre Lage haben. Beim Eintritt in den Meatus acusticus internus werden die beiden Acusticusbündel vom Nervus facialis begleitet, der sich gleich darauf abtrennt.

Die Tätigkeit der beiden Hauptäste des Nervus acusticus ist eine ganz verschiedene. Eine Schädigung des Vestibularnerven führt vorzugsweise zu Störungen des Körpergleichgewichts ohne Störung des Hörvermögens; der Vestibularnerv hat demnach mit dem Gehörssinn nichts zu schaffen. Dagegen ist der Nervus cochlearis der eigentliche Hörnerv, dessen Schädigung nervöse Taubheit verursacht ohne Gleichgewichtsstörung.

IX. Nervus glossopharyngeus. Der Glossopharyngeus ist ein gemischter Nerv, dessen motorische Fasern aus dem am Boden der Rautengrube dicht am Endkern des Nervus vagus gelegenen Kerngebiet hervorgehen (s. Fig. 2). Die Wurzelbündel des Nervus glossopharyngeus verlassen die Medulla oblongata im obersten Teil des Sulcus lateralis posterior und sammeln sich zu einem vorderen kleineren und hinteren größeren Strang, die vereinigt in einer besonderen Hirnhautscheide zur vorderen Abteilung des Foramen jugulare ziehen. Hier lagert sich dem sensiblen Bündel das Ganglion superior ein, und unmittelbar nach seinem Austritt aus dem Foramen jugulare schwillt der Nerv zum größeren Ganglion petrosum an, das in der Fossula petrosa seine Lage hat. Vom Ganglion petrosum an zieht der Nerv zuerst zwischen V. jugularis internus und Arteria carotis internus und später zwischen dem Musculus stylopharyngeus und dem styloglossus zur Zungenwurzel. Er geht mannigfache Verbindungen (Anastomosen) ein mit dem Nervus facialis, Nervus vagus und Sympathicus.

Ueber seine physiologische Stellung und seine gesamte Tätigkeit herrscht noch keine volle Klarheit. Sicher ist, daß er durch motorische Fasern an der Innervation des Schlundkopfes (Constrictores pharyngeus und Musculus stylopharyngeus) und gemeinsam mit dem Facialis und Accessorius an der Innervation der weichen Gaumenmuskeln beteiligt ist. Weiterhin führt der Glossopharyngeus Empfindungsnerven, die sich auf der Zungenbasis, im Rachen und weichen Gaumen ausbreiten.[1]) Sicher steht es außerdem jetzt fest, daß seine peripherischen Aeste die vom hinteren Teil der Zunge und den Gaumenbögen perzipierten Geschmacksempfindungen aufnehmen und fortleiten, und daß im Glossopharyngeusstamm resp. in den Wurzeln dieses Nerven die für den hinteren Zungenabschnitt dienenden Geschmacksfasern vorhanden sein können (Cassirers Beobachtungen). Ob dies jedesmal der Fall ist, muß zunächst noch unentschieden bleiben, da nach der Ansicht einzelner Forscher die Geschmacksfasern

[1]) Bei einer Lähmung des Nervus glossopharyngeus wird es demnach zu Schlingbeschwerden infolge von Schwäche eines Teiles der Rachenmuskulatur und außerdem zu Gefühlsstörungen in der oberen Rachenschleimhaut kommen bei gleichzeitiger Herabsetzung der Reflexerregbarkeit vom Rachen aus.

für die hintere Zunge den Nervus glossopharyngeus wieder verlassen, um weiter zentralwärts zum Nervus trigeminus zu gelangen.

Endlich kommt dem Glossopharyngeus die Aufgabe zu, die Absonderung der Ohrspeicheldrüse anzuregen. Diese sekretorischen Fasern des Glossopharyngeus gelangen vom Ganglion petrosum sich abzweigend durch den Nervus tympanicus (Nervus Jacobsonii) zum Ganglion oticum und mit dem dritten Trigeminusast zur Ohrspeicheldrüse.

X. Nervus vagus. Die motorischen Ursprungszellen des Vagus bilden zusammen mit denjenigen des Nervus glossopharyngeus und Nervus accessorius eine dicht beieinander liegende Gruppe von Nervenkernen, die in der Rautengrube am Boden der IV. Hirnhöhle gelegen sind. Eine sichere Abgrenzung der dem X. bezw. IX. und XI. Hirnnerv zugehörigen Nervenzellengruppen ist dadurch sehr erschwert. Da außerdem die aus dem Kerngebiet dieser 3 Nerven austretenden Nervenwurzeln ebenfalls dicht beieinander liegen, so ist es nach unseren jetzigen Kenntnissen noch unentschieden, ob die im peripheren Vagusstamm verlaufenden Nervenfasern sämtlich aus dem eigentlichen Vaguskern in der Medulla oblongata herstammen, dem Nucleus ambiguus (s. Fig. 2), oder ob sie ihren Ursprung zum Teil in den Ursprungskernen der beiden anderen Hirnnerven (vor allem denjenigen des Nervus accessorius) haben und sich erst nach ihrem Austritt aus dem Gehirn dem Vagus beigesellen. Der Vagus führt außer den Bewegungsfasern auch Gefühlsfasern, die aus dem im Anfang des Foramen jugulare gelegenen Ganglion jugulare hervorgehen. Die aus diesem Ganglion entspringenden Gefühlsfasern gelangen in die Medulla oblongata und endigen hier zum Teil in dem sogenannten hinteren Vaguskern am Boden der Rautengrube, dem neuerdings auch motorische Funktionen (für glatte Muskulatur) zugeschrieben werden. Für einen anderen Teil der sensiblen Vagusfasern bildet nach ihrem Eindringen in die Medulla oblongata das Solitärbündel die Endstation, indem die in dem Bündel verlaufenden Vagusfasern sich in der das Bündel begleitenden grauen Substanz aufsplittern.

Der Vagus verläßt die Schädelhöhle durch das Foramen jugulare, schwillt zum Ganglion nodosum an, verläuft dann vor der Vena jugularis interna und seitlich vom Nervus hypoglossus nach abwärts und vor dem Grenzstrang des Sympathicus zur Brusthöhle, der rechte Vagus vor der Arteria subclavia dextra, der linke vor dem Aortenbogen. In der Brusthöhle tritt jeder Vagus an die hintere Wand des Bronchus seiner Seite, darauf an die der Speiseröhre, die er in die Bauchhöhle begleitet. Während dieses langen Weges verjüngt sich der Nerv durch ständige Abgabe zahlloser Zweige für den Rachen, den Kehlkopf, die Speiseröhre, die Lungen, das Herz, den Magen und den Darmkanal.

Bis in die jüngste Zeit wurde angenommen, daß der Vagus ein für das Leben unumgänglich nötiger Nerv sei, und daß der Ausfall beider Vagi stets den Tod zur Folge haben müsse. Pawlow hat aber gezeigt, daß es wenigstens beim Hunde möglich ist, beide Vagi experimentell auszuschalten und doch die Hunde am Leben zu erhalten, wenn es gelingt, die nach der Operation leicht eintretenden Störungen von seiten der Lunge und des Magen-Darmkanals zu vermeiden.

1. Die motorischen Vagusfasern versorgen in erster Linie, gemeinsam mit dem IX. und XI. Hirnnerv, die Muskeln des Rachens, des weichen Gaumens und der Speiseröhre, so daß bei Lähmung des Vagus das Schlingvermögen erschwert ist, und die Sprache infolge Gaumensegellähmung näselnd klingt.

In zweiter Linie hat der Vagus die wichtige Aufgabe, die Kehlkopfmuskeln zu bewegen, und zwar tut er dies vermittels des Nervus laryngeus inferior, auch Recurrens vagi genannt, und des Nervus laryngeus superior. Letzterer versorgt nur den Musculus cricothyreoideus, vielleicht auch die Kehldeckelmuskeln (Musculi thyreo- und Aryepiglotticus), während alle übrigen Kehlkopfmuskeln vom Nervus recurrens innerviert werden, und zwar der Musculus cricoarytaenoideus posterior, der die Erweiterung der Stimmritze besorgt, die Musculi vocalis, cricoarytaenoideus lateralis, arytaenoideus transversus, die vorwiegend die Verengerer der Glottis sind, endlich der Musculus cricothyreoideus und Musculus vocalis, die als Spanner der Stimmlippen und zur feineren Einstellung der Stimmlippe bei der Stimmbildung dienen. Je nach dem teilweisen oder vollständigen Ausfall der Bewegungsfasern des Nervus recurrens bei Erkrankung dieses Nerven werden die verschiedensten Funktionsstörungen bei der Atmung und der Stimmbildung beobachtet. Sind z. B. nur die zur Erweiterung der Stimmritze dienenden Muskeln gelähmt (cricoarytaenoidei postici), so stehen beide Stimmbänder bei der Atmung ganz bewegungslos. Die dadurch bedingte Verengerung des Kehlkopfeingangs bei der Einatmung (wobei normalerweise die Stimmritze sich erweitert) verursacht ein pfeifendes und stöhnendes Geräusch (inspiratorischer Stridor).

Sind alle Fasern des Nervus recurrens einseitig oder doppelseitig gelähmt, so hat dies zur Folge, daß die Stimme teil-

weise oder völlig fehlt, während die Atmung nicht behindert ist, da die Stimmbänder in sogenannter Kadaverstellung stehen, und eine genügende Weite der Stimmritze für den inspiratorischen Luftstrom vorhanden ist. In den Lungenästen des Nervus vagus verlaufen weiter motorische Fasern für die glatten Muskeln des Luftröhrenbaums.

Von besonderer Wichtigkeit sind die zum Herzen verlaufenden Vagusäste. Da eine Reizung des Nervus vagus eine Verlangsamung der Herzschlagfolge verursacht, und andererseits der Ausfall der Vagusfunktion bei Lähmung des Nerven eine erhebliche Beschleunigung des Herzschlags zur Folge hat, so wird angenommen, daß der Vagus Hemmungsfasern für die Herzbewegung führt. Im Hundeversuch (Pawlow) kehrt die Zahl der Herzschläge bei doppelseitiger Vagusausschaltung nach einiger Zeit wieder zur Norm zurück.

Von manchen Autoren (Engelmann), die für die Unabhängigkeit der Herzmuskeltätigkeit vom Nervensystem eintreten, wird freilich in Abrede gestellt, daß motorische Nervenelemente in den Herzmuskel gelangen, und es werden die im Herzen vorhandenen Nervenfasern und Ganglienapparate als rein sensibel aufgefaßt.

Ueber die Beteiligung motorischer Vagusfasern an der Magen-Darminnervation herrscht noch keine Klarheit. Nach der Ansicht einer Reihe von Autoren (Bischoff, Batelli) entstammen die motorischen Magenfasern dem Nervus accessorius, indem dessen Fasern sich nach ihrem Austritt aus dem Hirn dem Vagusstamm zugesellen.

2. Die sensiblen Vagusfasern versorgen die Hinterwand des äußeren Gehörgangs, teilweise die Rachenschleimhaut, die gesamte Kehlkopfschleimhaut, die Schleimhaut der Luftröhren, der Speiseröhre. Dadurch, daß der Vagus die Schleimhäute der Atmungsorgane mit Empfindungsfasern versorgt, vermag er reflektorisch anregend auf das Atmungszentrum zu wirken und bildet außerdem den wichtigsten sensiblen Hustennerv. Bei Tieren bedingt Durchschneidung des Vagus Verlangsamung und Vertiefung der Atmung durch Unterbrechung der Fasern, die reflektorisch das Atmungszentrum beeinflussen.

3. Sekretorische Einflüsse des Vagus, so auf die Magensaftabsonderung, sowie vasomotorische Einflüsse werden vermutet, sind aber noch nicht sicher erwiesen. Im Tierexperiment hat die Durchschneidung der Vagusstämme Hyperämie der Magenschleimhaut zur Folge, und P. Maas stellte fest, daß zu den Koronargefäßen gefäßzusammenziehende und gefäßerweiternde Fasern hinziehen.

XI. Nervus accessorius Willisii. Die Frage über die dem Nervus accessorius angehörigen Ursprungskerne ist noch nicht endgültig entschieden. Einzelne Autoren sprechen dem Nerv nur eine im Halsmark gelegene langgestreckte Nervenkernsäule zu (s. Fig. 2), während von anderer Seite außer diesen spinalen Ursprungskernen dem Nervus accessorius noch 4 bis 5 Wurzelbündel (Accessorius vagi) zugesprochen werden, die aus Kerngruppen in unmittelbarer Nähe des Vaguskerns entstammen und sich dem Akzessoriusstamm anschließen.

Beide Wurzeln (Accessorius spinalis und Accessorius vagi) gelangen zu einem Stamm vereint in einer gemeinsamen Durascheide mit dem Nervus vagus in das Foramen jugulare und verlassen durch dieses die Schädelhöhle. Nach dem Austritt aus dem Schädel teilt sich der Akzessoriusstamm, indem das als Accessorius vagi bezeichnete Bündel sich nunmehr dem Nervus vagus zugesellt, während der andere Teil des Akzessoriusstammes als Ramus externus sich zu bestimmten Halsmuskeln begibt.

Die dem Vagusstamm sich zugesellenden Fasern des Accessorius vagi gehen in die Bahn der Rami pharyngei und laryngei sowie in die Rami cardiaci des Nervus vagus über und beteiligen sich dadurch vor allem an der Innervation der Rachen-Kehlkopfmuskulatur. Der zweite Ast, der Ramus externus, gelangt zur inneren Fläche des Kopfnickermuskels (Musculus sternocleidomastoideus) und versorgt diesen Muskel sowie den Musculus trapezius mit motorischen Fasern. Beide Muskeln, vor allem der trapezius, erhalten aber nicht allein vom Nervus accessorius Bewegungsfasern, sondern werden in individuell wechselndem Maße von den Halsnerven mitversorgt. Daher führt eine Lähmung des Nervus accessorius niemals zu einem völligen Ausfall der Trapeziustätigkeit, also nicht zu einem vollständigen Verlust der Fähigkeit, die Schultern zu heben und die Schulterblätter einander zu nähern. Bei einer Lähmung des Musculus sternocleidomastoideus infolge Läsion des Nervus accessorius können Kopf und Kinn nicht vollständig nach der dem gelähmten Muskel entgegengesetzten Seite gedreht und gehoben werden.

XII. Nervus hypoglossus. Der rein motorische Zungennerv nimmt seinen Ursprung in einer langgestreckten Säule von motorischen Ganglienzellen, die mit ihrem Anfangsteil an der ventralen Seite des Canalis centralis der Medulla oblongata gelegen ist und am Boden der Rautengrube hinziehend bis in die Nähe der Striae acusticae reicht (s. Fig. 2). Die aus diesem Kerngebiet entspringenden 10 bis 15 Wurzelbündel verlassen im Sulcus lateralis anterior die Medulla oblongata, vereinigen sich gewöhnlich zu zwei größeren Bündeln und

treten durch den Canalis hypoglossi aus der Schädelhöhle heraus. Außerhalb des Schädels liegt der nunmehrige Nervus hypoglossus anfangs hinter, später auf der lateralen Fläche des Nervus vagus und gelangt nach abwärts ziehend an die Außenfläche des Musculus hyoglossus. Der absteigende Teil des Nerven geht mit dem Vagus, den vorderen Aesten der drei ersten Halsnerven und dem oberen Halsknoten des Sympathicus Verbindungen ein. Der Hypoglossus versorgt alle Zungenmuskeln (Musculi genio-hyo-stylo-glossus, longitudinalis superior und inferior, transversus linguae), außerdem die Musculi geniohyoideus und thyreo-hyoideus. In unbedeutendem Grade ist er auch mitbeteiligt an der Innervation der Musculi sterno-hyoideus, sterno-thyreoideus und omo-hyoideus.

Doppelseitige Lähmung des Nerven führt wegen vollständiger Unbeweglichkeit der Zunge zu hochgradiger Sprach-, Kau- und Schluckstörung. Bei nur einseitiger Lähmung sind die Ausfallserscheinungen nur geringgradig. Sprechen, Kauen und Schlucken sind gut möglich, da die nicht gelähmte Seite der Zunge sich an die veränderten Verhältnisse allmählich anzupassen vermag, so daß eine genügende Beweglichkeit der Zunge bestehen bleibt.

Literatur. ***Rauber***, *Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 6. Aufl., 1902.* — ***Nagel***, *Handbuch der Physiologie, Bd. 4.* — ***Oppenheim***, *Lehrbuch der Nervenkrankheiten, 4. Aufl., 1905.* — ***Köster***, *Klinischer und experimenteller Beitrag zur Lehre von der Lähmung des Nervus Facialis. Arch. f. klin. Medizin, Bd. 68 und 72.*

R. Finkelnburg.

Gehirn-Zentralnervensystem.
Funktionen.

Unter Gehirn versteht man den Teil des Nervensystems, der im Schädel gelegen, zum Rückenmarke früher in Gegensatz gestellt wurde. Die Neuzeit hat aber gelehrt, daß diese Abtrennung weder anatomisch, noch physiologisch, noch namentlich auch für die Psychologie richtig ist. Wenn auch hier aus lexikographischen Gründen der Name Gehirn beibehalten ist, so soll doch die Darstellung von anderen als den eben genannten topographischen Gesichtspunkten ausgehen. Bei allen Vertebraten gibt es einen im wesentlichen überall gleichen zentralen Nervenapparat. Dieser, das **Paläencephalon**, nimmt durch die rezeptorischen Rückenmarkwurzeln und durch die Nerven der Oblongata wie auch durch die Sinnesnerven alle R e z e p t i o n e n von der Außenwelt auf und überträgt sie auf oft recht komplizierten Wegen auf die efferenten Bahnen, welche in den Muskeln endend die M o t u s leisten. Zahlreiche regulatorische Anteile, wie etwa solche für die Erhaltung der Muskelspannungen, des Gleichgewichtes, der Raumorientierung sind über den rein rezipierenden Apparat geschaltet. Die in der Form und den Verrichtungen konstantesten Teile sind das R ü c k e n m a r k und das V e r l ä n g e r t e M a r k. Die Mehrzahl der Rezeptionen aufnehmend und alle Motus ermöglichend, sind sie allein für diese ganz unentbehrlich. Ihre Entfernung macht die Tiere total lahm, vernichtet aber auch die Atmung und führt so den Tod herbei. Dem verlängerten Marke ist das wesentlich der Statotonik dienende K l e i n h i r n übergelagert, weiter vorn folgen die V i e r h ü g e l, wo optische und akustische Bahnen münden, von wo wichtige andere Bahnen ausgehen, dann folgen die Ganglien des Z w i s c h e n h i r n e s, die erst bei den Vögeln eine größere Ausbildung erfahren, bei den Säugern sich aber noch viel weiter entwickeln, und die unter anderem alle Züge aus den ersten rezipierenden Zentren aufnehmen; dann folgt der L o b u s p a r o l f a c t o r i u s, ein Apparat für die Schnauzenempfindungen, die ja bei allen Tieren eine so große Rolle spielen und schließlich liegt ganz vorn der L o b u s o l f a c t o r i u s, in den die Riechnerven gelangen. Ueber den beiden letzteren ist das C o r p u s s t r i a t u m gelagert, ein mächtiger, allen Tieren zukommender Apparat von noch unbekannten Funktionen.

Von den Amphibien ab entwickelt sich aus kleinen, doch schon bei den Fischen nachweisbaren Anlagen — die schwarze Stelle an Figur 1 vorn oben — das **Neencephalon** über dem Paläencephalon. Mit ihm treten

ganz neue Fähigkeiten auf. Es gewinnt immer mehr an Raum und funktioneller Wichtigkeit, wird aber erst beim Menschen fast unentbehrlich für alle Verrichtungen. Die Leistungen des Paläencephalons bleiben unverändert bestehen, es kommt aber mit dem Neencephalon als neu hinzu die Fähigkeit zur Gnosis, zum Erkennen aus zahlreichen verschiedenartigen Eindrücken, und die Fähigkeit zur Praxis, zur Handlung, die sich aus den mannigfachsten Bewegungsmomenten zusammensetzt. Erst spät, erst bei höheren Säugern, ermöglicht das Neencephalon ein Weiteres, den Intellekt.

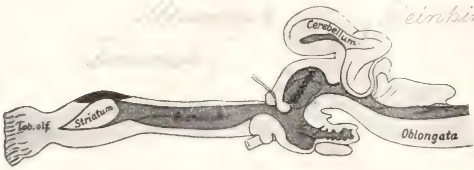


Fig. 1. Das Gehirn von Chimaera monstrosa, Haiart, ein fast reines Paläencephalon.

I. Paläencephalon.

1. Rückenmark und Medulla oblongata. Die Leistungen des Rückenmarkes und verlängerten Markes sind im VIII. Bande beschrieben; diese Schilderung beginnt deshalb mit den Funktionen des Kleinhirns.

2. Funktionen des Kleinhirnes. Das Kleinhirn ist dem Organismus nicht unentbehrlich wie das Rückenmark, denn wir kennen in den weichen, parasitisch lebenden Myxinen und in der regenwurmförmigen Amphibienart Hypogeophis, ebenso bei dem Salamander Proteus völlig kleinhirnlose Wesen und bei den meisten Amphibien, ja bei den Schlangen und den Eidechsen ist es noch ein minimales Blättchen, das sich allerdings bei den schwimmenden unter ihnen, den Krokodilen und Schildkröten, durch Umschlagen verdoppelt. Aber bei allen Fischen, besonders bei den Haien, dann bei den Vögeln und den Säugern erreicht dieses Fälteln durch Umschlagen sehr hohe Komplikation, die Kleinhirnmasse vergrößert sich enorm. Der feinere Aufbau etwa des ungeheuren Adlerkleinhirnes bleibt dabei ganz der gleiche wie der bei der kleinen Eidechse. Es gibt viele Fische, deren Jugendstadien, planktonisch lebend, von den Wogen leicht dahin und dorthin getragen werden, ohne daß sie aktiv herumschwimmen. Alle diese Larven haben ein minimales Kleinhirn, erst bei den reifen schwimmenden Tieren entwickelt es sich ordentlich.

In diesen Apparat münden Bahnen aus dem Rückenmarke, dem Acusticus und den Vierhügeln. Er besteht im wesentlichen aus

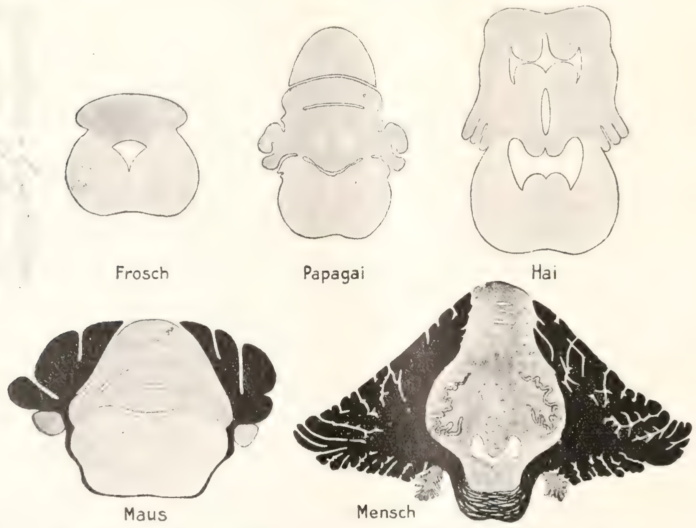


Fig. 2. Verschiedene Kleinhirnformen. Frontalschnitte durch Pons, Oblongata und Kleinhirn.

einem die Oblongata überdeckenden Mittelstück, an dessen beiden Seiten die Flocken, kleine, bei den Vögeln erst identifizierbare Läppchen herabhängen. Bei den Säugern gelangen vom Großhirn her neue Bahnen in das Kleinhirn. Sie enden zunächst ventral von diesem in den Ponsganglien und von da entspringen neue, andere Züge, die Ponsarme, welche sich, die Flocken von der Mittelmasse abschneidend, in diese einsenken und sie seitlich vortreiben. So entsteht neben dem Paläocerebellum ein Neocerebellum bei den Säugern allein und dieses erreicht beim Menschen eine so mächtige Ausdehnung, daß es als „Kleinhirnhemisphären" das uralte Mittelstück, den „Wurm", mit den Flocken vollständig überdeckt. Was man da zunächst sieht, ist das Neocerebellum.

Im wesentlichen ist, wie es scheint, das Kleinhirn da gut ausgebildet, wo von den Muskeln Leistungen auf dem Gebiete koordinierter Spannung verlangt werden. Alle Tiere, bei denen es ganz fehlt oder nur minimal ist, sind sehr weiche, wenig starre Wesen.

Der feinere Aufbau des überall vorhandenen, also wohl das Wesentliche der Kleinhirnfunktion leistenden Mittelstückes, eben des Paläocerebellum, ist so, daß er sehr wohl die Unterlage bilden könnte für den Statotonus, diejenige zusammengeordnete und unter dem Einflusse der Schwerkraft ständig wechselnde Muskelspannung, die erforderlich ist, um neben und innerhalb der Bewegung Gang, Haltung usw. zu sichern. Zahlreiche klinische Beobachtungen und zahlreiche Versuche lassen sich zusammen mit der Anatomie betrachten und alle führen zu dem gleichen Schlusse.

Der Statotonus wird nicht vernichtet durch Wegnahme des Großhirnes oder der Zwischenhirnganglien, er bleibt auch bei kaudaleren Querschnitten durch das Zentralnervensystem erhalten, hört aber sofort auf, wenn die Oblongata am kaudalen Ende durchgeschnitten wird. Der spinale Hund hat ihn nicht mehr. Der notwendige Apparat muß also in der Haube der Oblongata oder im Kleinhirn oder in beiden gesucht werden.

Die Rezeptionen, die den Statotonus auslösen, müssen auf dem Wege der Hinterwurzeln das Zentralorgan erreichen.

Daß sie aus den Muskeln, Gelenken und Sehnen stammen, daß sie sich ändern, wenn die Spannung oder Stellung jener geändert wird, das wird im Artikel „Rückenmark" gezeigt. Diese Propriozeptionen rufen einmal Aenderungen in der Muskelspannung einzelner Muskelgebiete hervor, dann aber muß für die Zusammenarbeit, die eben das Gehen und Stehen verlangt, noch ein weiter frontal gelegener Apparat erreicht werden, sonst würde ja ein Hund, wenn man das Rückenmark am Halsteil abgetrennt hat, noch ebensogut stehen können wie ein solcher, der seine Oblongata noch hat. Er kann es aber nicht. Die Bedeutung der Hinterwurzelrezeptionen für den Muskeltonus hat gerade die Klinik immer wieder betont. Sie weiß, daß bei der typischen partiellen Hinterwurzelkrankheit, der Tabes, kein Symptom so sicher ist wie die Tonusabnahme in Muskeln und Gelenken. Hier bestehen, besonders wenn recht viele Hinterwurzeln untergegangen sind, die allerschwersten Veränderungen des Statotonus. Lange werden sie mit den Augen ausgeglichen, aber auch in frühem Stadium schon lehrt der Versuch, daß bei Lidschluß starkes Schwanken eintritt.

Der Anteil der Hinterwurzeln, welcher dem Statotonus dient, muß in den Kleinhirnseitenstrangbahnen frontalwärts ziehen. Denn durch Anritzung dieser Bahnen erzielt man allerschwerste Störungen der Tonostatik. Sie sehen denen durchaus ähnlich, welche nach Kleinhirnentfernung beobachtet werden.

Die Rückenmarkbahn endet nur in der Kleinhirnrinde, und zwar gleichseitig und gekreuzt. Ihre Fasern umspinnen, ehe sie enden, die größten Zellen der Rinde, die Purkinjezellen, und deren Ausläufer wunderbar fein.

Die Kleinhirnrinde ist nur Aufnahmeort von Rezeptionen, allerdings ein solcher, der durch seinen Bau — Assoziationszellen und Zellen der Körnerschicht — wohl geeignet ist, Anlangendes weithin mit anderem zu verbinden. Sie kann von sich aus, wenn man sie nur oberflächlich, also chemisch oder schwach elektrisch reizt, keine Bewegungen auslösen. Auch erhält man durch Reizung peripherer rezeptorischer Nerven hier Aktionsströme. Legt man auf die Kleinhirnoberfläche einer Taube ein in Strychninlösung getauchtes Papier, so wird die ganze gleichseitige Körpermuskulatur starrer. Reizt man mit stärkeren elektrischen Strömen, das ist oft geschehen, so kann man tonische Zusammenziehungen in den Muskeln der gleichen Körperhälfte erzielen. Das sind von den in der Kleinhirntiefe liegenden Kernen ausgehende Phänomene. In diesen Kernen enden nämlich alle Achsenzylinder der Purkinjezellen der Rinde. Ihre Reizung ergibt tonische Muskelzusammenziehung in den Gliedern der gleichen Seite und in dem Gesicht. Horsley und Clarke haben diese schwierige Operation mit so exakt ausgebildeten Apparaten vorgenommen, daß sie imstande waren, die kleinsten Teilabschnitte

der Kerne zu reizen und so Starre in einzelnen Gliedern zu erreichen. Auch beim Menschen tragen das Kleinhirn reizende Erkrankungen im wesentlichen einen die Starre vermehrenden, oft mit einzelnen Krämpfen einhergehenden Charakter.

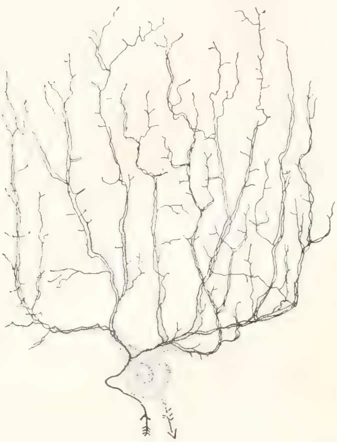


Fig. 3. Aus der Kleinhirnrinde. Ankommende Rückenmarksfasern zweigen um die Purkinjezellen auf. Aus diesen Zellen ziehen Fortsätze zu den Kernen. Nach Cajal.

Die Kleinhirnkerne senden alle ihre Fasern in die Haube des Mittelhirnes, der Oblongata und des oberen Rückenmarkes. Hier enden diese Tractus

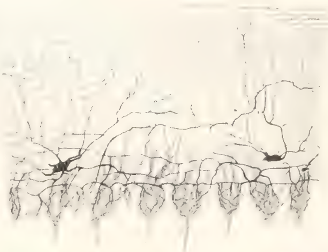


Fig. 4. Aus der Kleinhirnrinde. Eigenzellen, welche die Purkinjezellen untereinander assoziieren. Nach Cajal.

cerebello-tegmentales um Kernmassen, die aus ganz gleichartigen sehr großen multipolaren Zellen gebildet werden. Die frontalsten, die „Bindearme“ der Autoren, gehen

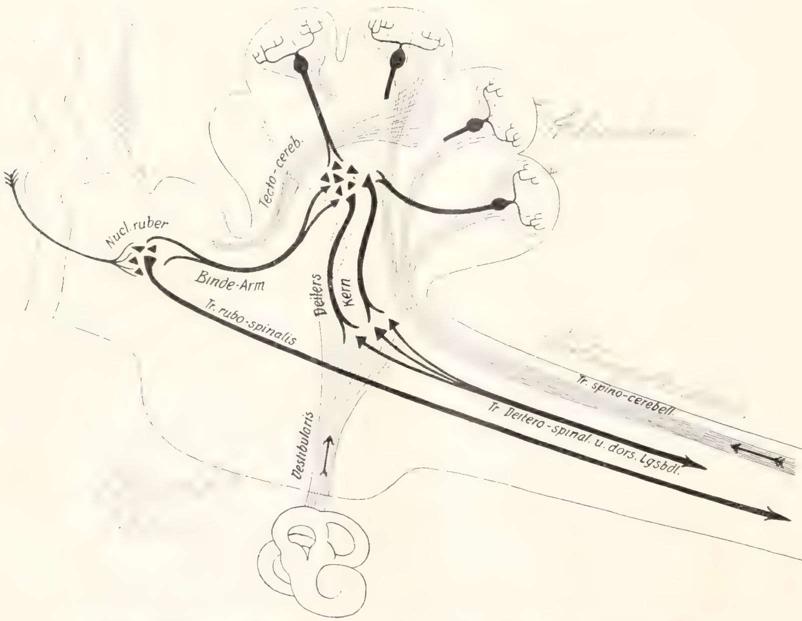


Fig. 5. Schema der zum Mittelstück des Kleinhirnes führenden und der da entspringenden Bahnen.

zu den roten Haubenkernen unter dem Mittelhirne, die mittleren enden um die Zellgruppen des *Deiterskernes* und vielfach auch, hier zumeist gekreuzt, an den zerstreuten Riesenzellen der Oblongatahaube, die kaudaleren enden, hier ist der Ort nicht sicher, im oberen Halsteile des Rückenmarkes. Es ist zweckmäßig, alle zusammen als Teile eines einzigen Kernes, der eben da und dort hypertrophiert, aufzufassen, als Teile des *Nucleus motorius tegmenti.*

Auf diesen weithin verbreiteten Kern wirken die Bahnen aus den Kleinhirnkernen ein. Sein Name Nucleus motorius ist hierdurch gerechtfertigt. Er muß eine sehr wichtige Bedeutung für die Gesamtmuskelspannung haben. Dafür sprechen nicht nur die bisher dargelegten Beziehungen, sondern auch direkt der Versuch. Ganz wie von den Cerebellarkernen her, kann man nämlich durch Reizung der Oblongatabrückenhaube, wo die Kerngruppen liegen, die schwersten tonischen Krämpfe erzeugen. Daher kommt es ja, daß man seit langem dorthin ein „Krampfzentrum" verlegt. Wird die Reizung sorgsam auf den *Deiterskern* beschränkt, dann entstehen jedesmal sehr heftige Krämpfe, und werden an dem vorderen efferenten Schenkel, dem Bindearm, Reizversuche vorgenommen, so erhält man wesentlich in den Muskeln des Stammes und des Schulter- und Beckengürtels Kontraktionen tonischer Art, doch auch etwas in den Kopfmuskeln. Das gleiche tritt ein, wenn man die Gegend des roten Haubenkernes selbst faradisch reizt. Da wir namentlich aus den neueren Untersuchungen über die Lokalisation in der Kleinhirnrinde wissen, daß Wegnahme dieser Rinde gerade die Muskelspannung schädigt, so kann es nur auf einem Reize des dicht an den verletzten Kleinhirnstielen sitzenden Nucleus motorius beruhen, wenn wiederholt, nach totaler Exstirpation des Kleinhirnes erhöhte Muskelspasmen, Krämpfe beobachtet wurden.

Der Nucleus motorius tegmenti kann an mehreren Stellen noch von anderen Nervengebieten her Rezeptionen empfangen. So steht sein Frontalabschnitt mindestens bei den Säugern auch unter dem Einflusse des Großhirnes. Von ganz besonderer Wichtigkeit aber ist die Beziehung des lateralen bulbären Abschnittes, des *Deiterskernes*, zu dem Labyrinthe. Es zweigen nämlich um seine Zellen so viele Seitenfasern aus den Vestibulariswurzeln auf, daß man sie lange für die Ursprungszellen der Vestibularisfasern gehalten hat. Doch wissen wir jetzt sicher, daß die Vestibulariswurzeln aus Ganglienzellen des Ganglion Scarpae im Ohre entspringen, daß sie nur auf ihrem Wege zu dem in der Oblongata liegenden Endkerne den Zellen des Deiterskernes zahllose Collateralen abgeben. So wird es begreiflich, daß Labyrintherregungen auf den Deiterskern einwirken können. Nun wissen wir aber, von wie großem Einflusse das Labyrinth auf die Muskelspannung ist. Ein Hund, dem man es ausgerottet hat, fällt vom Tische gestoßen, wie eine schwere, schlaffe Masse herunter, und ein Faustschlag unter das Kinn läßt den kräftigsten Mann zusammenstürzen. In welcher Weise die Kopfstellung, also die Lage der Labyrinthe im Raume, die Muskelspannung der Körpermuskeln allgemein beeinflußt, das ist Bd. VIII, S. 512 erörtert. Die Beziehungen des Deiterskernes zu den Körpermuskeln (s. unten) vermitteln das.

Aus dem Labyrinth führt aber auch eine afferente Bahn direkt in das Cerebellum, deren Funktionen noch nicht bekannt sind (Fische, Reptilien, Säuger).

Fasern aus den Einzelteilen des motorischen Haubenkernes erreichen die Ursprungsstätten der motorischen Nerven. Das liegt auf der Hand, sonst könnte ja Reizung an irgendeiner Stätte des ganzen bisher geschilderten Apparates nicht allemal Tonuserhöhung, respektive Krampf erzeugen. Solche Fasern ziehen aus dem mesencephalen Abschnitt als Tractus rubrospinalis weit hinunter in das Rückenmark. Aus dem *Deitersschen* Kerne kommen zwei Bündel, ein direktes zum Rückenmarke, das mindestens bis in das Brustmark, wahrscheinlich bis in das Lendenmark zieht, und ein gleichseitig und kreuzend verlaufendes, das dorsale Längsbündel. Von diesem wissen wir auch — wenigstens für die Forelle —, daß es mit schönen Endplatten sich an die Kerne anlegt, wo es endet. Es sind vorn die Augenmuskelkerne, hinten im wesentlichen die Kerne der Nackenmuskulatur. Hier haben wir die anatomische Unterlage des Apparates klar vor uns, der aus jedem Labyrinthe den Tonus beider Seiten zu steigern vermag und die Kopf- und Augenstellung abhängig von der Körperlage macht.

Auf eine ganz besondere Einrichtung all der zum Kleinhirnwurm in Beziehung stehenden Bahnen muß noch hingewiesen werden. Alle Zufuhrbahnen enden gleichseitig und gekreuzt, alle Bahnen aus der Rinde zu den Kernen ebenso, und wo Ausfuhrbahnen sich etwa kreuzen, Bindearme, da treten die aus deren Endkernen stammenden Fasern wieder zum guten Teil auf die andere Seite zurück. So entsteht ein fortwährendes Kreuzen, das in seinen Einzelabschnitten kaum noch verfolgbar ist, aber doch im Endeffekt das erreicht, daß die Kleinhirnwirkung im wesentlichen auf der gleichen Seite erzeugt wird. Der funktionelle Grund solchen Kreuzens ist noch zu ermitteln.

So sehen wir ein anatomisch vollkommen bekanntes System vor uns und erkennen,

daß, wo immer dieses gereizt wird, Tonuserhöhung sich einstellt, die den Gesamtkörper auf einer Seite betrifft und sich leicht bis zu Krämpfen steigert. Auch erkennen wird, daß Unterbrechungen dieses Systems, wo immer man solche machen konnte, schweren Tonusverlust erzeugt haben. Schließlich sieht man deutlich, daß der Umwechselapparat des ganzen Systems im Kleinhirne liegt. Daß aber Wegnahme einzelner Teile der Kleinhirnrinde die Muskelspannung in bestimmten Gebieten sofort beschwer beeinträchtigt, das haben gerade in den letzten Jahren zahlreiche Arbeiten gelehrt. Auch was wir von den Folgen der Ausrottung ganzer Hälften des Cerebellums wissen, läßt erkennen, daß die Hauptstörung im Untergange gerade des Tonuselementes liegt, das die Gesamtstatik erst ermöglicht. So wird es außerordentlich wahrscheinlich, daß von dem Kleinhirnwurme ein Einfluß ausgeht, der aus der Peripherie erregt den Statotonus erhält.

Die meisten Untersuchungen über die Kleinhirnfunktion benutzen die Exstirpationsmethode. Wegnahme größerer Kleinhirnteile erzeugt allemal eine Unsicherheit und Kraftlosigkeit der Bewegungen, besonders im Gebiete des Rumpfes und der Extremitätenansätze. Die Tiere schwanken beim Gehen hin und her und liegen auch besonders schlaff zusammengefallen da. Doch gleichen sich, wenn nur das Großhirn ungestört bleibt, diese Erscheinungen zu gutem Teil allmählich aus.

Die aus den Beinen kommenden Spinocerebellarbahnen münden weiter kaudal als die aus den Armen kommenden in der Rinde des Wurmes. Schon daraus darf man auf eine gewisse Verschiedenheit der Funktionslokalisation schließen. Der Erste, der dieses Prinzip klar ausgesprochen hat, war Bolk, den anatomische Arbeiten zur Ansicht brachten, daß der Lobus anterior zur Innervation von Kopfgebieten (Kehlkopf und Zunge), der darauf folgende Lobus simplex zur Innervation der Hals- und Nackenmuskulatur, Teile der Hemisphären zur Extremitäteninnervation in Beziehung stehen müßten. In den nun weiter rückwärts folgenden Lobus medianus posterior wollte er die Koordination der Extremitätenbewegungen verlegen. In der Tat fand v. Rijnberk zuerst, daß nach Exstirpation in diesen Teilen Ataxie in der Kopfhaltung, und wenn er die Läsion weiter rückwärts verfolgte, ebensolche in den Vordergliedmaßen auftrat.

In den letzten Jahren ist gerade die Frage der Lokalisation in der Kleinhirnrinde viel verfolgt worden (Rothmann und Katzenstein, Vinceconi u. a.). Es ergibt sich, daß durch stärkere, also die Rinde überschreitende Reizung vom vordersten Lappen aus Kopfbewegungen, ja von einer bestimmten Stelle her deutliche Abduktion des gleichseitigen Stimmbandes, gelegentlich auch Hebung des Kehlkopfes und der Kiefer erreicht werden. Durch stärkere Reizung des Lobus quadrangularis können beim Hunde Bewegungen der gleichseitigen Vorderextremität erzeugt werden.

Reiner und weniger Deutungen unterworfen sind aber die Ergebnisse der partiellen Exstirpation, die später namentlich Rothmann fortgesetzt hat. Entrindung des Lobus quadrangularis stört die Ordnung der Bewegungen der gleichseitigen Vorderextremität, diejenige des Lobus semilunaris dieselbe in der Hinterextremität. Und als Rothmann die eben erwähnte Kehlkopfstelle im Vorderlappen wegnahm, traten Unordnung in den Bewegungen der Stimmritze, Störungen des Kauens und wohl auch der Zungenbewegung auf.

Wird der ganze Oberwurm weggenommen, dann entsteht außer der Störung in den Vorderextremitäten und dem Kopfe eine Schwäche der ganzen Rückenmuskulatur, das Tier wird außerordentlich unsicher in Gang und Haltung.

Eine solche schwere Schwäche und Unsicherheit ist auch jedesmal beobachtet worden, wenn man eine Hemisphäre, also ein Stück Neocerebellum wegnahm, wie denn überhaupt die Symptome bei Wurm- und bei Hemisphärenverletzung sich zunächst noch sehr ähnlich sehen. Doch läßt sich aus Vereinigung der Reiz- und Exstirpationsversuche schließen, daß im Wurme die Extremitäteninnervation stets mit Rumpfinnervationen verknüpft ist, auch beide weitgehend beiderseitig vertreten sind. Von den Hemisphären aus erreicht man leichter einseitige homolaterale Extremitätenbewegungen. Jede Kleinhirnhälfte ist für ihre Körperseite — mindestens beim Hunde — fast allein ausreichend. Als Trendelenburg da vorsichtig genau in der Mittellinie das Kleinhirn trennte, verschwanden allmählich die Anfangsstörungen, so daß die Tiere bald den Eindruck ganz normaler machten.

Ein Tier, dem man das Kleinhirn auf einer Seite weggenommen hat, wird absolut unsicher für die Bewegungen des Rumpfes und der Beine auf der operierten Seite. Diese werden schwächer ausgeführt, ermüden sehr schnell und sind alle von starkem Zittern begleitet, sobald sie ausgeführt werden sollen. Das Tier kann sich weder ordentlich aufrichten, wenn es liegt, noch sicher stehen bleiben, wenn es versucht zu stehen oder zu gehen; es schwankt, stößt da und dort an, aber immer sucht es wieder die abnormen Stellungen zu korrigieren, wobei es denn gelegentlich wieder zu neuen abnormen Bewegungen, „Zwangsbewegungen“, kommt,

wenn die Muskeln der anderen Seite mit normaler Kraft einsetzen. Gerade aus dem letzteren Grunde erscheinen Tiere, denen man das ganze Kleinhirn weggenommen hat, zuweilen weniger gestört, es fehlen eben die Zwangsbewegungen. Abnorme Spannungen bestehen aber doch in den für alle Bewegungskombinationen so schwachen Muskeln. Nacken - Wirbelsäulen- und Hinterbeinmuskulatur scheinen am meisten zu leiden.

Beim Menschen ist wiederholt angeborene Atrophie, ja totales Fehlen einer Kleinhirnhälfte symptomlos geblieben oder es waren die Symptome durch andere Apparate ausgeglichen. Wenn aber eine akute Erkrankung eine Kleinhirnhälfte trifft, so erzeugt sie allemal und um so intensiver je näher sie dem Mittelstück sitzt, Unsicherheit in allen Bewegungen der erkrankten Seite; besonders sind Gehen und Stehen, Aufrichten aus der Horizontallage geschädigt. Daneben besteht Schwindel und sehr oft Nystagmus der Augenmuskeln.

Nimmt man einer Taube das Kleinhirn weg, so verfällt sie in die allergrößte Unsicherheit, sie kann nicht mehr laufen, stürzt, erhebt sich, flattert, kommt nicht in die Höhe und gerät in die größte Unruhe, sobald man sich ihr nähert. Will das Tier essen, so wird der Kopf so stark hin und her, besonders rückwärts, geschleudert, daß es verhungern müßte, würde man es nicht füttern. Diese schwere Störung tritt schon bei einseitigen Verletzungen, ja bei relativ kleinen ein. Bei den anderen Vertebraten hat man die Symptome noch nicht erkannt, welche auf die Abtragungen des da immer sehr kleinen Cerebellums erfolgen; selbst bei den Fischen, wo das Organ nicht unbedeutend ist, ist wenig Sicheres gesehen worden. Wir wissen ~~aber~~ über deren normale Lokomotion noch so wenig, daß wir etwaige Störungen noch nicht zu sehen verstehen.

Es läßt sich, was bekannt ist, am einfachsten deuten, wenn wir das Mittelstück des Kleinhirnes als das Organ auffassen, welches Rezeptionen aus Muskeln, Gelenken und Labyrinth erhaltend, diejenige zusammengeordnete Spannung der Muskulatur regelt und aufrecht hält, welche zur normalen Ausübung der Körperfunktion und ganz besonders der Statik erforderlich ist. Je nachdem man mehr den zuführenden oder den ausführenden Apparat betrachtet, kann man es für rezeptorisch oder effektorisch erklären.

Da dem Kleinhirn offenbar ständig Rezeptionen statischer Art zufließen, die, wie oben gezeigt wurde, in seinem Apparat in muskeltonische Erregungen umgesetzt werden, so wäre zu erwarten, daß vom Kleinhirn auch ständig eine Art krampferregender Einfluß ausginge. In der Tat ist es so, nur hat sich gezeigt, daß ein solcher Einfluß vom Mittelhirn her gehemmt wird, daß aber Abtrennung des Cerebellums von jenem sofort auf der abgetrennten Seite alle Muskeln in eine gewisse Starre verfallen läßt. Die Faserbahn, auf der eben die Hemmung verläuft, ist für Säuger und Vögel bereits wohl bekannt; es wäre allerdings wohl möglich, daß sie nicht im Mittelhirn selbst, sondern dicht vor ihm entspringt. Die durch Wegnahme der Hemmung zu erzeugende Starre steigert sich, wenn man durch Gelenkbewegungen die Rezeptionen mehrt und sie hört sofort auf, wenn man durch Durchschneiden der sensiblen Wurzeln den Zufluß der Rezeptionen verhindert. Ebenso kann sie vernichtet werden, wenn man in der Gegend des Deiterskerns einen Schnitt in die Oblongata macht, wo dann eben die Anfänge der efferenten Bahn zerstört werden. Gerade die Tatsachen dieser wohl studierten „decerebrate rigidity" (Sherrington) sprechen durchaus für die Richtigkeit der Auffassung, daß das Kleinhirn im wesentlichen Apparat des Statotonus ist.

Zu dem bei allen Tieren vorhandenen Mittelstück gesellen sich bei den Säugern die Hemisphären. Die Hemisphären des Kleinhirns erhalten Rezeptionen einmal aus der Großhirnrinde durch die Brückenarme und dann aus der Oblongata durch die Oliven. Ueber die Funktion der Oliven ist noch gar nichts bekannt. Ueber die Rolle der Großhirnrinde aber können wir uns eine Vorstellung machen. Wir wissen, daß nur ein sehr kleiner Teil der Bahnen aus den Muskeln und Gelenken in den Kleinhirnseitenstrangbahnen aufsteigend das Mittelstück des Kleinhirns erreicht, daß der größere Teil dieser Faserung aber zu den Hinterstrangkernen der Oblongata zieht; von dort gelangen wenige Bündelchen direkt ins Kleinhirn. Die Hauptmasse aber endet im Thalamus opticus. Auch diese große Masse von Rezeptionen aus Muskeln und Gelenken gewinnt nun bei den Säugern durch die Tractus thalamo-corticales Anschluß an das Großhirn. Aus seiner Rinde ziehen die mächtigen Brückenbahnen zu dem Kleinhirn, und so wird bei den Säugern eine neue, niederen Tieren noch fehlende Verbindung zwischen Großhirn und Kleinhirn hergestellt.

Zieht man in Betracht, daß nach Wegnahme der fast nur von der Brücke her innervierten Kleinhirnhemisphären sehr ähnliche Störungen auftreten, wie nach Totalwegnahme einer ganzen Kleinhirnhälfte, größte Asthenie und Muskelerschlaffung, so kommt man zu dem Eindruck, daß ein prinzipieller Unterschied in der Wirkungsweise zwischen Paläo- und Neocerebellum nicht besteht,

daß aber mit den Hemisphären eine Vergrößerung der Wirkungsmöglichkeit gegeben wird. Man kann, wenn das Großhirn intakt bleibt, ganze Kleinhirnhälften wegnehmen, und sieht den Ausfall zu größtem Teil sich wieder ausgleichen, offenbar indem die direkt vom Großhirn ausgehenden Einflüsse in analogem Sinne wirken. Wird aber gleichzeitig mit dem Cerebellum der Stirnlappen des gekreuzten Großhirnes, aus dem die Brückenbahn zu größtem Teile entspringt, weggenommen, dann bleiben die Ausfallerscheinungen dauernd bestehen. Ja sie bleiben auch, wenn man nur eine wichtige Verbindung aus dem Großhirne zum Rückenmarke, die Pyramidenbahn abtrennt (Rothmann). Welcher Art gerade der Einfluß des Stirnlappens ist, das ist noch unbekannt. Immerhin wissen wir, daß hier sitzende Erkrankungen bei Menschen den Kleinhirnstörungen so ähnliche Symptome erzeugen können, daß wiederholt folgenschwere operative Irrtümer begangen worden sind. Auch ist eine — s. unten beim Großhirn — Erkrankung der Stirnlappen bekannt, bei der alle Bewegungen ungemein erschwert sind, weil eine Starre über die ganze Muskulatur des Körpers sich ausbreitet.

Außer via Ponsfaserung ist noch ein anderer Einfluß des Großhirnes auf die Cerebellarfunktion möglich. Die Faseranatomie zeigt, daß bei Säugern aus dem Großhirn eine nicht unbedeutende Bahn zu den Kernen der Mittelhirnbasis, den roten Haubenkernen, herabtritt. In diesen aber enden (s. o.) die Bindearme aus dem Cerebellum und hier entspringt (s. o.) eine zum gekreuzten Rückenmark gehende Bahn. Reizung der Gegend um die Zentralwindungen des Großhirnes soll nach Beck und Bickeles Ableitung von Aktionsströmen aus dem Kleinhirne gestatten.

Reizt man durch Injektion von Absynth in die Venen das Nervensystem (Horsley), so bekommt man schwere epileptische, klonische Krämpfe. Diese verwandeln sich sofort in tonische, ganz dieselben, wie man sie durch Reizung der Kleinhirnkerne erreichen kann, wenn man das Großhirn wegnimmt.

Experimentell ist über die reine Funktion der Kleinhirnhemisphären gar nichts sicheres bekannt geworden, aber der Umstand, daß sie ihre Sinnesrezeptionen aus den Hintersträngen via Thalamus, Großhirnrinde und Brücke erhalten, weist darauf hin, daß sie in irgendeiner Weise dem in den Hintersträngen aufwärts geleiteten Muskelsinn, der Fähigkeit Bewegungen zu koordinieren, dienen müssen. Doch wird diese Auffassung schwerlich die Gesamtleistung erschöpfen, vielmehr weist die überaus mächtige Bahn, welche aus Stirn-, Scheitel- und Schläfenlappen schließlich zu den Kleinhirnhemisphären führt, darauf hin, daß irgendwelche psychischen Prozesse, vielleicht solche auf Grund von Bewegungsempfindungen, auf diesem Apparat basieren, denn der Stirnlappen ist zweifellos ein Apparat für solche. Auch haben bereits klinische Studien (Kleist u. a.) begonnen, die untersuchen, wie weit für die Ausführungen unserer frei gewollten Bewegungen die Kleinhirn-Großhirnbeziehungen in Betracht kommen.

Wir haben also im Kleinhirn zweierlei Funktionen erkannt, indem wir von den Sinnesnerven ausgehen, die statotonische, welcher wesentlich das Mittelstück dient, und die muskelkoordinatorische, die mindestens ein Teil der Funktion der Hemisphären ist. Die zahlreichen Untersuchungen der früheren Autoren stützen sich alle auf Verletzungen, welche die beiden Hauptteile des Kleinhirns nicht auseinander halten. So kommt es, daß die mannigfachsten Anschauungen in eifrigster Polemik verteidigt worden sind. Man kann entweder auf die sensible Komponente den Hauptwert legen, wie es schon Flourens annahm und neuerdings Lewandowsky tut, nach dessen Meinung das Kleinhirn uns die Fähigkeit gibt, die Bewegungen abzustufen und die Muskelkontraktion nach relativer Stärke, Schnelligkeit, auch nach der Reihenfolge der einzelnen oder der synergisch verbundenen Bewegungen zu regeln, oder man kann, wie es jetzt mit Luciani wohl die Mehrzahl der Autoren tut, die efferente Seite der Kleinhirnwirkung bei der Deutung in den Vordergrund stellen und dem Kleinhirn eine Wirkung zuschreiben, die speziell die Muskelkontraktion trifft und diese kräftiger macht, die Spannung der Muskeln erhöht und die zum Stehen und der Bewegung notwendigen regelmäßigen Kontraktionen in Zusammenordnung setzt. Die Erscheinungen, welche bei Kleinhirnausfall auftreten, wären also zu deuten als Mangel an Energie bei willkürlichen Bewegungen, als fehlender Muskeltonus und als abnormer Modus der Muskelkontraktion. Gegenüber denjenigen Autoren, welche im Kleinhirn einen sensiblen Apparat etwa für einen noch näher zu definierenden Muskelsinn sehen, legen Luciani und die, welche ihm folgen, ein hohes Gewicht auf die Beobachtung, daß ein Tier ohne Kleinhirnhälfte kaum noch Störungen der Bewegungen zeigt, wenn man es ins Wasser wirft und schwimmen läßt. Es hat wohl auf der operierten Seite eine gewisse Schwäche, aber im ganzen sind seine Bewegungen normal.

Die Untersuchungen von Munk lassen ihn schließen, das Kleinhirn sei das Organ der feineren Gleichgewichtserhaltung, das Zentralorgan für die beim Liegen, Stehen und Gehen notwendigen unbewußten zusammengeordneten Gemeinschaftsbewegungen von Wirbelsäule und Extremitäten.

3. Das Mittelhirn. Das Mittelhirn besteht dorsal aus seinem Eigenapparat, dem Mittelhirndach, während ventral die Oblongatahaube sich hirnwärts fortsetzt. In ihr liegt noch ein Teil des statotonischen Cerebellarapparats, liegen die Ursprungskerne einiger Augenmuskelnerven u. a., und hier ziehen die Bahnen, welche der Eigenapparat des Daches aussendet, kaudalwärts, hier ziehen auch ganz lateral (laterale Schleife) die Bahnen zum Dache, welche, aus dem Rückenmark und der Oblongata kommend, im Mittelhirn-Eigenapparat enden.

Die bisherigen Experimente haben den Eigenapparat nicht genügend von dem anderen geschieden.

In das Mittelhirndach mündet bei allen Tieren, von vorn her kommend, der Sehnerv. Ein Teil von ihm spaltet aber vorher schon ab, um in dem Corpus geniculatum laterale an der Außenseite des Thalamus zu enden. Aber erst bei Säugern wird dieser Abschnitt der größere, ja beim Menschen und den Affen sind der Fasern zum Mittelhirndach selbst nur sehr wenige. So ist dieses bei allen Nichtsäugern die wesentliche Endstätte der aus dem Auge entspringenden Fasern. Man findet deshalb nach Wegnahme des Mittelhirndaches bei Fischen, Amphibien und Vögeln gekreuzte, meist nicht vollständige Blindheit, bei Hunden kann man durch einseitige Zerstörung eines vorderen Vierhügels die innere Gesichtsfeldhälfte des einen und die äußere des anderen Auges beeinträchtigen, doch ist das nicht unbestritten. Werden beim Menschen die Vierhügel etwa durch einen Tumor zerstört, so tritt nur eine gewisse Stumpfheit des Sehens, keine Blindheit auf. Ebenso sind die Sehstörungen bei Affen, denen man einen Vierhügel zerstört, nicht sicher nachzuweisen. Zweifellos aber treten bei allen Säugern Hemianopsien auf, wenn außer den Vierhügeln die anderen Wurzelteile des Sehnerven, namentlich die, welche im Corpus geniculatum laterale und im Thalamus enden, zerstört werden. Natürlich lassen sich von diesen optischen Zentren aus durch Reizung die ihnen innig verbundenen Ursprungsgebiete der Augenmuskeln erregen und man kann deshalb wohl ein „Reflexzentrum der Augenbewegung" im Mittelhirn statuieren.

Der Sehnerv führt den Vierhügeln nicht nur Sehbahnen zu, die da enden, sondern er führt dahin auch die Bahnen, deren Lichtreiz zu Pupillenverengerung führt (s. den Artikel „Gesichtsinn"). Die genauere Stelle dieser Bahn ist oft von vielen vergeblich gesucht worden, bis es Kreidl und Karplus (Pflügers Archiv 1912) neuerdings gelang, diese afferenten Fasern aufzufinden. Im Auge entspringend, gelangen sie in den Sehnerv, kreuzen im Chiasma auf die andere Seite und gelangen dann mit dem Traktusanteil des vorderen Vierhügels in diesen. Die Fasern müssen dort im Dache der Vierhügel zu den Okulomotoriuskernen hinüber kreuzen. Reizung des Tractus opticus ergibt überall auf diesem Wege Verengerung der Pupillen des gekreuzten Auges. Nur nahe an der Stelle, wo der Traktus das Tuber cinereum überzieht, ist das nicht der Fall, hier kann sogar Erweiterung eintreten. Das kommt daher, daß hier ein kräftiges Erweitererzentrum gereizt wird, dessen Aus-

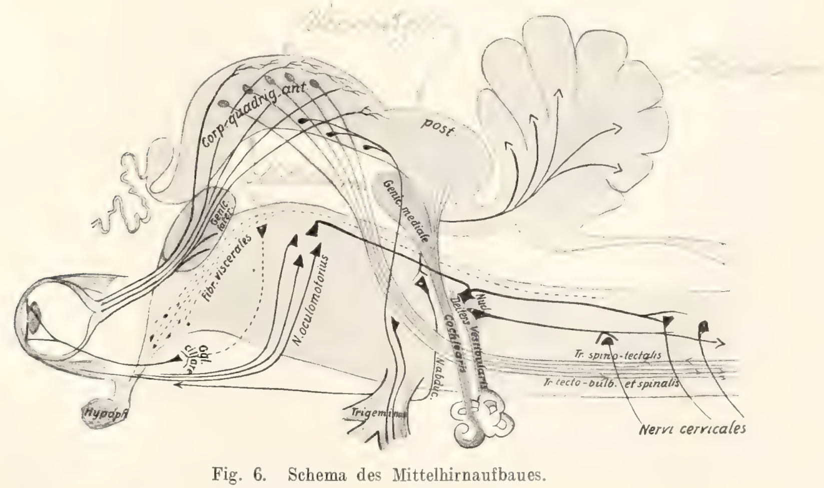


Fig. 6. Schema des Mittelhirnaufbaues.

läufer im Hirnstamm bis zu dem Rückenmarke herabziehen, wo sie mit den ersten Thorakalwurzeln in den Sympathikus treten. Durchschneidet man den Traktus oder nur dessen zum Mittelhirndache gehenden Anteil, so kann man durch elektrische Reizung, bei Katzen auch durch Belichtung des gekreuzten Auges, keine Verengerung der Pupille mehr bekommen. Bei Affen tritt sie nicht mehr nach Reizung, wohl aber noch nach Belichtung ein, weil hier ein guter Teil der Netzhaut nicht mit dem kreuzenden, sondern mit dem gleichseitigen Tractus opticus verbunden ist.

All das gilt aber nur für die Verengerung der Pupille durch Licht. Auch bei der Konvergenz der Augen tritt eine Verengerung auf. Die bleibt erhalten, wenn auch der Vierhügelarm durchschnitten ist. Man wird annehmen müssen, daß sie direkt von den Okulomotoriuskernen für die Konvergenz auf den kleinen Kern übertragen wird, der via Ganglion ciliare die Verengerer der Pupille innerviert.

Demnach haben wir für die Pupillenbewegung einmal die vom Tuber cinereum her via Sympathikus innervierten Erweiterer. Sie können von vielen Stellen des Nervensystems her erregt werden, treten z. B. ganz regelmäßig bei Schmerz in Aktion. Zu ihnen in einem gewissen Gleichgewichtsverhältnis stehen sodann die Verengerer. Diese werden vom Lichte erregt, verlaufen durch den Traktus der gekreuzten Seite und enden wieder — genau ist das Wie nicht bekannt — in den dem Okulomotoriusgebiete angehörigen Kernen des Ciliarganglions. Aus diesem treten die Nervuli ciliares zu dem Pupillenverengerer; schließlich muß noch die Möglichkeit angenommen werden, daß der zur Konvergenz führende Vorgang in den Augenmuskelkernen den Kern für die Pupillenverengerer direkt erregt.

Es ist bekannt, daß Aenderungen in der Belichtung und auch plötzliche Gehöreindrücke den Atemrhythmus ändern. Daß der hierzu nötige Apparat in dem Mittelhirndache liegt, dafür sprechen schon ältere, seitdem mehrfach bestätigte Versuche von Martin und Booker, die nach Reizung Aenderungen des Atemrhythmus erhielten. Abtrennung der Vierhügel von den Atemzentren in der Oblongata läßt (Marwald u. a.) die Inspiration sich sehr verlängern. Bechterew konnte auch durch Optikusreizung und durch Vierhügelreizung die Inspiration verlängern.

Im hinteren Teil des Mittelhirndaches liegt bei den Säugern ein großer Kern, das Ganglion des hinteren Vierhügels, in welchem zweifellos Bahnen aus den gekreuzten Hörnerven, dem Cochlearis, zunächst enden. Bei den niederen Vertebraten liegt das gleiche Ganglion manchmal (Haie) in ungeheurer Größe nicht im Dache selbst, sondern unter demselben. Die Verschmelzung mit dem Dach tritt erst bei den Amphibien auf. Bei den Vögeln ist dieser Hörnervenabschnitt des Mittelhirns besonders kompliziert; er ist noch nicht genügend erforscht, wie überhaupt die Hörstörungen, welche von den hinteren Vierhügeln aus entstehen können, erst beim Menschen etwas studiert sind.

Der Eigenapparat des Mittelhirndaches dient also im frontalen Abschnitte dem Sehen, im kaudaleren dem Hören. In ihn aber münden noch Bahnen von hinten her aus dem Rückenmarke, und er entsendet Faserzüge ebendahin und welche in das Kleinhirn. Die Menge dieser mündenden und ausgehenden Fasern aber steht in gar keinem Verhältnisse zu dem ungeheuren, alle Gebilde des Mittelhirnes untereinander verknüpfenden Apparate. Was dieser, der bei Fischen der größte des ganzen Gehirnes und bei Reptilien und Vögeln sicher noch der faserreichste und komplizierteste des Zentralapparates ist, leistet, ist noch fast unbekannt.

Ganz reine Versuche der Reizung oder der Abtragung sind kaum anzustellen und die Angaben der Autoren beziehen sich fast immer nur auf Experimente, bei denen die Nachbarteile des Mittelhirnes, die ungeheuer mannigfache Bahnen und Zentren enthalten, mit affiziert wurden. Wenn z. B. Reizung (Ferrier) Fische veranlaßt, den Schwanz nach der gereizten Seite zu drehen, die Flossen zu spreizen, oder den Frosch, den Kopf nach der entgegengesetzten Seite zu drehen, so wird man ohne weiteres hier nicht die Wirkung des Eigenapparates, sondern die des in der Tiefe liegenden dorsalen Längsbündels erkennen, welches die Stellung von Kopf und Rumpf seiner Anordnung nach wohl zu beherrschen vermag. Auch was von Veränderungen des Herzschlages, des Atmungsrhythmus, der Stimmbildung nach Abtragung des Mittelhirnes bekannt wurde, beruht schwerlich auf Ausschaltung von dessen Eigenapparat, da es bei reinen Verletzungen, die nur bei niederen Vertebraten möglich wären, ausbleibt.

Daß nach Wegnahme der Sehnerven manche Reflexe besonders leicht auszulösen sind, ist schon unter Rückenmark erwähnt. Natürlich tritt dasselbe ein, wenn man die Endstätten des Sehnerven wegnimmt. Das allein würde nicht beweisen, daß, wie vielfach angenommen wird, das Mittelhirn eine Hemmung ausüben kann. Versuche von Setschenow und spätere haben zwar gezeigt, das manche Reflexe kaum noch auslösbar sind, wenn man das Mittelhirn reizt, aber sie sind nicht rein auf das Mittelhirndach beschränkt, und außerdem hat die spätere Erfahrung ergeben, daß von gar manchen anderen Stellen des Nervensystems her solche Hemmungen erfolgen. Immerhin

spricht es für Hemmungen, wenn bei der Schildkröte (Fano) Abtragung des Daches das Tier in einen Zustand unruhigen und ständigen Umherwanderns versetzt, wenn es in jeder Beziehung reizbarer wird.

Aus der beim Kleinhirn erwähnten Erscheinung der „decerebrate rigidity" geht hervor, daß wenigstens auf die Kleinhirnfunktion, gerade vom Mittelhirn her eine Hemmung ausgeübt wird. Denn es ist kein Zweifel, daß bei Säugern eine starke Spannung der Streckmuskulatur im Rumpf und oberen Teil der Extremitäten eintritt, wenn das Mittelhirn weggenommen wird. Auch bei Vögeln ohne Mittelhirndach fiel Sherrington auf, daß alle Reflexbewegungen auffallend langsam, mit einer tonischen Komponente vollzogen werden, und Verworn gibt an, daß die tonischen Zustände in der Hypnose besonders intensiv und dauernd an Tieren ohne Mittelhirn auftreten. Die Gesamtmuskelspannung, welche aus der Peripherie des Körpers erregt, durch das Kleinhirn erzeugt wird, erfährt offenbar vom Mittelhirn her eine Hemmung.

Eine andere Hemmung übt irgendein Teil des Mittelhirnes auf den der Begattung dienenden Umklammerungsreflex des Frosches aus. Dieser, der im Frühjahre außerordentlich leicht auszulösen ist, kann während des ganzen Jahres erregt werden, wenn man das Mittelhirn abtrennt (Schrader). Steinach wies dann nach, daß es sich um von den Hoden abgesonderte Produkte handelt, die eine vom Mittelhirn her stammende Hemmung lösen. Er konnte auch bei intaktem Mittelhirn durch Injektion von Hodensaft den Reflex leicht hervorrufbar machen.

Im ganzen aber sind unsere Kenntnisse von dem, was der Eigenapparat des Mittelhirns leisten kann, sehr gering. Namentlich wissen wir nicht, zu was die dort entspringenden Bahnen, die man in die Oblongata und das Rückenmark verfolgen kann, dienen, und von den da endenden Fasern kennen wir nur die Funktionen derjenigen, welche das hintere Mittelhirndach mit den gekreuzten Hörnervenendigungen verknüpfen. So ist für den Eigenapparat des Mittelhirns, einen, wie gerade Untersuchungen an Fischen und Vögeln lehren, ganz ungemein kompliziert gestalteten Apparat, einen Apparat, der zudem bei allen Nichtsäugern der mächtigste des ganzen Nervensystems ist, fast noch alle Arbeit zu leisten.

Unter dem Mittelhirndach liegt der Aquaeductus Sylvii, die Fortsetzung des zentralen Gehirnhohlraums. Er ist von einem außerordentlich faser- und zellreichen Grau umgeben, das die direkte Fortsetzung einer ähnlich gebauten Masse an den Innenwänden des Zwischenhirns ist. Mit diesem „zentralen Höhlengrau" ist der ganze Faser- und Zellapparat des Mittelhirndaches durch unzählige Fasern verbunden. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß im zentralen Höhlengrau der zentrale Anteil des visceralen Nervensystems entspringt.

In der Tat hat man nach Reizung, sowohl des medialen Thalamus als nach solcher der Vierhügel auf fast allen Gebieten der viszeralen Innervation schon Veränderungen beobachtet. So im Herzrhythmus, in der Gefäßspannung, in der Darmbewegung, in der Körpertemperatur; Uteruskontraktionen, Erektionen sind nach Reizung bekannt.

Beiderseits vom Hohlraum des Aquäduktus ziehen, aus großen Zellen des Dachapparates selbst stammend, Wurzelfasern zum Nervus trigeminus. Exstirpations- und Degenerationsversuche lassen erkennen, daß diese Fasern sich als sensible Bahn in die Kaumuskeln begeben, und es ist nicht unwahrscheinlich, daß wir hier ein Stück des Apparates vor uns haben, welcher die beim Kauen so notwendige Regulierung für die Intensität der Muskelkontraktion versorgt. Es ist doch ein Unterschied, ob wir beim Brotkauen die harte Rinde oder das weiche Innere treffen, und jede Selbstbeobachtung lehrt, daß die dazu notwendige Regulierung rein reflektorisch, unterhalb der Bewußtseinsschwelle verlaufen kann.

Am Boden des Aquäduktus liegen die Kerngruppen, welche vorn den Nervus oculomotorius, hinten den Nervus trochlearis entsenden. Die sehr sorgfältige und reiche klinische und experimentelle Bearbeitung, welche die Funktion dieser Gruppen erfahren hat, lehrte, daß die Anordnung derart ist, daß jene Zellgruppen allemal gemeinsam arbeiten, so daß wohl niemals ein einzelner Augenmuskel isoliert benutzt wird. Sie und die Kerne des weiter kaudal liegenden Abducens sind durch Fasern verbunden, welche die Augenbewegungen zur Seite, nach innen und nach oben sichern und so zu dem Werke eines einzigen zusammengehörigen Apparates stempeln. In diesen Zellgruppen mündet nämlich mit zahlreichen Kollateralen, die sich an jeder einzelnen Zelle mit einem kleinen Blättchen anlegen, das bei allen Tieren vorhandene mächtige dorsale Längsbündel. Es entspringt aus den Zellen des Deiterskernes der Oblongata, Zellen, um welche sich zahllose Kollaterale aus dem Vestibularis und zahllose aus dem Kleinhirn verzweigen (Bd. VIII, Fig. 4).

Die Achsenzylinder dieser Zellen treten nach der Medianebene der Oblongata, kreuzen zum größeren Teil und ziehen dann hirn- und rückenmarkwärts. Der hirnwärts ziehende Anteil endet, wie geschildert, an

den Zellen der Abducens- und Okulomotoriuskerne, der abwärts ziehende aber gelangt in den Halsteil des Rückenmarks. In diesem Apparat des dorsalen Längsbündels muß man die anatomische Unterlage für die Regulierung der Kopf- und Augenhaltung erblicken. Er ermöglicht es, daß mit jeder Kopfstellung die Stellung der Augen sich ändert, wie das für die Statik ja absolut notwendig ist. Das dorsale Längsbündel ist deshalb auch bei den Tieren, die häufigen Lageschwankungen unterworfen sind, bei den Vögeln und den meisten Fischen, ganz enorm ausgebildet. Reizt man die Augenmuskelkerne, so wird begreiflicherweise die Blickrichtung jedesmal geändert, daneben auch die Kopfstellung beeinflußt.

Die Konvergenz der Augen beim Blick, welche auf Kontraktion beider Musculi interni beruhen muß, wobei die aus den Abducentes innervierten Externusfasern erschlaffen, mußte, so hat man bis vor kurzem gemeint, auf einer festgefügten Anordnung des Gesamtbewegungsmechanismus beider Augen beruhen, und man hat solche Anordnungen auch anatomisch zu finden geglaubt. Neuerdings hat aber Marina (Deutsche Zeitschrift für Nervenheilkunde, Bd. 44) nachgewiesen, daß, wenn eine solche Anordnung existiert, sie von einer völlig unerwarteten Plastizität sein muß. Es gelang ihm bei Affen, denen er Externus- oder Internusmuskeln weggenommen und durch ganz andere Muskeln, etwa die oberen Obliqui ersetzt hatte, doch Konvergenzreaktion bei der Blickfixation zu erreichen.

Im vorderen Teil der Augenmuskelkerne liegt eine Kerngruppe vom Bau der sympathischen Muskelkerne. Sie entsendet mit dem Okulomotorius ihre Fasern zum Ganglion ciliare, und von diesem aus wird die Iris zur Kontraktion gebracht, die Pupille verengert. Vierhügelreizung, Vierhügelabtrennung, auch isolierte Verletzungen dieses Kernes (Bernheimer) erzeugen deshalb Pupillenverengerung und Pupillenstarre.

Mitten in der Haube, unter den Vierhügeln, sind die „roten Kerne“ eingebettet, deren Beziehungen zum Kleinhirn und zum Rückenmark an den betreffenden Stellen erwähnt sind. Dort ist ausgeführt, daß sie wahrscheinlich Abschnitte des Apparates für den Statotonus sind. Unter ihnen ziehen die sekundären sensiblen Bahnen (vgl. den Artikel „Rückenmark“) und unter diesen bei Säugern wieder die Bahnen aus dem Großhirn zur Brücke und zum Rückenmark dahin. Verletzung dieses „Hirnschenkelfußes“ bewirkt gekreuzte spastische Lähmungen, anfangs auch Zwangsbewegungen.

4. Die Funktionen des Thalamus opticus. Die Ganglien des Thalamus sind von allen Seiten so sehr mit Leitungsbahnen aus den verschiedensten Hirnteilen umgeben, daß der Versuch, ihre Funktion durch Reizung oder gar Zerstörung bei Tieren zu ermitteln, ganz notwendig scheitern mußte. Wohl aber hat die sehr sorgfältige Untersuchung, der man bisher etwa 40 Fälle von Zerstörung des Thalamus beim Menschen unterzogen hat, Anhaltspunkte für die Funktion mindestens eines Teiles der Thalamusganglien ergeben und für einen anderen läßt der bekannte Bau Schlüsse auf die Funktion zu.

In den kaudalen Abschnitt münden von dem Auge her Teile des Sehnerven und von der Rinde des Occipitallappens aus die kortikalen Sehbahnen. Dadurch erklärt sich sofort, daß ein Teil des Sehaktes bei dem Menschen und vielen Säugern an den Thalamus geknüpft ist. Bei den niederen Vertebraten spielt dieser Thalamusanteil nur eine geringe Rolle gegenüber dem Mittelhirnanteil der Sehbahnen. Untergang der kaudalen Thalamussubstanz hat Hemianopsie im Gefolge, die wir heute noch nicht von der durch Rinden- oder Traktusverletzung erzeugten Hemianopsieform trennen können.

Im lateralen Kern des Thalamus enden sehr viele aus der Hirnrinde kommende Fasern, ebenso in einigen anderen Kernen, aber längst nicht in allen. Head und Holmes sind der Meinung, daß die nach so vielen Thalamusherden beobachtete Ueberempfindlichkeit gegen Reize irgendwelcher Art bedingt sei durch den Wegfall einer Hemmung, die jene Großhirnbahnen recht wohl ausüben könnten, wie wir denn in der Tat wissen, daß sie auf die motorische Bahn hemmend wirken können.

In den ventralen Abschnitt mündet die gesamte sekundäre sensible Bahn, auch die aus den Trigeminusenden. Sie ist, wie Bd. VIII, S. 506 dargelegt wird, zur innervierten Körperhälfte vollständig hier gekreuzt.

In den Thalamuskernen haben wir also ein Hauptzentrum des Gefühlsweges zu sehen. Aus diesem Zentrum gelangen Gefühlseindrücke zur Rinde und aus der Rinde vermögen andere im Thalamus endende Bahnen auf jene einen Einfluß zu gewinnen. Das gilt natürlich nur für die Säuger und in gewissem Grade auch für die Vögel. Bei den Reptilien und Amphibien kann jener Rindeneinfluß nur minimal sein, weil nur eine sehr kleine Rinde mit ganz spärlichen Fäserchen zum Thalamus da ist. Die Endigung der Gefühlsbahnen im Thalamus ist allen Vertebraten gleich eigen. Bei den Fischen aber erlangen sie keinen Anschluß an ein Großhirn, und dort hat sich überhaupt ein ganz anderer Thalamusapparat neben dem bisher erwähnten ausgebildet.

Es sind mächtige Lappen entstanden, die mit dem Kleinhirn und Mittelhirn in vielfacher Verbindung stehen und auch aus dem Riechapparat Zuwachs erhalten. Ihre

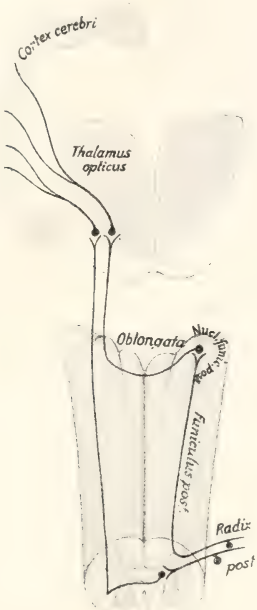


Fig. 7. Uebersicht über den Verlauf der Gefühlsbahn und ihre Endigung im Thalamus.

Bedeutung ist noch ganz unklar, es sind nicht einmal Versuche gemacht worden, sie aufzufinden.

Bei den Säugern ist also das Gefühlszentrum, welches im Thalamus gegeben ist, mit einem guten Teile der Großhirnrinde verbunden, und man weiß längst, daß Durchschneidung dieser Verbindung Hunde gekreuzt fast empfindungslos macht, hat aber beim Menschen ganz besonders oft Gelegenheit gehabt, die hier offenbar besonders wichtige Verbindung durch Apoplexien nahe an der Ausstrahlung aus dem Thalamus unterbrochen zu sehen. In diesen Fällen ist gewöhnlich totale gekreuzte Hemianästhesie vorhanden. Die sorgfältige Analyse der weniger schweren Erkrankungen hat gezeigt, daß die Empfindungen zwar bis zu gewissem Grade vorhanden, ihre Beurteilung und besonders das Beurteilen von auf mehrere Empfindungen gestützten Wahrnehmungen aber sehr gestört ist. Auch die Fähigkeit, die Empfindungen zu lokalisieren, geht so gut wie ganz verloren. Diese Thalamusrindenverbindung bringt erst die Empfindungen in Beziehung zu unserem gesamten Bewußtsein. Durch sie erst werden wir befähigt, Gewicht, Form, Lage der Körper zu erkennen. Wäre sie nicht, so blieben wahrscheinlich nur die Rezeptionen der Reize, die dann via spinalen, cerebellaren usw. und thalamischen Apparat wohl zu Effekten, aber nicht zu Erkenntnissen führten. Es würde sich, um ein Beispiel anzuführen, wohl die Lage eines Gliedes regeln nach von außen und innen ihm zukommenden Reizen, aber wir wüßten doch nicht anzugeben, wie es liegt. Ein Mann, dem ein Bein fehlte, hatte, wie viele solcher Patienten, ständig Empfindungen von der Schnittstelle der Nerven her, die er, wie gewöhnlich, in das fehlende Bein verlegte. Diese zwangsmäßige Deutung hörte sofort auf, als er durch einen Schlaganfall den Zusammenhang zwischen Thalamus und Rinde verlor. Die Rezeptionen flossen natürlich weiter zu, aber sie wurden nicht gedeutet. Ebenso kommt es vor, daß im Thalamus selbst sitzende Erkrankungsherde, wenn die Hirnbahn intakt ist, zwangsweise in die Peripherie wirken. Eine von mir beobachtete Patientin mit einem Thalamusherd vergiftete sich wegen der unerträglichen Schmerzen, die sie in dem gekreuzten Arm und Bein zu empfinden meinte, zentrale „Schmerzen".

Dem wesentlich sensiblen Charakter des Thalamus entsprechend und aus den oben angeführten Gründen, der Durchflechtung mit Großhirnfasern, gibt der Tierversuch wenig klare Auskünfte. Namentlich ist die Frage, wie weit direkte motorische Apparate hier liegen, noch ganz offen. Die einzigen, wirklich vorsichtigen und unter Berücksichtigung der Anatomie vorgenommenen Reizversuche (E. Sachs, Brain 1909) ergaben bei Macacus, daß vom Nucleus anterior her keine Bewegungen auszulösen sind; auch der dorsale Abschnitt des Nucleus medius verhält sich so. Dagegen rief Reizung des ventraleren Abschnittes eine Bewegung hervor, als wollte das Tier sich in Gang setzen, der Kopf wandte sich mit den Augen nach der anderen Seite, die gekreuzte Vorderpfote beugte sich. Eine solche Vorwärtsbewegung tritt nach Horsley und Clarke auch voll ein, wenn man die aus dem Kleinhirn kommenden, eben in dieser Kerngegend endenden Fasern weiter hinten zusammen reizt.

In dem lateralen Kerne enden so viele Fasern aus der motorischen Hirnrinde, daß es nicht ermittelbar ist, wie weit die durch Reizung dieses Kernes zu erhaltenden Bewegungen nicht etwa direkt auf jene Fasern zu beziehen sind. Bewegungen, wie Ablen-

kung der beiden Augen nach der anderen Seite bei Reiz im dorsalen Abschnitt, Vorwärtsschreiten der gekreuzten Glieder bei Reiz des ventralen hinteren Drittels, Drehen des Kopfes, Kauen usw. wurden dabei beobachtet.

Die klinische Erfahrung zeigt, daß bei Ausfall größerer Thalamusteile eine eigenartige, dem Veitstanz ähnliche Bewegung in der gekreuzten Körperhälfte auftreten kann. Ebenso werden dann öfter, aber keineswegs regelmäßig, Störungen der Mimik beobachtet, wie Starre der Züge, Zwangslachen, Zwangsweinen.

Am medialen Thalamusrande liegt das Ganglion habenulae. Bei Säugern nur ein relativ kleiner Körper, ist es von Petromyzon an durch die ganze Tierreihe immer vorhanden und bei den Fischen ein besonders gut abscheidbares Ganglion. Zwar ist durch den Versuch noch gar nichts über seine Funktion bekannt geworden, aber es lassen die von den Fischen bis zum Menschen immer ganz gleichen Verbindungen mit dem Lobus parolfactorius, in welchem Trigeminusbahnen enden und aus dem eine zur Oblongata hinabsteigende Bahn entspringt, annehmen daß es sich um einen Apparat handelt, der mit den Funktionen der Mundgegend zu tun hat. Die enorme Entwickelung bei den Vögeln und der Fund von Kalischer, daß Reizung des Lobus parolfactorius dort — er heißt da Mesostriatum — Schnabelbewegungen erzeugt, sprechen in gleichem Sinne, ebenso der Umstand, daß der Lappen bei dem Chamäleon, das sich von den anderen Reptilien durch einen besonders ausgebildeten wichtigen Zungenapparat unterscheidet, enorm entwickelt ist. Noch mehr aber wird die Funktion des Lobus in diesem Sinne wahrscheinlich durch die Entwickelung, die er bei den verschiedenen Säugern nimmt. Je nachdem diese eine mächtig ausgebildete Schnauze und Zunge haben oder einen kleineren Apparat, ist er enorm entwickelt oder, wie etwa beim Menschen, sehr atrophiert. Ich habe, als ich diesen Lappen im Gehirn abschied, für dessen Funktion den nicht präjudizierenden Namen Lappen für einen „Oralsinn“ vorgeschlagen. Wahrscheinlich ist das Suchen und Schnüffeln mit dem Mundgebiete, wie es von den Fischen aufwärts so viele Tiere haben, eine Aeußerung dieses Sinnes.

Die Ganglien- und Fasermassen, welche als zentrales Höhlengrau die Medialseite des Thalamus auskleiden und an seiner Basis das Tuber cinereum bilden, sind bereits unter Mittelhirn erwähnt, und dort ist auch mitgeteilt, welche Erscheinungen durch ihre Störung erzeugt werden können. Die zu gutem Teile recht rohen Versuche, welche bisher da angestellt sind, sprechen alle in dem Sinne, daß hier ein Apparat vorhanden wäre, der die Atmung, den Blutdruck und die Temperatur zu regulieren bestimmt ist. Aber zuverlässige Versuche haben wir erst durch die sorgsamen punktförmigen Reizungen erhalten, welche E. Sachs an jedem einzelnen der Thalamuskerne vorgenommen hat (Journ. exper. Medicine, Bd. 14, 1911). Es zeigt sich, daß man durch Reizung aller medialen und der ventraler liegenden Kerngebiete Aenderungen im Respirationsrhythmus, Erhöhung des Blutdruckes hervorrufen kann. Aber da gerade im Thalamus alle sensiblen Bahnen enden, kann dieser Effekt sehr wohl ein reflektorischer sein, wie er auch durch Reizung peripherer Empfindungsnerven erzeugt wird. Momentane Reizungen erzeugen keine Temperaturänderungen des Tieres. Aber es haben zahlreiche frühere Versuche und zuletzt sehr genaue von Isenschmidt und Krehl (Arch. f. exper. Pathologie, Bd. 70, 1912; dort auch die Literaturhinweise) bewiesen, daß man bei Kaninchen die Fähigkeit zur Anpassung an die Außentemperatur vernichtet, die Tiere also im höchsten Maße schädigt und gefährdet, wenn man die lateralen und die ventralen Ventrikelwände zerstört. Diese Fähigkeit wird überhaupt durch Querschnitte oberhalb des ersten Dorsalnerven im Rückenmarke vernichtet, nicht aber durch Wegnahme des Großhirnes. Es handelt sich also um Bahnen, die aus dem zentralen Grau kommend, mindestens zum Teil mit jenem ersten Dorsalnerven und einigen höheren austreten. Höchstwahrscheinlich sind das die sympathischen Bahnen. Von diesen kennen wir gerade diesen Verlauf. Sie entspringen wohl zum größten Teile in dem zentralen Höhlengrau des Zwischenhirnes. Durch Reizung hier, an der Seite des Tuber cinereum, erhielten Kreidl und Karplus typische Sympathikussymptome, wie Erweiterung der Lidspalte und der Pupillen ad Maximum, Retraktion des dritten Lides. Aschner konnte durch Verletzung der gleichen Gegend Glykosurie erzeugen, die bis zu 48 Stunden anhielt, aber durch die Durchschneidung des Bauchsympathikus zu verhindern war.

In die Lymphbahnen gerade der Trichtergegend mündet das Sekret der Hypophyse. Es ist möglich, daß es da direkt den Sympathikus trifft. Bekannt ist, daß es die von jenem innervierte glatte Muskulatur zur Kontraktion bringt. Verletzung dieser Gegend, die also das Hypophysensekret in falsche Wege bringt, erzeugt ähnliche Erscheinungen wie Wegnahme des Hypophysenvorderlappens, Genitalatrophie, Zurückbleiben des Gesamtwachstums, (Aschner, Berl. klin. Wochenschr. 1912).

5. Das Corpus striatum. Frontal von dem Thalamus liegt, bereits im Bereiche des Vorderhirnes, das Corpus striatum, aus den Ganglien des Schwanz- und des Linsenkernes zusammengesetzt, zwischen denen, nur bei den Säugern, die Fasern der „inneren Kapsel" dahinziehen, welche die Hirnrinde mit dem Kleinhirn und dem Rückenmarke verbinden. Dieses Ganglion ist bei den Vögeln ganz besonders stark entwickelt. Die Fische haben vom ganzen Großhirn überhaupt nur das Striatum. Wird es bei ihnen abgetragen, so leidet, wie es scheint, das, was uns als „Spontanbewegung" erscheint, die Fähigkeit, auf nicht sofort ersichtliche Reize den Ort zu wechseln. Aber da gleichzeitig allemal die Riechbahn mit zerstört wird, so mag der Grund hier liegen. Bei den Vögeln ist die Rinde des Großhirns nur ganz gering angelegt, hingegen bilden die Teile des Striatums die Hauptmasse des ganzen Großhirns. Ein direkter Vergleich mit dem Säugerstriatum ist also hier nicht möglich. Es existieren Reizversuche am Papageistriatum von Kalischer, die erwiesen haben, daß von bestimmten Stellen aus Bewegungen der Beine, des Kopfes usw. zu erreichen sind, die auch darauf hinweisen, daß Rezeptionen dort aufgenommen werden. Der Lobus parolfactorius, welcher bei den meisten Wirbeltieren sehr klein ist, ist bei den Vögeln, wo die Innervation des Schnabels so wichtig ist, ein großes, dicht in das Striatum hineingeschobenes Gebilde. Reizungen an ihm rufen Schnabelbewegungen hervor, und Zerstörungen an seinem vorderen Ende erzeugen bei sprechenden Papageien schwere Sprachstörungen.

Alle an Säugern angestellten Versuche — und es sind solche von zahlreichen Autoren veröffentlicht — konnten die Mitverletzung der das Ganglion passierenden Rindenfasern oder ihre Mitreizung nicht ausschließen und so kommt es, daß wir heute noch absolut nichts sicher über die Funktion eines in der ganzen Tierreihe vorhandenen mächtigen Apparates wissen.

Eine Reihe Beobachtungen von isolierten Erkrankungen des Corpus striatum liegt aber vor. Alle diese Patienten verloren zwar nicht die Fähigkeit, ihre Muskeln normal zu bewegen, aber ihre Bewegungen wurden spastisch und viele Muskeln, namentlich die des Gesichts, verblieben für Stunden in überspanntem Zustand. Es wäre nicht unmöglich, daß hier ein Apparat für den Dauertonus der Muskulatur gegeben wäre.

6. Riechlappen. Die Funktionen der Riechlappen sind bisher isoliert noch nicht studiert. Was wir von ihnen wissen, betrifft immer auch die Funktion der Rindenzentren des Riechapparates, weil das Rezipieren des Riechens bisher immer gleichzeitig mit dem Beobachten der Empfindungen, also mit dem Perzipieren studiert wurde (vgl. den Artikel „Geruchsinn"). Doch gestattet die Anatomie einige Schlüsse. Da der feinere Bau der ersten Geruchsapparate überall gleich ist, so wird man schon von den Fischen ab ein Chemorezipieren wie bei den höheren Tieren hier annehmen dürfen. Das weiß man, daß Haie bestimmte Nahrungsart nicht mehr finden, wenn die Geruchsnerven durchtrennt sind, und daß Schollen, die im Sande eingegraben ruhig liegen, unruhig werden und suchend umherschwimmen, wenn man dem Wasser filtrierten Preßsaft von Sardellen zusetzt. Dann sehen wir bei den Amphibien und Reptilien die Lappen gut entwickelt, gelegentlich, wie bei dem auf Optorezeptionen angewiesenen Chamäleon, auch bis auf Spuren atrophiert und schließlich wissen wir, daß der bei den meisten Säugern kräftig entwickelte Apparat, bei den Primaten etwas atrophiert, bei den Walen aber so gut wie ganz verschwindet. Auch die Vögel haben nur relativ kleine Riechlappen. Sie riechen aber sicher damit.

Bei der Besprechung der Großhirnfunktionen wird auf einiges hierher gehörige zurückzukommen sein, weil da die Rolle des Geruchssinnes als Ganzes zu erörtern bleibt.

7. Die Gesamtleistung des Paläencephalon. Im Artikel „Rückenmark" wird gezeigt, wie dieses eine Summe von Bewegungsmechanismen darstellt, die, einzeln oder zu mehreren angeregt, bestimmte Motus auf bestimmte Rezeptionen hin zwangsmäßig vollführen. Es sei nur daran erinnert, daß auch einzelne Teilstücke dieses segmentär angelegten Apparates bereits ausreichen, die dort lokalisierten Funktionen auszuüben, wie etwa ein Stück Aal sich krümmt, ein Stück Schlange sich noch windet. Aus dem Abschnitte „Kleinhirn" geht hervor, daß ein Mechanismus besteht, welcher dem vorerwähnten die Möglichkeit gibt, den für die Gesamtstatik tonisch angespannten Muskelapparat richtig erst zum Gehen und Stehen zu innervieren. Wie auf diese beiden Teile des Urhirnes die aus dem Auge kommenden Rezeptionen einwirken können, wie seine Motus und Spannungen Hemmungen erfahren können, das zeigte die Besprechung des Mittelhirnes und schließlich wurde im Zwischenhirne ein Apparat geschildert, der die Endstation der rezeptorischen Bahnen ist und durch einzelne seiner Ganglien Rezeptionen aus dem Gebiete des Oralapparates aufnimmt. Dazu kommt als frontalstes Stück des Paläencephalon der Riechapparat, durch den Chemorezeptionen, wohl zumeist gasförmiger Körper, vermittelt werden, die dann die kaudaleren Apparate zu den entsprechenden Motus veranlassen können.

Die motorischen Apparate aber sind überall in sich zu Bewegungskombinationen verknüpft, derart, daß eine Rezeption nicht einen einzelnen Muskel, sondern jedesmal eine ganze, zu bestimmter Bewegung geeinte Gruppe zur Bewegung bringt. Deshalb fliegt die geköpfte Taube richtig flatternd davon und deshalb enteilt das geköpfte Kaninchen in Galoppsprüngen. Es treten eben immer eine Reihe ein für allemal zu geeinten Arbeiten verknüpften Bahnen in Tätigkeit.

Kein Teil des Paläencephalon kann wegfallen, ohne daß direkt ein Funktionsausfall eintritt, und alle Teile entwickeln sich in ihrer Größe, je nach den Anforderungen, welche die Lebensführung des Tieres stellt.

Es erübrigt noch, einen Blick auf die Gesamtleistung all dieser doch unter sich verbundenen Apparate zu werfen. Das ist auch deshalb wichtig, weil mit dem Auftreten des Neencephalon, mit dem Einsetzen der Hirnrinde sich ganz neue Funktionen im Nervensysteme entwickelten, Funktionen, die man lange nicht von denjenigen des Urhirnes zu trennen wußte.

Gewöhnlich hat man untersucht, was an Leistungen übrig bleibt, wenn man das Großhirn bei einem Tiere wegnimmt, und solche Versuche sind an Vertretern aller Klassen in großer Anzahl gemacht. Ihre Ergebnisse sollen unten mitgeteilt werden. Viel einfacher ist es, nachzusehen, was Vertebraten leisten, die gar kein Großhirn besitzen, weil hier etwaige durch die Operation oder auch nur durch den Wegfall eines so lange mitarbeitenden Teiles bedingte Störungen gar nicht vorhanden sind. Solche Vertebraten sind die Knochenfische und die nur mit der Spur eines Neuhirnes versehenen Selachier.

Die Bewegungen, die ein Fisch ausführt, bleiben immer dieselben, neue lernt er nie. Sie sind in ganz fester Weise mit Rezeptionen verknüpft, derart, daß auf die gleiche Rezeption immer die gleiche Bewegung erfolgt — gleiche Begleitumstände und Wegsein von anderen gleichzeitigen Rezeptionen vorausgesetzt —. Ist die Beute richtig vorgeworfen, ist der Reiz adäquat, dann muß der Fisch zubeißen, darauf beruht die ganze „Angelkunst“. Mehr als die zur Fortbewegung, zu dem Geschlechtsleben und zur Nahrungsaufnahme erforderlichen Bewegungen sind nie bekannt worden. Die Rezeptionen, welche derlei auslösen, sind optische, akustische, taktile, dann solche für den Druck des bewegten Wassers, welche die Seitenlinie vermittelt. Sind Receptio und Motus auch genau aufeinander eingestellt, so sind doch in der ersteren Variationen möglich; die Tiere lernen auch auf andere als die gewohnten Reize hin einiges auszuführen oder zu unterdrücken. Sie können den schon der Jungbrut anhaftenden Fluchtreflex teilweise ablegen, sie können lernen, auf etwas andere als die gewohnten optischen Reize zu fressen, ja sie lernen gelegentlich den Zuschnappreflex zu unterdrücken, wenn die gebotene Nahrung nicht ganz genau so ist, wie sie bisher einen adäquaten Reiz bildete. Alte Hechte vermeiden besser die Angel als junge. Das Paläencephalon unterscheidet sich also von einer Maschine eben dadurch, daß es in gewissem Grade lernen kann, eine „Plastizität“ besitzt. Noch unbekannt ist, worauf es beruht, daß die Tiere weite Wege wiederholt richtig zurücklegen, ihre Standorte wiederfinden oder zu bestimmten Orten wandern. Ganz ebenso wie die Fische verhalten sich die zudem sehr viel trägeren geschwänzten Amphibien, Tiere, die eigentlich nur ein embryonales Gehirn — histologisch — besitzen. Doch lernen Axolotl, die auf jedes langsam in das Wasser fallende Objekt losschnappen, allmählich Holzstücke von Fleischstücken unterscheiden und bleiben dann bei letzteren (zumeist) ruhig (Hecker).

Bei Fröschen, Reptilien, Vögeln und Säugern muß man natürlich das Vorderhirn wegnehmen, wenn man ermitteln will, was das Paläencephalon allein leistet. Es zeigt sich, daß dann alle Bewegungen leichter durch Rezeptionen ausgelöst, dann aber richtig ausgeführt werden, daß aber von den Reptilien, besser von den Vögeln an, das Paläencephalon schon an viele Rezeptionen aus dem Neencephalon gewöhnt sein muß, weil diese Tiere, einmal enthirnt, viel weniger Bewegungen ausführen, namentlich, wenn man äußere Reize fern hält. Eine Taube, die nur noch ihr Paläencephalon hat, bleibt ruhig sitzen und verhungert. Und doch kann man sie zum Laufen, zum Fliegen usw. durch adäquate Reize bringen. Enthirnte Frösche verhalten sich bis auf eine anfangs auftretende Stumpfheit kaum anders als unverstümmelte. Sie gehen ins Wasser und auf das Land, springen, fangen Fliegen, begatten sich. An normalen Fröschen kann man, wenn durch kalte Außentemperatur alle Bewegungen etwas verlangsamt sind, auch sehr gut sehen, wie auf diese fast nur ein Urhirn besitzenden Tiere Rezeptionen nicht sofort wirken, sondern erst, wenn sie sich akkumulieren. Frösche fressen in der Norm nur sich bewegende Wesen, verhungern unter Fleischstücken. Man kann nun deutlich erkennen, wie der optische Reiz, den der sich bewegende Wurm als den zum Zupacken adäquaten aussendet, zunächst nur eine Hindrehung des Kopfes auslöst; kriecht der Wurm weiter, so wird die Wirbelsäule ge-

beugt, die Sprungstellung eingenommen und nur, wenn er sich dann noch weiter bewegt, kommt es zu dem Zuschnappen. Mißlingt dies, etwa weil Moos in den Mund kommt, so schnappt das Tier keineswegs sofort wieder, wie ein solches mit Großhirn es täte, sondern es muß sich die ganze Reizrezeption wiederholen. In der Wärme reichen allerdings minimale einmalige Reize schon aus, der Frosch frißt die Fliege, die er ruhig sitzen ließ, im Momente, wo sie nur ein Bein bewegt. Hanau sah eine Kröte stundenlang einen Blindschleichenschwanz verfolgen und immer wieder zuschnappen.

Die große Selbständigkeit, die der Apparat des Urhirnes bei den niederen Vertebraten hat, läßt sich bei den Säugern nicht mehr so sicher nachweisen. Denn nicht ohne dauernden Schaden kann das dort mächtige Neuhirn operativ entfernt werden. Immerhin weist alles darauf hin, daß im Prinzipe gleiche Verhältnisse vorliegen.

Goltz hat zuerst einen Hund ohne Großhirn über ein Jahr, Rothmann später einen ebensolchen über drei Jahre beobachtet. Diese Tiere sind anfangs reine Bewegungsautomaten, sie beantworten bestimmte Reize mit bestimmten Bewegungen. Sie sehen nicht, hören nicht, riechen und schmecken nicht, doch verrät Blinzeln, Pupillenreaktion das Rezipieren von optischen Reizen, Aufstellen der Ohren das von Gehörrezeptionen. Es läßt sich nachweisen, daß sie über Lageveränderungen, die man den Gliedern gibt, nicht orientiert sind, aber sie bewegen sich doch im ganzen wie normale Tiere. Es gelingt absolut nicht mehr, zu ihnen in irgendeine Beziehung zu treten, auch den Stallgenossen nicht. Sie beteiligen sich, obgleich ihre Stimme nicht litt, doch nicht an dem gemeinsamen Gebell, verraten auch keine Sexualregungen mehr. Im ganzen haben sie einen unstäten großen Bewegungsdrang. Der Schlaf tritt wie bei Normalen ein. Irgendwelche Gemütserregungen, wie Furcht oder Freude, verraten sie nicht, aber sie scheinen sehr erregbar, leicht wütend. Die Tiere schlafen viel.

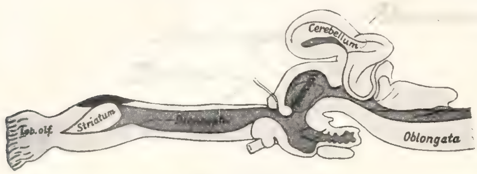
Wiederholt sind Neugeborene ohne Großhirn genauer untersucht (Sternberg, Heubner u. a.). Heubners Frucht, die bis zum 16. Tage lebte, verhielt sich damals etwa wie ein gewöhnliches Neugeborenes. Die gleichen Reize lösten Mundspitzen, Saugen, Schlucken, Weinen, Handschließen usw. aus wie bei Normalen. Ich selbst habe ein Kind ganz ohne Großhirn fast 4 Jahre alt werden gesehen. Dieses Wesen hatte die gleichen Funktionen wie die Säuglinge, aber als es älter wurde, trat eine starke Kontraktur seiner Glieder ein und außerdem schrie es Tag und Nacht. Nur Anpressen an den Kopf machte es ruhig. Es war blind und hörte nicht und nie ist es der sehr aufmerksamen Mutter gelungen, zu ihm eine Beziehung zu knüpfen. Während die oben erwähnten Hunde es erlernten, wieder Nahrung zu nehmen, gelang das nicht bei diesem Kinde. Es lag meist schlafend da und hat nie etwas erlernt. Selbst der Mutter stand es total fremd gegenüber.

Da es nun sicher ist, daß das Paläencephalon ganz unverändert fortbesteht, wenn auch ein Neencephalon in noch so großer Ausbildung sich zugesellt, so liegt gar kein Grund vor, die bei einer Tierklasse einmal als paläencephal erkannten Handlungen etwa bei höheren Tieren anders aufzufassen, anders zu lokalisieren. Wir können vielmehr nun eine ganze Reihe von Bewegungen als allen Vertebraten gegeben ansehen und untersuchen, wie sich auf diese neuartige aufbauen, wenn dem Paläencephalon ein neuer Hirnteil sich gesellt. Dem Paläencephalon gehören alle Sinnesrezeptionen und Bewegungskombinationen. Es vermag einzelne neue Relationen zwischen beiden zu knüpfen, aber es vermag nicht Assoziationen zu bilden, Erinnerungsbilder aus mehreren Komponenten zu schaffen. Es ist der Träger aller Reflexe und vieler Instinkte.

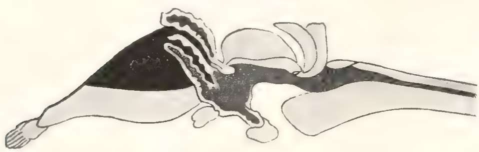
Durch die Trennung paläencephaler Bewegungen von neencephalen Handlungen gewinnen wir u. a. auch für die Sinnesphysiologie ganz neue Gesichtspunkte und Fragestellungen. Wenn das Paläencephalon keine Assoziationen bilden kann, dann müssen die allein oder fast allein mit ihm arbeitenden Tiere durch viele Sinneseindrücke unaffiziert bleiben, auf die wir nach unseren Erfahrungen, ja auch nach unseren Kenntnissen von den tierischen Sinnesorganen, irgendeine Antwort durch Bewegung erwarten dürfen. Eine Eidechse, die auf das leise Krabbeln eines Insektes im Grase hinhört, bleibt völlig ruhig, wenn man dicht über ihrem Kopfe auf einen Stein schlägt, wenn man laut schreit, singt, lärmt; nie flieht dabei das Tier, das doch so scheu ist, daß ein unerwartetes Beschatten, eine geringe Erschütterung durch meinen Tritt es zum Verschwinden bringt. Es verbindet eben mit dem neuen Geräusche, das es biologisch sonst nie trifft, so wenig, wie mich etwa eine chinesisch geschriebene Warnungstafel vor einem Abgrund retten könnte. Ihm fehlt ja noch ganz der Apparat, neue Erregungen sofort auf die altererbten Bewegungskombinationen zu übertragen. Fische und auch Frösche gelten vielfach für taub, weil sie auf Stimmgabeln usw. nicht „reagieren". Es läßt sich aber zeigen, daß sie sehr wohl hören, sobald man die adä-

quaten Reize anwendet. Mit den neuen haben sie noch keine Relationen geknüpft.

Sowohl die Erfahrungen an Tieren mit völlig isoliertem Urhirn als die Angaben von Menschen, denen durch eine Erkrankung das Rückenmark von den übrigen Teilen des Nervensystems abgetrennt war, machen es überaus wahrscheinlich, ja fast sicher, daß, wenn nur ein Urhirn vorhanden wäre, wir nichts von unseren Empfindungen oder Bewegungen erführen. Alle Kranken mit Rückenmarktrennung geben ausdrücklich an, daß sie in dem Körperteil, der von dem abgetrennten Nervensystem versorgt wird, absolut nichts mehr empfinden, und daß sie nichts von Bewegungen wissen, die durch zugeführte Reize erzeugt werden. Erregt man bei ihnen durch Stechen in die Fußsohle ein Zurückziehen des Fußes, so spüren sie weder den Stich noch die Bewegung. In der gleichen Lage dürfte der siebenmonatige Embryo sein, bei dem noch keine Verbindung zwischen Paläencephalon und Neencephalon besteht, und auch der Neugeborene wird schwerlich viel anders wahrnehmen, weil er noch keinen fertigen Rindenapparat besitzt.



1. Hai (Chimära).



2. Eidechse.



3. Kaninchen.



4. Mensch.

Fig. 8. Entwickelung des Neuhirnes — schwarz — über dem Urhirne, grau

II. Die Verrichtungen des Neencephalon (Großhirnhemisphären).

Mit dem Auftreten des Neencephalon ändert sich das Verhalten der Tiere durchaus, ganz neue Funktionen treten ein, basiert auf ganz neue Apparate.

Das Neuhirn besteht aus einem mächtigen, die Hirnrinde tragenden eiförmigen Hohlkörper, der erst bei den Säugern durch Vergrößerung der Rinde vielfach sich in Windungen legt. Diese Windungen haben für die einzelnen Gattungen einen im großen und ganzen typischen Verlauf. Aus dem ungeheuer komplizierten Gewirre von Zellen und Fasern, welches die Rinde darstellt, ziehen Assoziationsbahnen, gleichseitige und kreuzende, und Stabkranzbahnen hinab zu den einzelnen Teilen des Urhirnes.

Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel.

Die ersten Spuren der Neuhirnformation findet man schon bei Selachiern (Fig. 8), bei Amphibien ist sie besser ausgebildet, aber erst bei den Reptilien, dann bei den Vögeln und in besonderem Maße bei den Säugern entwickelt sich die Rindenplatte. Hierhin münden schon bei den Amphibien Bahnen aus dem Riech- und dem Oralapparate des Urhirnes. Der kaudale Abschnitt der Hemisphäre, der sie aufnimmt, heißt, weil er der älteste Rindenteil ist, Archipallium. Er wird, wenn bei den Säugern andere Teile, das Neopallium sich ihm zugesellen, aufgerollt und tritt als „Ammonshorn" unter jenes neuere Stück in die Tiefe. Jedenfalls sind die ersten Teile des Urhirnes, die sich mit dem ungeheure Assoziationsmöglichkeiten durch seinen Bau bietenden Neuhirne ver-

binden, solche, die dem Riech- und dem Oralsinne dienen.

Das Neuhirn wird seit jeher mit dem Striatum des Urhirnes und mit dessen Riechlappen zusammen als Großhirn bezeichnet. Hier sind ihrem Wesen nach ganz verschiedene Apparate, nur weil sie räumlich sich nahe liegen, als ein Gemeinsames aufgefaßt. Das hat für die Physiologie die Folge gehabt, daß sie auch experimentell nie geschieden wurden, daß man bei Abtragungen und Reizungen immer beide abtrug oder reizte. Erst bei den Säugern haben sich die Experimentatoren zu der so notwendigen Trennung entschlossen. Es haben daher alle Versuche an Fröschen, Reptilien und Vögeln bisher kaum etwas Sicheres über die Funktion des Neuhirnes gelehrt, so viel deren, namentlich bei Vögeln, angestellt sind.

Was an Bewegungen bei Wegnahme der Hemisphären beim Frosche sich ändert, ist bisher nicht zu ermitteln gewesen und wenn bei der Eidechse nach Steiner die „Spontanbewegungen" wegfallen, so kann das — für den Frosch hat das Schrader nachgewiesen — auch auf Abtrennung eines etwas kaudaler liegenden Apparates, ja auf der Operation selbst, die eine Hemmung setzt, beruhen. Aehnliches hat Fano auch an Schildkröten beobachtet, die nach der Enthirnung nicht freiwillig fraßen. Aber diese krochen rastlos herum. Es sieht das eher danach aus, daß sie den Rezeptionen des Urhirnes widerstandslos preisgegeben waren, etwas, was von den Säugern nach solcher Operation bereits bekannt ist. Bei Vögeln ist das Striatum so mächtig, das Neuhirn so gering, daß die Beurteilung des Verhaltens enthirnter Tiere speziell für das Verhalten des Neuhirnes nichts Sicheres lehrt. Wenn die ersten Tage des Stupor überwunden sind, wandern die Tiere (Schrader) unermüdlich umher, vermeiden dabei, da ja die Optici zum Urhirne weiter fungieren, Hindernisse. Hebt man das Tier auf und setzt es nieder, ja berührt man es nur ordentlich, dann werden diese unruhigen Bewegungen gehemmt und das Tier schläft sofort ein. Die Tiere scheinen weder freiwillig aufzufliegen — sie fliegen, in die Luft geworfen —, noch freiwillig zu fressen. Eine gewisse Zielstrebigkeit scheint noch da. Wenigstens flogen Tauben, die man auf den unbequemen Sitz eines Flaschenkopfes gebracht, nach einiger Zeit auf bequemere Sitze, die zur Verfügung standen. Immerhin ist möglich, daß die Unbequemlichkeit das Auffliegen auslöste und daß die Ruhe bei Erreichen des besseren Platzes, der ja gesehen werden konnte, eintrat. Die Männchen girren noch, zeigen Brunsterregung, erkennen aber die Weibchen nicht mehr, ja das Weibchen scheint seine Jungen nicht mehr zu kennen, reagiert jedenfalls nicht, wie alle normalen Tiere es tun, auf deren hungriges Schreien.

Ganz gleichmäßig sind hier die Funktionen nicht über die Oberfläche verteilt, denn Kalischer fand bei Papageien, Hühnern und Tauben Teile, deren Reizung Schnabelbewegungen auslöste und andere, welche die Tiere zu Bewegungen der Flügel oder der Beine veranlaßten. Er sah auch, daß nach Ausrottung der letztgenannten Rindengebiete — sie sind schwer hier vom Striatum zu trennen — Ungeschicklichkeit und auch ein gewisser Grad von Unempfindlichkeit in den gekreuzten Gliedern auftrat. Auch Stumpfwerden des Sehens ist wiederholt nach Verletzungen der gekreuzten Occipitalregion beobachtet.

Der Zustand von Tieren, denen man das Großhirn wegnimmt, ist aber doch nicht einfach der von solchen, die es nie hatten. Offenbar leiden die Leistungen des Urhirns durch die Operation selbst, vielleicht entwickeln sie sich überhaupt, wenn das Neuhirn mitarbeitet, nicht zur gleichen Selbständigkeit wie bei den reinen Urhirntieren. Der Hund, dem Goltz beide Hemisphären abgetragen hatte, war sehr viel unbehilflicher als ein neugeborener Hund mit unentwickelter Rindenfaserung. Für alle niederen Vertebraten und noch für manche Säuger scheint zum Sehen der optische Endapparat auszureichen, beim Menschen aber führt schon Verlust der aus diesem zur Rinde gehenden Faserung zur Blindheit, Blutungen in den Occipitallappen machen ihn dauernd blind; die Abtragung dieser Hirnteile hat beim Hunde nur eine schwere Beeinträchtigung des Sehens zur Folge.

Viel lehrreicher ist das Studium normaler Tiere unter Berücksichtigung der anatomisch gegebenen Möglichkeiten.

Eidechsen und Schlangen fressen auf bestimmte, für die einzelnen verschiedene Rezeptionen, nie konstatiert man dabei, daß sie irgendwelche Beobachtungen kombinieren. Aber etwas unterscheidet die Reptilien von den rindenarmen Tieren. Haben diese etwa die Beute, welche sie zum Fressen erregt hat, gefehlt, so werden sie ruhig, bis ein neuer Reiz eintritt. Anders die Reptilien. Die Schlange, einmal durch den springenden Frosch oder die laufende Maus angeregt, verfolgt ihre Spur mindestens eine Zeitlang, und vom Geruch und dem Oralsinn geleitet, weiß sie unter mehreren Löchern dasjenige zu finden, in welchem sich die Beute verkrochen hat. Schließlich tritt bei den Reptilien zuerst etwas auf, das darauf hinweist, daß sie gelegentlich Kommendes aus irgendeiner Erfahrung heraus voraussehen. Viele Eidechsen und Schlangen setzen sich in Abwehrstellung, wenn Gefahr nur droht, sie richten dann den Kopf nach dem Feinde, erheben den Vorderkörper und öffnen den Mund zum Bisse. Niemals habe ich derlei bei einem paläencephalen Tiere beobachtet.

Reptilien lernen auch leichter und schneller als Fische. Man kann Schildkröten dazu

bringen, daß sie auf Klopfen zum Futter kommen, sie lernen auch den Weg zu guter Nahrung konsequent verfolgen, wobei sie tagelang an Hindernissen arbeiten. Schildkröten arbeiten sich durch enge Gitter zu einem Futterbassin durch, ja sie überklettern Zäune und legen sich auf die Schmalseite, um zwischen deren Spangen durchzukommen. Und es lernen diejenigen Reptilien, welche nur springende Beute verfolgen, auch einmal ruhende Beutetiere erkennen.

Besteht nun auch im übrigen das Leben der Reptilien im Ruhen und Sichsonnen, so ist doch ein sehr deutlicher Unterschied gegen die Amphibien nicht verkennbar. Das wichtigste im psychologischen Verhalten der Reptilien ist es jedenfalls, daß die Tiere nicht mehr immer von augenblicklichen Sinneseindrücken abhängig sind, sondern, daß frühere auf sie wirken, ferner, daß sie einige Sinneseindrücke, die auf dem Gebiete des Geruchs- und Oralsinnes liegen, untereinander assoziieren und zum Erkennen verwenden, daß sie leichter lernen als Fische und Amphibien, daß sie gelegentlich etwas voraussehen, und daß es Exemplare mit Charakterunterschieden gibt. Es gibt bei der gleichen Art Schildkröten solche trägen und lebhaften Charakters; Schlangen und Eidechsen machen bestimmte, wie Zorn aussehende Gebärden, wenn sie gereizt werden und lernen dieselben durch Gewöhnen ablegen. Sie setzen sich auch Angriffen gegenüber deutlich zur Wehr, beantworten diese nicht etwa nur, wenn sie wirklich eintreten, beißen vielmehr schon vorher um sich.

Kein Zweifel, hier wo die Hirnrinde sich deutlich gestaltet, treten zum erstenmal Assoziationen mehrerer Eindrücke auf, die ein bestimmtes Handeln veranlassen und die auch für kurze Zeit wenigstens vorhalten.

Noch reicher ist im Vogelhirn anatomisch die Möglichkeit zu Assoziationen gegeben, und jedermann, der die Vögel beobachtet, weiß, daß sie bis zu einem gewissen Grade lernen, und Beobachtungen, die ihnen durch verschiedene Sinneseindrücke zufließen, zu bestimmten Handlungen verwerten. Am auffallendsten ist das bei der Sicherung; alle Vögel lernen ihre Feinde kennen und die uns umgebenden fliehen einen Menschen oft erst dann, wenn sie ihn als Jäger kennen gelernt haben. Wenn sich in einer Sperlingsfalle Sperlinge gefangen haben, geht jahrelang kein anderes Individuum mehr in die Falle. Die Gänse werden ihren Hütern persönlich anhänglich und fliehen andere Individuen, greifen sie auch gelegentlich an. Sehr bekannt sind die Assoziationen und Erinnerungen, welche bei den sprechenden Vögeln sich an Gehöreindrücke knüpfen. Hier zeigt sich, daß, wenn akustisch oder optisch bestimmte Verhältnisse auftreten, sie bestimmte Handlungen ausführen, wie etwa ein Papagei beim Anklopfen „herein" ruft, oder bestimmte Menschen, die er erblickt, mit Schimpfworten traktiert. Bei den Vögeln ist die Hirnrinde nicht nur in sich durch zahllose Assoziationsbahnen geschlossen, sondern es führen zu ihr auch aus vielen Stellen Stabkranzbündel. Eines der wichtigsten für ihr Verhalten ist jedenfalls der Traktus aus dem Mittelhirn. Er ist bei der Taube so enorm entwickelt, daß er als eins der allerstärksten Bündel des ganzen Gehirnes anzusehen ist. Die Reptilien besitzen, wie es scheint an gleicher Stelle, schon einen dünneren Zug, doch ist das nicht absolut sicher. Eine Taube, der man dieses Bündel getrennt hat, erscheint gekreuzt annähernd blind, sie orientiert sich nur sehr schwer und immer nur mit dem Auge, das noch einen unverletzten zentralen Sehapparat hat. Wir wissen nun, daß bis hinauf zu den Säugern und dem Menschen immer eine solche Bahn aus den primären optischen Zentren zum Hinterhauptlappen existiert, und daß an die Intaktheit der occipitalen Rinde bei Säugern alle Funktionen geknüpft sind, die wir als Sehen mit Verständnis, mit Wiederkennen usw. auffassen. Bei den Vögeln also würde zuerst in der Reihe der primäre optische Apparat mit demjenigen der Rinde verbunden. Zweifellos wird dadurch eine größere Leistungsfähigkeit des ersteren ermöglicht. Es wird nun leichter verständlich, wie die Vögel oft mit sehr ausgebildetem optischem Erinnerungsvermögen arbeiten. Den an der Erde haftenden niederen Vertebraten mag für des Lebens Notdurft zunächst noch die Verwertung von Geruchseindrücken genügen, für die Vögel ist aber eine solche kaum vorteilhaft. Umgekehrt müssen sie, hoch über ihre Nahrung, ihren Wohnsitzen usw. schwebend, in der Lage sein, diese optisch zu erkennen und vor allem, sie von etwa bewegten nahrungsähnlichen Körpern zu unterscheiden. Viele Vögel richten ihr Handeln so lang fort nach dem Gesehenen ein, daß man annehmen muß, sie haben und benutzen Erinnerungsbilder.

So erkennen Enten bald die sogenannten Entenschirme der Jäger und meiden sie, wenn von daher mehrere getötet sind. — Jagdvögel lernen den Jäger so gut kennen, daß sie ihn, wie auch Säugerwild es tut, von Holzhauern, Wagen, Pferden usw. unterscheiden. Erblicken Rebhühner den Falken, so ducken sie sich ängstlich. Man hat deshalb wiederholt eine gesprengte Kette durch einen gefärbten Papierdrachen festgehalten und dann erlegt. Nur die Vögel kann man von den Feldern mit ausgestopften Puppen verscheuchen, nur ein Raubvogel erkennt aus

weiter Ferne die Beute richtig, nur unter den Vögeln finden sich Wesen, wie die Brieftaube, die den einmal gesehenen Weg wiederfindet. Jeder, der im Winter Brosamen vor das Fenster streut, beobachtet, wie von allen Seiten her die Vögel seine Handlung beobachten, und sobald er das Fenster geschlossen hat, herankommen.

So sind diese Tiere, bei denen zuerst eine Sehbahn aus dem Paläencephalon zur Rinde auftritt, die ersten auch, bei welchen optische Eindrücke so weit verstanden und zurückgehalten werden, daß sie noch langhin zu relativ komplizierten, auf mancherlei Assoziationen beruhenden Handlungen benutzt werden.

Als aber Schrader seinen Falken die Hirnrinde weggenommen hatte, verfielen sie genau in den Zustand paläencephaler Tiere. Laufende Mäuse wurden noch ganz gut von den Verstümmelten gefangen, aber die Mäuse, welche unter die Falkenflügel gekrochen waren, blieben unerkannt und fraßen von da aus allmählich ihren Wirt auf, der als rein paläencephales Tier sie nicht mehr assoziativ erkennen konnte.

Vögel hören recht gut. Es ist wohl noch ein paläencephales Hören, wenn die Weibchen dem Lockruf der Männchen folgen, aber Elstern, Raben, Papageien lernen es heranzukommen, wenn man ihren Namen ruft, und viele Vogelarten lernen ja vorgepfiffene Melodien, ja vorgesagte Worte nachahmen.

Wenn aber ein Papagei es lernt, sein hartes Brot allemal vor dem Fressen in Wasser zu tauchen, wenn an einem Nistplatz wiederholt gestörte Tiere ihr Nest verlegen und dazu einen der zuerst erkannten Gefahr unzugänglichen Ort aufsuchen, so haben wir eben kein anderes Wort für diese Art der Assoziationsbildung als Intelligenz. Diese Intelligenz tritt besonders deutlich in den Erscheinungen der Sicherung zutage. Vor der Niederlassung, vor der Nahrungsaufnahme sichert jeder Vogel sehr verständig nach allen Seiten, und dieses Sichern ist nicht etwa angeboren, sondern wird, wie Beobachtungen an jungen Amseln gezeigt haben, erlernt. Namentlich optische Reize und Assoziationen spielen bei diesem Sichern eine große Rolle. Krähen, die vor dem Spaziergänger ruhig sitzen blieben, fliegen auf, sobald einmal eine von ihnen erschossen worden ist und können von da an nur aus dem Hinterhalte geschossen werden.

Die Vögel suchen auch sehr sorgfältig den Platz für ihr Nest und stützen es manchmal mit sehr merkwürdigen Unterlagen zweckmäßig. Alle diese Handlungen sind ohne Inanspruchnahme der Rinde nicht denkbar, sie müssen sich auf zahlreiche Erinnerungen und Assoziationen aufbauen.

Auf dem Vorhandensein der Großhirnrinde dürfte es auch beruhen, daß man die Vögel besonders leicht zähmen, auch zu einer ganzen Anzahl von Handlungen abrichten kann. So lernen sie, die altererbten Handlungen modifizieren, ja es schaltet sich solche Tätigkeit eng neben die instinktive, wie man etwa beim Füttern der Nesthocker durch die Mutter, bei der Unterweisung junger Störche im Fliegen beobachten kann.

Es ist kein Zweifel, die anatomischen Befunde sprechen überall dafür, je ausgedehnter die Hirnrinde wird, um so mehr wird ihr Träger zu Assoziationen mehrerer Eindrücke befähigt. Diese Bedeutung der Hirnrinde ist durch eine große Anzahl vortrefflicher Arbeiten über das Säugergehirn im Laufe der letzten 25 Jahre erst erkannt worden. Die Tierexperimente und die bald sich an diese anreihenden Beobachtungen am Menschen, Beobachtungen, die fortgehen und täglich zu neuen interessanten Ergebnissen führen, haben ergeben, daß die Rinde aufgefaßt werden darf als derjenige Teil des Gehirnes, welcher den höchsten geistigen Funktionen zur Unterlage dient.

Die Rinde ist ein mächtiger in sich geschlossener Apparat, welcher, über die Zentren des Paläencephalons gelagert, jene beeinflussen kann. Von ihrem normalen Fungieren, ja von ihrer Existenz, hängt alles Erkennen, welches aus mehrfach gearteten Rezeptionen stammt, Gnosis, und alles darauf gegründete Handeln, Praxis, ab. Die Rinde ist die Unterlage für eine Unzahl von Engrammen, deren Vorhandensein die Fähigkeit des Erinnerns begründet. Durch sie erst werden sogenannte Spontanhandlungen möglich, Handlungen, die nicht von einem augenblicklichen Reize, sondern durch früher einmal eingetretene erzeugt werden.

2. Die Rinde der Säuger. Das Charakteristischste am Großhirnbau ist, daß jede einzelne Stelle der Rinde nicht nur mit ziemlich jeder anderen durch Fasern verbunden ist, sondern daß auch die Schichten von Ganglienzellen, die hier übereinander liegen, in sich durch ungezählte Fasern und Zellfortsätze unzählige Verbindungen herstellen können. Außerdem bilden die anlangenden und ausgehenden Fasern in der Rinde ungemein feine Faserwerke, deren Entwirrung bisher völlig unmöglich war. Um einen Begriff von diesen Verhältnissen zu geben, wird in Figur 9 ein Rindenstückchen abgebildet, das nicht die Größe eines Stecknadelstiches hat und in dem nur eine Art der Fasern abgebildet sind, während die Zellfortsätze samt den Zellen und dem in diesen liegenden Fasern ungefärbt blieben. Figur 10

stellt dagegen 2 Rindenzellen mit den zu ihnen gehörenden Fasern dar. Man erkennt, daß die Zahl der Assoziationsmöglichkeiten, die ein solcher über die ganze Oberfläche des Großhirnes ausgebreiteter Apparat bietet, nicht auszudenken ist.

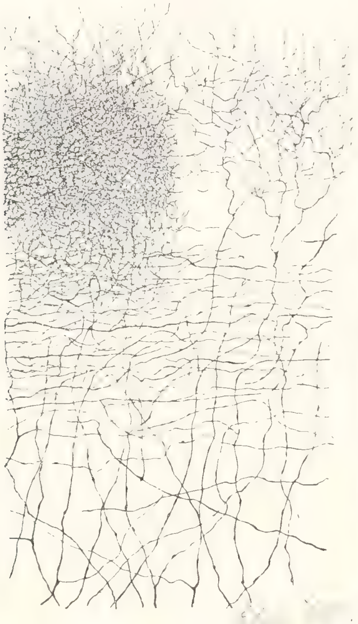


Fig. 9. Endplexus in der vorderen Zentralwindung ankommender (?) Fasern. Nach S. Ramon y Cajal.

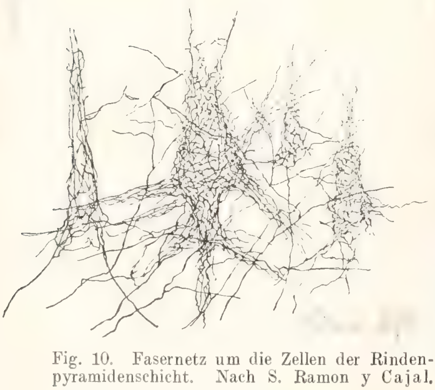


Fig. 10. Fasernetz um die Zellen der Rindenpyramidenschicht. Nach S. Ramon y Cajal.

Was von der Rinde bei Reptilien und Amphibien bereits vorhanden, dient, wie erwähnt, wesentlich dem Geruch- und dem Oralapparate. Minimale Rindenteile lateral davon bilden den Ausgangspunkt für die mächtige Gesamtentwickelung des Großhirnes. Diese kleinen Rindenteile der Reptilien werden bei den Säugern, beim Menschen im wesentlichen zu dem, was man gewöhnlich die Hemisphären nennt.

Das ist das Organ, welches, in der Reihe der Säuger, allmählich zunehmend, diesen die geistige Präponderanz über alle niederen Vertebraten verleiht. Es hat sich nur sehr langsam entwickelt. Bei den Säugern des Eocän, z. B. Dinoceras, ist es noch so klein, daß das Gesamthirn Reptilientypus hat und noch bei vielen lebenden niederen Säugern bildet es kaum mehr als die Hälfte der ganzen Hirnmasse. Man wird von dem Figur 13 schwarz gefärbten Teil des Kaninchengehirnes natürlich nicht die Leistung erwarten können, die der gleiche Apparat beim Menschen ermöglicht. Das Großhirn ist überall von der Rinde überzogen, und aus der mächtigen Rindenausbreitung kommt eine sehr große Menge von Fasern, andere münden darin aus. Ihre Gesamtheit, der Stabkranz, zieht aus der Rinde kaudalwärts, um im Zwischenhirne, Hinterhirne und Nachhirne und im Rückenmarke zu endigen. Andere mächtige Bündel durchziehen die Hemisphären, einzelne Gebiete ihres Mantels miteinander verknüpfend.

Die Rindenoberfläche des Gehirnes ist nicht ein funktionell einheitliches Organ. Es setzt sich vielmehr zusammen aus einer ganzen Anzahl Teile von anatomisch verschiedenem Bau und physiologisch verschiedener Leistung. Eine auch nur oberflächliche Betrachtung der Säugergehirne lehrt z. B., daß bei sehr vielen Arten der Riechlappen und die mit ihm zusammenhängenden Rinden- und Fasergebiete einen Komplex darstellen, der fast so groß ist wie das ganze übrige Gebiet. Das Igelgehirn gibt dafür ein gutes Beispiel. Auch an dem Gehirn des Kaninchens, der Maus, des Hundes sind die Riechlappen sehr stark entwickelt. Sie ragen weithin an der Unterseite des Neopalliums hervor. Bekannt ist ja auch, welche Rolle der Geruchsinn bei diesen Tieren spielt. Was wir von der Lebensweise der Tiere wissen, deren Riechapparat dem übrigen Rindengebiete fast gleichgroß ist, stimmt gut mit dem überein, was ihr Hirnbau lehrt. So verbringt z. B. der Igel seine ganze Existenz im Gemülm und unter dem Laube des Waldes dahinkriechend. Für die Auswahl seiner Nahrung, für das Finden derselben, wird ihm kein Sinnesapparat so wichtig sein, wie

der Geruch. Die gleichmäßigen kleinen Bewegungen des plumpen Körpers werden viel weniger erlernter und überlegter Handlungen bedürfen, als etwa die Greifhand eines Affen. Bei dem letzteren werden wir deshalb viel größere Entwickelung der eigentlich psychischen Apparate für die Oberextremitäten erwarten dürfen, als bei dem kleinen wühlend lebenden Wesen. Das trifft in der Tat zu. Man kann heute schon gelegentlich aus der Entwickelung einer bestimmten Rindengegend auf eine seelische Leistungsfähigkeit in besonderer Richtung schließen.

Wir kennen den feineren Aufbau der Rinde nur erst in seinen Elementen. Noch fehlt uns das Wissen von den Verbindungen dieser Elemente untereinander und damit leider noch das eigentliche Verständnis für die anatomische Grundlage des großen Seelenorgans. Aber das geht aus den zahlreichen Untersuchungen, die wir besitzen, mit aller Sicherheit hervor, daß sie der Rinde eine Möglichkeit von Verknüpfungen gibt, die in ihren Komplikationen nicht auszudenken ist. Fig. 9 und 10 Abbildungen, die nur Bruchteile von $^1/_{10}$ mm darstellen, lassen das ahnen.

Seit den Arbeiten von Dax 1836, Broca 1861 weiß man, daß die bis dahin für gleichartig gehaltene Rinde an einer bestimmten Stelle Erkrankungen nur mit Sprachstörungen beantwortet und seit den Untersuchungen von Fritsch und Hitzig 1870 wissen wir, daß eine Anzahl Rindenfelder zu ganz bestimmten Bewegungen und Empfindungen, jedes einzeln in Beziehung stehen. Hier stand in den letzten 40 Jahren die Arbeit nie still und noch ist keine volle Einigung in vielen Punkten erzielt. Einmal hat man allzu schematisch scharf die einzelnen Lokalfunktionen abgegrenzt (Munk, Ferrier u. a.), andere Male (Goltz u. a.) hat man, weil Wegnahme der betreffenden „Rindenfelder“ keineswegs den erwarteten vollen Funktionsausfall im Gefolge hatte, alle Lokalisation in der Rinde geleugnet. Die Fortschritte der anatomischen Untersuchung haben aber (Flechsig, Campbell, Brodmann, O. Vogt, Mott u. a.) so vielerlei verschieden gebaute Rindenfelder erkennen lassen und so verschiedenartige Beziehungen zum Thalamus und zu kaudaleren Gebieten, daß schon hieraus eine verschiedene Funktion der einzelnen erschlossen werden muß. Dann hat die Klinik (Monakow) gelehrt, wie die verschiedenen Rindenteile anregend und hemmend immer gleichzeitig arbeiten, so daß Funktionen einzelner Felder viel schwerer zu erkennen sein werden, als man annahm. Es hat schließlich die Analyse der Krankheitsbilder, welche durch Ausfall einzelner Gebiete entstehen (Charcot, Lichtheim, Liepmann und sehr viele andere) hier zu einer vollendeteren Erkenntnis geführt. Der Umstand, daß man sich lange nicht entschließen konnte, die Funktionen des Paläencephalons als selbständige und nur von der Rinde beeinflußbare (Edinger) aufzufassen, hat auch die Erkenntnis lange angehalten. Den ersten Nachweis dieser Selbständigkeit haben gerade die Arbeiten von Goltz gebracht, der sie aber für die Säuger nie recht zugeben wollte.

Betrachtet man die Funktion der Rinde unter Leitung der anatomischen Anordnungen, so erkennt man zunächst eine Anzahl Felder, in welchen direkt Bahnen aus den Endapparaten von Sinnesnerven enden. Das sind die Sinnesfelder. Um sie ordnen sich zahlreiche andere Felder an, die man als Assoziationsfelder bezeichnen mag (Flechsig).

Die Sinnesfelder. 1. Eine reiche Faserung aus dem Riechlappen und dem Orallappen zu dem Ammonshorne, auch die im Verhältnis zur Geruchsentwickelung stehende Größenentwickelung desselben, schließlich das Auftreten von Geruchshalluzinationen bei Ammonshorntumoren, all das weist darauf hin, daß in diesem ältesten (s. oben) Rindengebiete das Feld für den Geruch- und den Oralsinn liegt. Erst eben fängt man an die psychischen Leistungen dieses Apparates zu studieren, zumal sie bei den Polizeihunden bekanntlich praktisch ausgenutzt werden. Ein Hund, dem man (Kalischer) das Fressen nur bei gleichzeitiger Vorlage eines bestimmten Geruches erlaubt, findet diesen aus einem Gemenge der verschiedensten Riechstoffe heraus, unterscheidet für den Menschen völlig gleichriechende Emanationen aus dem natürlich und dem synthetisch dargestellten gleichen Riechstoff usw. Gute Polizeihunde verfolgen Fußspuren, deren Geruch sie von früher kennen, selbst wenn die Füße mit Salizylsäure gründlich gereinigt sind. Man kann alle möglichen Gerüche darüber lagern und doch erkennen sie den gesuchten. In einem Versuche wurde ein Butterbrot ausgegraben und gefunden, trotzdem der ganze Boden umher mit Kreolin verwittert war. Nach Frido Schmidt (Zeitschrift für Schäferhunde 1909) gibt es nichts, was für einen Hund keinen Geruch hat. Das Tier verfolgt die Spur eines auf Stelzen gehenden Mannes, eines Radfahrers. Selbst das Wechseln der Schuhe hilft dem nichts, dessen Fußgeruch dem Hunde bekannt ist. Doch gibt es psychisch verschieden hoch bewertete Gnosien auf diesem Gebiete. Jagdhunde können z. B. nicht als Polizeihunde gebraucht werden, weil auch die besten vom Wildgeruch abgelenkt werden und alle männlichen Hunde werden vom Blute oder Genitalschleim einer Hündin von jeder Fährte abgelenkt.

2. Aus den Endstätten des Sehnerven, dem Geniculatum laterale und dem Thalamus zieht eine mächtige Bahn zu einem ganz charakteristisch gebauten Felde des Hinterhauptlappens. Hier, in der um die Fissura calcarina gelegenen Rinde, endet sie. Nimmt man dieses Rindengebiet weg, so

entsteht doppelseitige totale Blindheit, die auch dauernd bleibt. Zwar dürfte man erwarten, daß die Tiere mit ihren paläencephalen Zentren, also mit den Vierhügeln und Geniculatum laterale wieder etwas sehen lernen, es hat aber die mehrjährige Beobachtung des total rindenlosen Hundes nichts als das Vorhandensein des Blinzelreflexes auf Lichteinfluß erkennen lassen. Das Sehzentrum jeder Seite erhält beim Menschen und Affen, wo die Sehnerven wegen der Augenstellung nach vorn nur etwa zur Hälfte kreuzen, Fasern aus jedem Auge. Nimmt man es weg, so vermag auf dem gekreuzten Auge die innere Hälfte des Gesichtsfeldes, auf dem gleichseitigen die äußere nichts zu sehen. Bei Hunden, deren Augen mehr lateralwärts gerichtet sind, bei denen also das beiden Augen gemeinsame Blickfeld sehr klein ist, tritt mit Ausnahme eines ganz kleinen nasalen Gebietes fast vollständige Blindheit ein, weil nur ein geringer Teil der Fasern zur anderen Seite hinüber kreuzt. Dieses Phänomen der Hemianopsie ist von Aerzten und Psychologen sehr genau studiert worden Wiederholt sind auch Menschen beobachtet, die nach doppelseitigen Blutungen in die Hinterhauptlappen jahrelang total blind geblieben sind. Eine genaue Projektion der Netzhaut auf die Rinde der Sehregion ist nicht nachzuweisen, immerhin kann man sagen, daß im oberen Teil des Sehareals die oberen, im unteren die unteren Teile der Netzhaut vertreten sind.

Die Sehrinde ist so charakteristisch gebaut, daß wir ihre Ausdehnung bei verschiedenen Tieren genau studieren können. Dabei hat sich herausgestellt, daß sie bei Anthropoiden aus der Medialseite des Gehirnes auf dessen laterale Seite hinüber reicht, daß das auch bei einigen Nichteuropäern — Aegypter, Malayen — der Fall ist, daß also hier das Sehzentrum größer als bei uns Europäern ist. Welches Plus an Leistung dadurch ermöglicht wird, wäre noch zu ermitteln. Ueberhaupt ist die Rolle der Sehzentren, verglichen mit den paläencephalen Sehendapparaten, noch näher zu ermitteln. Die physiologische Psychologie hat bisher den Sehapparat immer nur als Ganzes betrachtet. Unbekannt ist auch die Bedeutung der aus der Sehrinde heraus zu allen ersten Zentren des Sehnerven ziehenden Fasern. Man hat daran gedacht, daß sie die Augenbewegungskerne, die hier nahe liegen, beeinflussend „Lokalzeichen" für die Sehempfindungen schaffen.

3. Da, wo die sekundäre Hörbahn aus den Cochlearisenden aufhört, im hinteren Vierhügel und im Geniculatum mediale, entspringen Faserzüge, die beim Menschen alle in den Querwindungen, Windungsteilen der oberen Schläfenwindungen, enden. Diese zunächst nur anatomisch festgestellte Endstelle der Hörbahn in der Rinde ist auf ihre Funktion noch nicht isoliert geprüft. Wir wissen nur, daß sie erst nach der Geburt sich ganz fertig entwickelt. Wohl aber lehrt der Tierversuch und die klinische Beobachtung, daß, wenn ihre nächste Nachbarschaft, das Gebiet der ersten Schläfenwindung, selbst leidet, daß dann schwere Störungen des Hörverstehens auftreten. Schon einseitige Exstirpation der Schläfenrinde macht wenigstens vorübergehend doppelseitige Taubheit bei Hunden und nach doppelseitigem Ausschneiden bleiben die Tiere taub. Jeder Schläfenlappen scheint mit den Akustikusenden beider Seiten zusammenzuhängen.

Kalischer hat Hunde so dressiert, daß sie nur bei Erklingen eines bestimmten Tones fressen. Dabei ließ sich feststellen, daß diese Tiere außerordentlich feinhörig sind, ja daß sie ein absolutes Tongehör haben, einen isoliert angeschlagenen Ton erkennen, und auch, daß sie ihn aus 5 gleichzeitig angeschlagenen heraushören. Abtragung der Schläfenlappen vernichtet das. Doch scheinen im Laufe der Zeit sich in den paläencephalen Hörzentren gewisse Remanenzen zu bilden, so daß hier und da auch ein rindenloses Tier noch auf den Freßton reagiert.

4. Es ist oben mitgeteilt, daß die gesamten Gefühlbahnen in ventralen Thalamusgebieten enden. Nicht von da aus, aber doch von benachbarten Thalamuskernen wachsen außerordentlich früh, schon im 8. Intrauterinmonate Fasern zu der hinteren Zentralwindung und zu den ihr an der Medialseite des Gehirnes anliegenden Rindenpartien. Von ebendaher gehen dann auch Bahnen in den Thalamus, besonders in dessen lateralen Kern. In diesen Verbindungen der paläencephalen Endapparate der Rezeptionen mit der Hirnrinde muß der Rezeptionsanteil aus den Bewegungsapparaten weitaus denjenigen aus Tast- und Temperaturendapparaten überwiegen. Denn Zerstörungen der betreffenden Rindengebiete erzeugen neben mäßigem Ausfall der Berührungs- usw. Empfindungen das Unvermögen, Lage und Stellung der Gliedmaßen richtig zu beurteilen. Tiere mit Zerstörung der entsprechenden Rindenteile — Hunde, Affen, Katzen — werden auf der gekreuzten Seite für längere Zeit überaus täppisch in allen Bewegungen, doch gleichen sie das allmählich aus.

Ganz besonders wichtig scheinen die Bewegungsempfindungen zu sein für das Zustandekommen feinerer, erlernter Bewegungen. Ja, weil man sehr leicht von hier aus durch Reize solche auslösen kann, hat man lange die hintere Zentralwindung zu den motorischen Zentren gerechnet. In der Tat scheinen die Grenzen nicht überall scharf, und ein Uebergreifen einzelner motorischer Zentren auf diese Windung bei dem einen oder anderen Tiere ist sehr möglich.

5. Der hinteren Zentralwindung müssen auch eine Unmasse Spuren oder Erinnerungen zugeführt werden, welche einmal ausgeführte

Bewegungen zurückgelassen haben, deren jede ja schon im Urhirn, wegen der Innervation der Muskeln und Gelenke mit aufnehmenden Bahnen, Reize aufnehmen ließ. Wahrscheinlich sind es diese schon seit den ersten Lebensmonaten erworbenen Remanenzen oder Engramme, welche später die Fähigkeit zu komplizierten Bewegungen, zu Handlungen ermöglichen. Jedenfalls kommen von der mit der wesentlich sensorischen hinteren Zentralwindung eng verbundenen vorderen Zentralwindung aus wirkliche Bewegungen zustande, wenn sie gereizt wird. Von hier geht eine Faserbahn direkt hinunter zu den Kernen der Bulbär- und Spinalnerven, die Pyramidenbahn. Sie umgibt sich beim Menschen erst im ersten Lebensmonat ordentlich mit Mark und wird erst innerhalb des ersten Halbjahres ganz fertig damit. Bei den meisten Tieren ist diese direkte Verbindung von Rinde und Bewegungsapparaten nur unbedeutend, noch bei Affen ist sie kleiner als bei Menschen, doch fehlt sie keinem Säuger, alle können direkt mit dem Großhirne auf ihre Bewegungen Einfluß gewinnen, etwas, was bei den anderen Vertebraten nur auf weiten Umwegen möglich scheint. An dieser Bewegungsrinde haben Fritsch und Hitzig die Lokalisation der Rindenfunktion zuerst nachgewiesen, hier fanden sie allein elektrische Reize wirksam, Bewegungen zu erregen. Außerordentlich viele Untersucher haben später die ersten von jenen gegebenen Daten gesichert und erweitert. Wir kennen jetzt von vielen Säugern die Stellen, von denen aus jede einzelne Gliedabteilung zur Bewegung zu bringen ist, wissen auch, daß keineswegs bei allen eine gleich feine Vertretung aller Teilabschnitte besteht. Hunde z. B. besitzen für die Vorderbeine keineswegs so verschiedenartige Reizpunkte wie Affen und Untersuchungen an menschenähnlichen Affen (Horsley und Beevor, Grünbaum und Sherrington) haben in deren vorderer Zentralwindung Reizpunkte für fast jede einzelne Bewegungsweise von Arm und Hand, von Bein und Fuß erkennen lassen. Sehr wichtig sind uns dann die vielen, in den letzten Jahren an Menschen während Hirnoperationen vorgenommenen Reizungen der Rinde geworden.

Auch wissen wir jetzt, daß durch schwache elektrische Ströme, durch Auflegen mancherlei chemischer Körper Zuckungen in bestimmten Körperabschnitten sicher zu erreichen sind, daß bei stärkeren Reizen sich echt epileptische Krämpfe über die ganze gekreuzte Körperhälfte, ja bei besonders starken Reizen über den ganzen Körper ausbreiten können. Durch Abkühlung der betreffenden Rindenteile wird solcher Reizerfolg verhindert und durch Abschneiden der Reizstelle kann man jeden epileptischen Anfall sistieren.

Bei Menschen, anthropoiden und anderen Affen und zu gutem Teile bei Hunden und Katzen sind bis jetzt die folgenden bewegungerregenden Rindenstellen gefunden worden:

Im oberen Abschnitt, besonders der vorderen Zentralwindung, aber auch des ihr anliegenden Lobus paracentralis, läßt elektrische Reizung Bewegungen im gekreuzten Beine entstehen. Von vorn nach hinten folgen hier die Reizstellen für die Hüfte, den Oberden Unterschenkel, ganz kaudal für die Zehen. Nahe der Hüftstelle liegt eine Reizstelle für die Schwanzmuskeln.

Von dem mittleren Abschnitte der vorderen Zentralwindung aus kann man die Schultermuskeln, etwas weiter abwärts die Oberarmmuskulatur der anderen Seite zur Bewegung bringen. Dann folgen in der Richtung nach der Sylvischen Spalte die Zentren der Vorderarm-, der Hand- und der Fingerbewegungen derart, daß die letzteren ganz unten liegen. Sie grenzen da an Stellen, von denen aus man den Mund zum Oeffnen und Schließen bringen kann, an ein Zungenzentrum und an das frontal von diesem liegende die vordere Zentralwindung bereits überschreitende Zentrum für die Bewegungen des Stimmbandes. Von allen diesen Reizpunkten aus kann man zunächst die gekreuzte Körperseite, dann bei wenig stärkerem Reize auch die gleichseitige zur Bewegung bringen. Doch sind die Zentren der Kopfregion, so die für Augen, Zunge, Kaumuskeln, Kehlkopf so geordnet, daß fast immer beide Seiten gleichzeitig innerviert werden.

Dicht vor der Beinregion findet sich eine Stelle für die Rückenmuskeln, und etwas ventraler eine solche, von der aus die Nackenmuskeln zur Bewegung gebracht werden können. Doch lassen sich auch vom Stirnlappen her, wahrscheinlich wegen dessen Einfluß auf das Kleinhirn, durch Reizung Aenderungen der Rumpfstellung erzielen.

Den Beinzentren nahe, am oberen Ende der Zentralwindungen, liegt eine Stelle, von der aus die Blasenentleerung und ihr nahe eine solche, von der aus die Mastdarmentleerung beeinflußt werden kann.

Die Augenmuskeln können einmal direkt von den anderen analogen motorischen Zentren aus erregt werden und dann auch von einer Rindenstelle, die der Sehbahn enge verbunden ist. Die erstere Reizstelle liegt bei den Affen im hinteren Teile der oberen Stirnwindung, bei den Anthropoiden noch weiter frontal und fast in der mittleren Stirnwindung. Wird sie erregt, so wenden sich die Augen und der Kopf nach der Gegenseite und die Pupillen erweitern sich. Leicht kann man auch von hier aus beide Augen zum Schlusse bringen. Die andere Stelle liegt im Occipitallappen und seitlich von ihm bis in den Gyrus angularis hinein. Hier kann man fast

von jeder Stelle aus bei Affen Seitwärtsbewegungen, auch Hebung und Senkung der Bulbi erzielen, am besten von der eigentlichen Sehrinde an der Medialseite. Sehakt und Augenbewegung müssen natürlich auf das engste untereinander verbunden sein. So kann man bei Hunden auch durch Reizung der oberen Schläfenwindung, in deren Nähe ja die Hörbahnen enden, Bewegungen der Ohren erzielen. dürfte, diese Lokalisation sei etwas allen Säugern Gemeinsames. Sicher ist aber die Wertigkeit außerordentlich verschieden, denn während ein Mensch durch Untergang der Zentralwindung totale gekreuzte Lähmung bekommt (ein einziger Ausnahmefall [Horsley] ist bekannt), und während auch bei Affen sich ganz ähnliche allerschwerste Be-

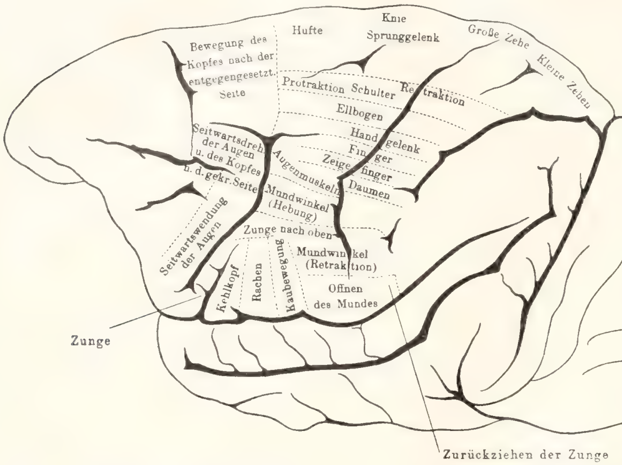


Fig. 11. Oberfläche eines Affen (Macacus)gehirnes, auf welchen die Reizstellen für die einzelnen Bewegungen eingeschrieben sind. Nach Horsley und Beevor. Reproduziert nach v. Monakow, Hirnpathologie.

Nun hat man zwar bei Reizung der Hirnrinde von 8 bis 10 verschiedenartigen Säugern diese Lokalisation nachweisen können, und es hat die anatomische Untersuchung bei Säugern aller Gattungen der vorderen Zentralwindung gleichgebaute Regionen erkennen lassen, so daß man annehmen wegungsstörungen nachweisen lassen, die allerdings einiger Besserung fähig sind, gelingt es schon nicht mehr bei Hunden, durch Wegnahme der motorischen Zentren dauernd gekreuzte Lähmung zu erzeugen, und nach Zerstörung der gleichen Gebiete bei Kaninchen und Mäusen hat man überhaupt bis jetzt noch keine Ausfallerscheinungen gefunden. Die Wertigkeit der Zentren für die Bewegungen ist also eine verschiedene große, und sie erreicht erst beim Menschen so hohen Grad, daß sie ganz unentbehrlich geworden sind.

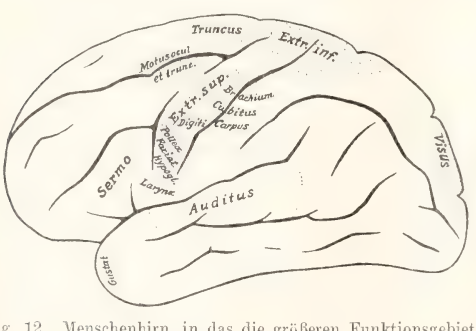


Fig. 12. Menschenhirn, in das die größeren Funktionsgebiete eingeschrieben sind.

Auch vom visceralen Nervensysteme innervierte Gebiete können von der Hirnrinde aus beeinflußt werden. Oben ist schon der Erweiterung der Pupillen gedacht. Auch von einer Stelle im unteren Teile des Gyrus sigmoideus aus läßt sich der Gefäßapparat, der vom Splanchnicus versorgt wird, derart zur Kontraktion

bringen, daß der Blutdruck des Körpers überall stark ansteigt. Der Einfluß seelischer Prozesse auf den Blutdruck ist ja auch allbekannt. Nicht selten auch sieht man bei den Rindenversuchen einen Einfluß auf die Schweiß-, die Speichelsekretion. Auch ein solcher auf die Absonderung des Magensaftes, auf die Entleerung der Samendrüsen, wird angegeben. Doch ist die Lokalisation unsicher und namentlich haben bisher am Menschen sich keine Beweise für die genannten sympathischen Funktionen der Rinde, außer für die Blutdrucksteigerung, finden lassen.

Alle Reizungen erzeugen von der Rinde her nur Zuckungen oder auch eine Reihe von solchen klonische Krämpfe. Dauernde Zusammenziehungen erhält man von hier aus nicht. Wohl aber treten sie ein, wenn man mit der reizenden Elektrode in die Ausstrahlung aus der Rinde in das Marklager, ganz besonders wenn man in die Nähe des Striatum und des Thalamus gelangt.

Schließlich wissen wir, daß von der Rinde Hemmungen ausgehen, daß ihre einzelnen Teile nicht nur erregend zu Tätigkeit, sondern auch hemmend auf Erregungen wirken können, die entweder von der Rinde selbst ausgehen oder auch nur von tieferen Zentren her entstehen. So kann man z. B. durch Reizung der Rinde Körperteile zur Bewegung bringen und ebendadurch innerhalb der erregten Teile einzelne Muskeln, die Antagonisten der betreffenden Tätigkeit, erschlaffen lassen. Offenbar übt die Rinde als Ganzes auf die kombinierten Bewegungen, welche prinzipiell von dem Paläencephalon geleistet werden, vielfach Hemmungen aus. Die älteste hier bekannte Tatsache ist, daß viele Rückenmarkreflexe leichter zustande kommen, wenn das Großhirn vorher weggenommen wird.

Irgendein Schnitt durch das Großhirn zeigt uns, daß an jeder Rindenstelle Bahnen zu vielen anderen Teilen des Nervensystemes und Verbindungsbahnen zu anderen Rindengebieten liegen. Jede Störung da könnte also durch irgendeine Fernwirkung einen ganzen Komplex von Bahnen unterbrechen oder doch beeinflussen. Der Reiz einer Rindenstelle oder ihre Zerstörung hat eine Wirkung, die sich aufspaltet und weithin verbreitet. Diese ,,Diaschisis" (Monakow) ist Ursache, daß die Symptome uns oft ausgedehnt erscheinen. Ihretwegen hat in seltenen Fällen Zerstörung der vorderen Zentralwindung nur relativ unansehnliche Folgen, während in den allermeisten sie via Pyramidenbahn eine Art Hemmung im gekreuzten Rückenmarke und dadurch eine halbseitige spastische Lähmung erzeugt; die Diaschisis wirkt bis in die Rückenmarkzentren hinein.

Es ist also eine Aufgabe der nächsten Zukunft, durch eine neue Sichtung der vorhandenen ungeheuren Kasuistik zu ermitteln, welche Symptome bei Ausfall eines Rindengebietes direkt, welche durch Fernwirkung erzeugt sind, mit anderen Worten, den wirklichen kleinsten Umfang der ,,Sinnesfelder" festzustellen.

4. Die Assoziationsfelder. Die Tätigkeit der Physiologen hat sich fast ausschließlich dem Studium dieser Primärsinneszentren gewidmet, zumal die, wie ein Blick auf Fig. 12 zeigt, sehr viel größere übrige Hirnoberfläche bei Reizung keine sicheren Erscheinungen gibt. Die erwähnten Rindenfelder aber werden zunächst dicht von anderen Feldern umgeben, welche mit ihnen in engster Verbindung stehen, aber, wie zuerst Flechsig gezeigt hat, wenig oder keine Fasern zum Paläencephalon senden oder von da erhalten. Durch zahllose Assoziationsfasern einerseits mit den Primärzentren, andererseits mit vielen anderen Teilen, zum Teil sehr fern liegenden, des Gehirns verbunden, bilden diese ,,Assoziationsfelder", wie die Klinik zeigt, zweifellos die Unterlage für die wichtigsten seelischen Vorgänge. Wenn ein Mensch zur Welt kommt, sind sie alle noch nicht fertig ausgebildet. Ihre Fasern erhalten ihr Mark bis spät in die Jugend hinein, ja es spricht vieles dafür, daß sie sich zeitlebens mit Nervenfasern immer weiter anreichern. Ein großer Teil der Assoziationsfelder im Stirn-, Scheitel- und Schläfenlappen sind durch die Brückenfasern mit dem Kleinhirn verbunden. Die Klinik zeigt, daß auf der normalen Existenz dieses Teils der Hirnrinde die Fähigkeit beruht, durch Erlernen zu erkennen und Handlungen zu erlernen. In ihnen also ist der Apparat gegeben für die Gnosis und die Praxis.

Vernichtet z. B. Untergang der in Fig. 12 mit Hypoglossus bezeichneten Gegend die Fähigkeit, geschickte beabsichtigte Bewegungen mit der Zunge, auch die der Sprache, auszuführen, so tritt nach Läsion der ihr dicht anliegenden als Brocasche Windung bezeichneten Region der Verlust der Fähigkeit zu sprechen ein. Wir wissen nicht mehr wie das Sprechen, das wir ja erlernt haben, ,,gemacht wird". Ein Patient mit solcher motorischen Aphasie gibt sich gelegentlich die größte Mühe, zu sprechen, bringt aber nur ungeordnete oder auch ungewollte Laute hervor. Auch Verlust der Fähigkeit zu schreiben und zahlreicher anderer erlernter Bewegungsfähigkeiten ist bekannt. Bei intakter Innervation der Muskeln ist die Praxis der Sprache gestört.

Verlust der Calcarinagegend macht, wie oben gezeigt, blind; aber Zerstörung der ihr benachbarten Gegenden erzeugt nicht Blindheit, sondern optische Agnosie, Seelenblindheit. Das Individuum fällt dadurch auf die Stufe zurück, die es bei der Geburt einnahm, es erkennt nicht mehr was es erlernt hat. Der Hund ohne Occipitalpol muß

Fleisch, das man ihm bietet, beriechen dürfen, sonst schnappt er nicht zu. Ein Mensch mit optischer Agnosie kann wohl Auskunft über die Form, vielleicht auch über die Farbe eines Dinges geben, das ihm vorgelegt wird, aber er weiß es weder zu benennen noch irgendwie, sei es auch nur durch Zeichen anzugeben, zu was es gebraucht wird. Er beschreibt etwa einen Kamm nach Zinken und Rücken, kann aber nicht zeigen, zu was man einen Kamm anwendet und verrät leicht, daß er keine Ahnung hat, was das Ding bedeutet, an dem man ihn examiniert. Gestattet man ihm Zugreifen, so erkennt er das längst vertraute Werkzeug ganz wohl. Nur optisch war es ihm fremd. Er findet sich nicht mehr auf der Straße, ja nicht mehr in der eigenen Wohnung zurecht, erkennt seine Angehörigen erst, wenn sie sprechen. Ein an den Hinterhauptlappen Erkrankter ist genau in der gleichen Lage wie ein blind Geborener, der durch eine Operation den Gebrauch der Augen wieder erlangt hat. Auch diese Menschen stehen der Außenwelt zunächst ganz fremd gegenüber, wissen sich der optischen Eindrücke nicht zu bedienen und werden vielfach durch solche erschreckt. Erst allmählich lernen sie der sie umgebenden Welt auch optische Eigenschaften zu geben.

Natürlich ist die optische Agnosie am vollständigsten, wenn beide Occipitallappen gelitten haben, aber zuweilen kann man sie auch finden, wenn nur der linke Lappen erkrankt ist. Aus noch nicht bekanntem Grunde ist die Festigkeit der optischen Erinnerungsmöglichkeit im linken Hinterhauptlappen sehr viel größer als im rechten. Sie ist so viel größer, daß dieser, wenn ihm die via Balken erfolgende Anregung von links her nicht mehr zukommt, allein nicht ausreicht, der optischen Erinnerung zu dienen. Natürlich bewirken solche Rindenzerstörungen außer der auf Zerstörung weitgehender Assoziationen beruhenden Seelenblindheit, eine Störung auch der Perzeption, derart, daß man gewöhnlich in einem Teile des Gesichtsfeldes Hemianopsie, in dem anderen Seelenblindheit findet.

Untergang der Hirnrinde in der Nähe des Hörzentrums, also der Rinde der Temporalwindungen, besonders derjenigen der obersten Windung, vernichtet total die Fähigkeit, Gehörtes zu verstehen. Den immer mehr oder weniger mangelhaften Beobachtungen an Tieren, besonders Hunden, stehen sehr gute an Menschen gegenüber. Menschen mit großen Zerstörungen des Temporallappens, besonders, wenn dessen oberste Windungen getroffen sind, werden nicht nur s p r a c h t a u b, sondern sie erkennen eine ganze Anzahl anderer Geräusche und Töne nicht mehr, sie erkennen z. B. nicht, daß jemand pfeift oder mit Geld rasselt, daß die Trambahn rasselt usw., obgleich sich leicht zeigen läßt, daß gehört wird. Sie stehen der ihnen bis dahin bekannten Sprache völlig ohne Verständnis gegenüber, ganz als ob es eine fremde wäre.

In der Tat sind wir ja zur Sprachgnosie zuerst in frühester Jugend auf rein akustischem Wege gekommen. Nur für die Taubstummen hat man optische und kinetische Impressionen benutzt, um die gleichen Resultate zu erhalten. Daß sich mit dem Wort ein Begriff verbinden läßt, das hat uns später das Sehen oder Betasten gelehrt, und als wir Schreiben lernten, sind für diese Verbindung auch motorische Impressionen in Tätigkeit getreten. Ganz so lernen wir ja auch erwachsen noch eine fremde Sprache. Bis dahin stehen wir ihr gegenüber wie das Neugeborene der Muttersprache. Alle Zeit des Lebens bleiben die Verbindungen, die sich so zwischen den akustischen, optischen, motorischen Rindenfeldern bilden. Sie werden so eng, daß ganz reine Fälle von Sprachagnosie zu den größten Seltenheiten gehören, daß das Lesen, ja das Abschreiben, das Spontanschreiben fast immer durch Erkrankungen, die zur Sprachtaubheit führten, mitgestört werden. Manche dieser Kranken verlieren — mit oder ohne Sprachstörung — die Fähigkeit Musik zu erkennen, ganz wie die oben erwähnten Hunde, denen man den Schläfenlappen entfernt hatte, nicht mehr auf den das Fressen erlaubenden Ton reagieren. Gewöhnlich handelte es sich hier um Erkrankung nahe am Frontalpol des Schläfenlappens, aber es weist die sehr große Entwickelung der ersten Temporalwindung die A u e r b a c h bei großen Musikern — v. B ü l o w, M o t t l, S t o c k h a u s e n u. a. gefunden hat, darauf hin, daß die erste Schläfenwindung für diese Funktion in Betracht kommen mag.

Die Fähigkeit zur akustischen Sprachgnosie haben viele Tiere, die mit dem Menschen leben, offenbar. Am bekanntesten ist, daß der Hund, der Elefant, das Pferd auf das Wort gehorchen lernen und wer die Leistungen der Dresseure verfolgt, weiß, daß auch die großen Katzen, die Seelöwen und andere Tiere bis zu einem gewissen Grade zum Verstehen mündlich gegebener Befehle gebracht werden können. Bei dem Elefanten ist gerade der Schläfenlappen recht groß. Sehr weitgehend wird diese Sprachgnosie der Tiere aber nie, weil sie sich mangels der entsprechenden Rindenteile nicht in Sprachpraxien umsetzen kann.

Die optischen und akustischen Gnosien sind am besten studiert. Es hat aber die Beobachtung von im Scheitellappen verstümmelten Hunden und Affen und vor allem wieder die Beobachtung am Krankenbette gelehrt, daß es auch Gnosien für den Tastsinn und solche für die Lageempfindung gibt. Solche macht sich weniger im Gebiete der relativ einfachen Tasteindrücke geltend, als da, wo es auf die Beurteilung von feineren Rezeptionen ankommt, denjenigen, die von den Muskeln, den Gelenken usw. ausgehen. Oft vermögen solche Patienten bei verbundenen Augen nicht mehr zu beurteilen,

welche Lage man ihren Gliedern passiv gegeben hat. Sie sind völlig außerstand nur durch Befühlen irgendeinen Gegenstand zu erkennen, finden z. B. ihr Portemonnaie, ihr Taschentuch nie in der Tasche, können aber, wenn man die Benutzung der Augen gestattet, diesen für die Lebensführung überaus schweren Defekt ganz gut ausgleichen. Wenn sehr ausgedehnte Bezirke der Rinde untergehen oder wenn Herde die gesamte Rindenleitung nach den tieferen Zentren unterbrechen, dann kann es zu so schweren Beeinträchtigungen des Beurteilungsvermögens kommen, daß die Patienten praktisch insensibel auf der zu dem Herde gekreuzten Seite sind.

Diese nur nach Rindenverletzungen auftretende Agnosie lehrt, daß die Gnosis an die Hirnrinde gebunden ist und eine Betrachtung der Gnosis selbst zeigt, daß sie völlig für sich bestehen, von unserer Intelligenz und Einsicht unabhängig verlaufen kann. „Lesen" wir nicht Schrift und Noten oft genug, ohne daß wir über den Inhalt klar sind, ja sogar während wir anderes tun? Und lehrt uns nicht jeder Spaziergang, wieviel wir optisch agnostizieren, ohne daß wir uns dessen gleich bewußt werden! Bei jeder Sportübung, etwa beim Nehmen eines Grabens, beim Fang eines Balles, können wir beobachten, wie die Gnosis, welche das Abschätzen der Entfernung, die notwendige Einstellung der anzuwendenden Kraft voraussetzt, völlig unterhalb der Bewußtseinsschwelle verläuft und leicht wird man von geübten Reitern erfahren, wie sie sich erst spät bewußt wurden, daß sie mit Blitzesschnelle ausbiegend, oder den Gang ihres Tieres ändernd, eine Gefahr vermieden haben. Bei zahlreichen Handlungen entdecken wir das gleiche. Es bedarf keiner Ueberlegung und keines mir bewußt werdenden Erkennens, um zu verhindern, daß ich meinen Arm in die vor mir stehende Wand bohre, ich verhalte mich aus alten Erfahrungen, die vielleicht auch nie klar in die Vorstellung kamen, der Wand gegenüber zweckentsprechend, ich weiche vor ihr zurück.

Die gnostischen Apparate vieler Tiere sind wie die anatomische Untersuchung zeigt, vielfach viel größer wie die entsprechenden Zentren des Menschen, und deshalb sind uns etwa das Pferd oder der Hund in vielen Wahrnehmungen und darauf basierten Handlungen bedeutend überlegen. Der enorm ausbildbare Spürsinn des Hundes erscheint uns noch als etwas Kleines gegenüber der Wahrnehmungsfähigkeit des Pferdes, das geradezu die Gedanken seines Reiters zu lesen versteht aus den leisen Bewegungen, die jene immer begleiten. Ein guter Reiter auf gutem Rosse braucht kaum wirkliche Hilfen zu geben, und ein Zirkuspferd befolgt Bewegungen der Peitsche, die so leicht sind, daß sie Hunderten von Umsitzenden entgehen, mit der Ausführung erlernter Bewegungen. Es ist gar kein Zweifel, daß die Ueberlegenheit vieler Tiere, speziell des Hundes über den Menschen, soweit solche Handlungen, die durch die Sinnesfelder bedingt sind, in Betracht kommen, vielfach eine recht große ist. Der Polizeihund riecht nicht nur besser als ein Mensch, sondern er folgt viel besser auf Grund seiner Riechzentren der Spur als sein Herr, bei dem eine lange Reihe dem Tier unmöglicher Ueberlegungen sich zu der Tätigkeit der gnostischen Apparate noch gesellen.

Etwas Einfaches etwa auf einem Rindenfeld beruhendes ist aber schon diese Gnosis nicht mehr. Das lehrt das Phänomen der Erinnerung. Wenn ich mir einen bestimmten Gegenstand, der mir entfallen ist, vorstellen, vielleicht auch seinen Namen finden will, dann ziehe ich alles heran, was mich an ihn erinnern könnte, seine Form, seine Farbe, die Tast- und vielleicht die akustischen Eindrücke, die er mir einst gegeben hat; ich arbeite gleichzeitig mit vielen Teilen meiner Hirnrinde, ich kombiniere und überlege, um als Endresultat die volle Erinnerung, die klare Vorstellung, vielleicht das benennende Wort zu besitzen. Um diese Arbeit zu leisten, muß die Hirnrinde die allermannigfachsten Bahnen besitzen, welche ihre einzelnen Teile untereinander verbinden, und daß sie solche besitzt, wissen wir sicher. Störungen in diesen Verbindungen, Störungen der Assoziationsbahnen müssen sich durch sehr bestimmte Ausfallserscheinungen verraten.

Sowie man genauer auf die Tatsachen der Gnosis eingeht, erkennt man, daß sie nur zu geringem Teile innerhalb der klaren Selbstbeobachtung verlaufen. Es wird hier noch mancher Untersuchungen bedürfen, aber nichts zwingt eigentlich zu der allgemein gemachten Annahme, daß alles, was der Gnosie angehört, eo ipso im Bewußtseinsinhalte erscheinen muß oder notwendig einmal darin war. Wir können sehr wohl annehmen, daß zunächst die der Gnosis dienenden Rindengebiete als in sich geschlossene selbständige Apparate wirken und damit gewinnen wir in mancher Beziehung klarere Stellung und kommen zu einer heuristischen Hypothese, die zu zahlreichen neuen, auch experimentell angreifbaren Fragestellungen führt.

Dadurch, daß der Bau der Rinde mehr als die einfache Reizaufnahme, nämlich die Gnosis, die Wahrnehmung, ermöglicht, dadurch, daß er überaus geeignet ist, mehrere solcher Wahrnehmungen unter sich zu verbinden, können nun ganze seelische Bilder, wenn das Wort gestattet ist, entstehen, Bilder, die nicht mehr aus der Wahrnehmung eines einzelnen Sinnesapparates zu stammen brauchen. Für meinen Hund bin ich der Herr, einerlei ob er mich riecht, sieht oder hört. Er hat mich so oft gleichzeitig durch zwei

oder drei Sinne wahrgenommen, daß er ein Gesamtbild besitzt.

Die Fähigkeit zur Gnosie tritt offenbar erst nach der Geburt ein, erst dann beobachtet man allmählich Bewegungen, die auf ein Erkennen zurückgehen müssen. In dem Maße, wie sich dann in der Rinde die Markfaserung entwickelt, steigt sie aber.

Erst durch die Gnosien werden die Handlungen, die Praxien ermöglicht.

Mensch und Tier gewinnen die Fähigkeit zur Handlung durch ihre Artgenossen, durch selbständiges Absehen oder durch Unterricht. Bei manchen unserer Haustiere, wie etwa bei den Pferden und Hunden, steigern wir künstlich die Leistungsfähigkeit dadurch, daß wir nicht den Artgenossen die Erziehung überlassen, sondern selbst es übernehmen, ihnen so viel von dem, was wir Menschen ausgedacht, zu übermitteln, als ihrer Fassungskraft entspricht. Wir haben nur wenige Tiere bisher solchen Unterrichtes gewürdigt, aber die täglich zunehmenden Erfahrungen der Dresseure zeigen, daß, wenn etwa besonderer Bedarf wäre, leicht auch bisher vernachlässigte Tierarten zu ihrem Wesen sonst fremden Handlungen gebracht werden können.

Neugeborene, bei denen die Hirnrinde noch kaum mit dem Urhirn verbunden und noch wenig ausgebildet ist, haben deshalb nur Bewegungen, es fehlen ihnen bis auf wenige ererbte — instinktmäßige, sagt der Sprachgebrauch — die auf Erfahrung gegründeten Handlungen. Der Mensch und die höheren Tiere sammeln mit ihren Sinneszentren das ganze Leben hindurch Erfahrungen.

Wie die Gnosien, so sind auch die Praxien an bestimmte Hirnteile gebunden und mit ihnen können sie vernichtet werden. Das dann auftretende Krankheitsbild der Apraxie kann die verschiedensten Arten des Handelns betreffen. Es ist vielfach, am genauesten von Liepmann studiert. Am besten ist die Praxie der Sprache bekannt und gerade auf dem Sprachgebiet sind die Zusammenhänge zwischen Gnosien und Praxie überaus enge. Die Lehrbücher der menschlichen Pathologie orientieren hier genauer. Es ist bereits oben erwähnt, daß ein wichtiges Feld für das Zustandekommen des gesprochenen Wortes dicht vor den Larynx- und den Hypoglossusfeldern — bei Sermo in der Fig. 12 — liegt. Zu diesem „motorischen Sprachzentrum" führt unter der Insel des Gehirnes hinweg, mit zahlreichen Verbindungen in die Inselrinde selbst, eine große Faserung aus den der Sprachgnosie dienenden Gegenden des Schläfenlappens. Sie ist so wichtig, beide sind so innig untereinander verknüpft, daß Störung der gnostischen Apparate immer mehr oder weniger auch Störungen der Praxie macht, die Worttauben sprechen auch schlecht und ganz gewöhnlich drängen sich in die Sätze, die sie sagen wollen, andere Worte ein. Man hat diese Beziehungen dadurch ausdrücken wollen, daß man den akustischen und den motorischen Wortschatz zusammen als eine Einheit, die innere Sprache, auffaßte.

Die Pathologie weist darauf hin, daß die in uns ruhenden Wortbegriffe ganz wesentlich an den gnostischen Apparat gebunden sind. Die Sprechpraxie ist erst das Sekundäre; die Gnosis der Sprache erst befähigt zur Sprachpraxie. Diese braucht keineswegs immer gerade durch die Sprechwerkzeuge in Aktion zu treten, wir haben die Schrift, die Zeichengebung, die Mimik, die ausdrücken können, was wir sagen wollen.

Auch die Sprachpraxie ist nicht etwas, das erst beim Menschen auftritt. Bekanntlich haben Hunde, Pferde und Affen bereits die Anfänge und sie bedienen sich in mäßigem Grade wohl der Stimme, um Zeichen zu geben. Es wäre nicht ausgeschlossen, daß man diese Anfänge durch Uebung etwas steigerte und Hunde etwa erzielte, die zur Zeichengebung nicht nur vorwiegend die durch Rumpf- und Schwanzbewegung mögliche Mitteilung benutzen, sondern auch erlernte Modifikationen des Bellens.

Für uns Menschen ist das vorwiegende Ausdrucksmittel der Sprache durch die Mundwerkzeuge gegeben. Die Hirnstelle, an welcher sich die meisten aus den gnostischen und anderen Zentren stammenden Bahnen für die Sprachpraxie zusammenordnen, liegt fast immer nur in der linken Hemisphäre, ein weniges vor dem Zentrum für die Innervation der Sprech- und Schluckmuskeln, an der Basis der dritten Stirnwindung. Fig. 12 bei Sermo. Ein Patient, dem nur diese „Brocasche Gegend" zerstört ist, kann nicht mehr sprechen, aber Laute kann er von sich geben. Es kann auch vorkommen, daß er bei etwas größerer Zerstörung nicht mehr weiß, wie man den Mund aufmacht, wie man die Zunge herausstreckt, obgleich er dies spontan, etwa beim Essen, ausführen kann. Dabei läßt sich gelegentlich durch die Gebärden, ja durch die Schrift beweisen, daß er die Vorstellung dessen, was er sprechen will, noch hat.

Was die Brocasche Windung und ihre nächsten Verbindungen leisten, das ist nur die Sprachpraxie. Von der mit zahllosen Beziehungen ausgestatteten Sprache ist diese nur ein Element, ein Element, das einzeln in Erscheinung treten kann, wenn wir etwa gedankenlos vor uns hin sprechen, bei Interjektionen und unter so vielen anderen Umständen. Ja aus dem Umstande, daß wir gelegentlich lange Wortreihen aussprecher,

die wir gar nicht wünschen, wie etwa bei einem unwillkürlichen längeren Ausrufe, bei einem zusammengesetzten Fluche, dann früh beim Aufwachen, darf schon gefolgert werden, daß ein Grundelement der Sprache die reine Sprachpraxie ist. Solche reine Sprachpraxie ist es auch, wenn in alter Gewohnheit Gebete, Gedichte gesprochen werden, ohne daß der Inhalt bedacht wird, jedes „Herunterleiern" ist reine Sprachpraxie.

Auch dieses motorische Sprachzentrum ist wieder mit anderen motorischen Apparaten enge verknüpft, wenn die Erziehung solche geschaffen hat, aber diese Verbindungen scheinen alle über das gnostische Zentrum hin zu führen. Wenn die Verbindungen der Sprachhörgegend mit den Handzentren unterbrochen sind, wird Schreiben auf Diktat unmöglich, wohl aber läßt sich nachweisen, daß solche Kranke, weil eben die Verbindung zwischen Akustikus und Rinde da ist, verstehen was sie hören. Ein solcher Kranker wird noch ganz gut abschreiben können. Das aber wird ihm unmöglich sein, wenn etwa die Verbindung des motorischen Armzentrums mit der Sehsphäre gelitten hat. Diese Störungen im zentralen Rindenapparat und im Assoziationsapparate bieten das allergrößte Interesse. Ein Stenograph oder ein Schreiber, der sich ohne Rücksicht auf Verstehen bemüht, so rasch als möglich das Gehörte in seine Schrift zu übertragen, arbeitet mit reinen Gnosien und Praxien der Sprache und Schrift. Krankheitsfälle lehren, daß auch ihre Verbindung verloren gehen kann.

Weniger genau als die Sprachpraxien sind andere Formen der Praxie studiert. Doch wissen wir aus Krankenbeobachtungen und aus den Folgen von Hirnoperationen, daß durch Ausfälle der Gegend hinter der hinteren Zentralwindung der Gebrauch der Hände für erlernte Verrichtungen verloren gehen kann, obgleich die Ausführung einzelner, meist ungeordneter Bewegungen zeigt, daß eine Lähmung nicht vorhanden ist. Dieses Bild wird als g l i e d k i n e t i s c h e A p r a x i e bezeichnet.

Besser bekannt sind diejenigen Formen der Apraxie, bei denen die Zentralwindungen erhalten, die Ausführung aller Bewegungen möglich ist, bei denen aber dem da enthaltenen Apparat durch irgendwelche Bahnunterbrechungen keine Erregungen mehr zugeführt werden können. Liepmann der sie am genauesten studiert hat, zeigte durch sorgsame klinische Untersuchungen zuerst, wie hier alle einzelnen Bewegungsteile der Handlung da und ungestört sind, wie aber der Gesamtbewegungskomplex nicht mehr hervorgerufen werden kann. Bei intakter Zielvorstellung und intakter Beweglichkeit der Glieder kann ein solcher motorisch Apraktischer die für eine bestimmte Bewegungskombination einer Handlung nötigen Bewegungen nicht ausführen. Vergeblich z. B. bemüht er sich zu zeigen, wie man etwa ein Streichholz anzündet, an eine Türe klopft, mit dem Hute oder mit der Hand militärisch grüßt, wie man einen Schlüssel in das Schlüsselloch bringt usw. Dabei kommen ihm oft genug Entgleisungen in verwandte Handlungen oder, wenn er etwa die Handlungsform gefunden hat, Reiterationen der gleichen Handlung beim Versuch zu andersartigen vor. Auch zu ganz unsinnigen Entgleisungshandlungen kann es kommen. Die „Bewegungsformel", die sich zweifellos aus zahlreichen Teilformeln zusammensetzt, ist verloren gegangen oder kann nicht mehr auf den gewohnten Wegen angeregt werden. Wir haben bereits eine Anzahl von Sektionen und besonders von klinischen Analysen solcher Kranker und wissen, daß die einfacheren oder komplizierteren Formen der motorischen Apraxie besonders leicht eintreten, wenn die Gegend des unteren Scheitellappens, wo offenbar viele Assoziationsbahnen für die oberen Glieder verlaufen, zerstört wird. Wenn es, wie in einem berühmt gewordenen Krankheitsfall, gelingt, die wenigen noch offenen Bahnen zu finden, dann zeigt die ziemlich korrekte Ausführung der Handlungen, daß sie noch möglich sind.

Das Studium dieser Apraxien wird eben sehr eifrig von der Klinik geübt. Dabei stellt sich mehr und mehr heraus, daß ganz entsprechend den mannigfachen Assoziationszügen, welche allüberall die Rindenteile verbinden, die mannigfachsten Unterabteilungen gemacht werden können. Ganz reine Formen kommen bei der Natur der Krankheitsherde gar nicht zur Beobachtung, immer finden sich Züge der verschiedenen möglichen Abteilungen.

Gibt man Apraktischen Gegenstände zum Gebrauch, so stehen sie ihnen ratlos gegenüber, so ratlos, daß man zunächst vermutet, daß sie dieselben nicht agnostizieren. An einem nur einseitig Apraktischen ließ sich aber der Nachweis erbringen, daß er sehr wohl die Gegenstände erkannte, daß er aber auf der apraktischen Seite absolut nicht derselben sich zu bedienen wußte. Wohl aber konnte es der unglückliche und bis dahin für ganz imbecill gehaltene Mann, nachdem man entdeckt hatte, daß er auf der anderen Seite nicht die gleiche Störung hatte und ihn darüber belehrt hatte.

Damit solche reine Apraxie entstehe, müssen die Bahnen, welche die motorischen Zentren der Rinde mit den gnostischen verbinden, derart gestört sein, daß die Gnosie nicht mehr mit ihren kinästhetisch innervatorischen Remanenzen die Innervation auslösen kann. Die motorischen Zentren selbst können dabei ganz intakt geblieben sein. Nach der Art des Ausfallens kann man auch schließen, daß die einfachsten Praxien längst Synergien geworden sind. Diese Synergien können nämlich bei den Apraktischen weiter-

bestehen und gelegentlich zum Vorschein kommen, so wenn einer aufgefordert die Hand zu schließen, zu pfeifen usw., dies nicht auf diese Aufforderung hin fertigbringt, wohl aber es nachher ganz plötzlich während der Ruhe oder einer anderen Handlung erreicht. Wenn der das Glied synergisch zu einer erlernten Handlung bewegende Apparat von vielen Stellen des Gehirnes her nicht mehr angerufen, geweckt werden kann, dann sind wir dem Zufall anheim gegeben, ob der eine oder andere Weg noch offen ist und so kommt es dann zunächst bei Aufforderung zu der Apraxie, während irgendeine zufällige Verknüpfung zeigen kann, daß immer noch ein Weg zur Erweckung der Synergie offen ist. Solch ein Kranker kann z. B. auf Aufforderung keine Faust machen und doch zeigt sich ein ganz guter Handschluß, wenn man ihm etwa einen schweren Gegenstand in die Hand gibt. Ja er schreibt korrekte Buchstaben gelegentlich, aber nicht die, welche er schreiben sollte und möchte. Soll er etwa ein Streichholz anstecken, so fuchtelt er mit der Hand, den Fingern, unruhig hin und her oder er macht eine ganz andere Bewegung oder, es ist das besonders oft der Fall, bei dem Versuche etwas Befohlenes auszuführen, gerät er in eine der zuletzt ausgeführten Bewegungen und wiederholt immer wieder diese, er „perseveriert“. Ja diese Leute können ganz gewöhnlich auch vorgemachte Bewegungen nicht nachmachen.

Alle Zustände von Apraxie können den Träger, wenn sie hochgradig sind, in seiner Intelligenz viel schwerer beeinträchtigt erscheinen lassen, als er wirklich ist.

Für alle Praxien, besonders deutlich für die Sprachpraxie, überwiegt die Wichtigkeit der linken Hemisphäre. Herde, welche das linkshirnige Zentrum für die rechte Hand oder das darunter gelegene Mark treffen, erzeugen in dieser Lähmung und wenn sie die Verbindungen mit einem oder mehreren Hirnlappen zerstören, auch Apraxie des Armes, aber daneben beeinträchtigen sie die Praxie der gleichseitigen, also der linken Hand. Bewegungen aus der Erinnerung können dann von ihr nicht mehr gut ausgeführt werden, der Kranke weiß nicht zu zeigen, wie man einen Leierkasten dreht, an die Türe klopft, eine Fliege fängt usw., ebenso wie die Ausdrucksbewegungen, etwa Drohen mit der Hand, nicht mehr gezeigt werden können. Die Mehrzahl dieser Leute kann aber die Gegenstände richtig benutzen, wenn man nur zugreifen und zusehen läßt. Handelt es sich aber nur um Handlungen nicht am Objekt, sondern um erinnerte Handlungen, so können die meisten diese auch dann nicht ausführen, wenn man sie ihnen vormacht. Die Störung im linken Arme kann nur die Folge einer Leitungsunterbrechung von Zentren rechts sein und die anatomische Untersuchung erkrankter derartiger Gehirne hat denn auch zu dem Schlusse geführt, daß die meisten Handlungen der rechten Hemisphäre via Corpus callosum von der linken aus geleitet werden. Zerstörungen des Balkens haben wiederholt Apraxie der linken Hand zu Folge gehabt, gerade wie Zerstörung des linken Armzentrums. Ganz ist offenbar die rechte Hemisphäre nicht auf die linke angewiesen, denn es können ja auf Objektgnosien Handlungen auch von daher eingeleitet werden, aber die frei auf den Willen allein hin ausgeführten Praxien ordnen sich offenbar in dem Rindenapparat der linken Hemisphäre zunächst und am besten an. Der Apparat, mit dem die Hand ihre Praxien ausführt, ist also keineswegs ein einseitiger, er ist wohl bis zu gewissem Grade auf einer Seite selbständig, aber doch sehr wesentlich an das Intaktsein gerade seines linksseitigen Anteils gebunden. Die rechte Hemisphäre ist auch für die Handlungen der linken nicht so wichtig wie umgekehrt, ja es ist unsicher, ob sie dazu überhaupt nötig ist. Balkenunterbrechungen, welche die Tätigkeit der rechten Hemisphäre so sehr beeinträchtigen, stören die der linken auffallend wenig. Wir lernen wahrscheinlich zunächst mit der linken Hemisphäre.

Da nun Sprechen auch eine Bewegung ohne Objekt, genau wie das Winken usw. ist, und da die rechte Hemisphäre solche nicht frei aus dem Gedächtnis ausführen kann, würde die hervorragende Qualifikation der linken Hemisphäre für die Sprache sich unter die gleiche Erscheinungsreihe subsumieren. Es wäre eine Teilerscheinung der allgemeinen Unzulänglichkeit der rechten Hemisphäre in der Wachrufung von Bewegungen frei aus dem Gedächtnis (Liepmann).

Alle Erfahrungen am Krankenbette zeigen, daß bei Untergang der Gnosie- und Praxiezentren nur bestimmte Ausfälle auf diesen Gebieten im Sinne des Nichtausführenkönnens oder Nichtauffassenkönnens entstehen, daß aber, wenn die mächtigen Verbindungen leiden, welche diese Zentren mit anderen Hirnteilen verknüpfen, oder wenn große Teile anderer Hirnlappen ausfallen, viel kompliziertere Störungen des Erkennens und des Handelns eintreten. Neben und außer der optischen Agnosie kommen bei größeren Hirnherden oder diffusen Rindenprozessen Formen der Seelenblindheit vor, bei welchen offenbar das Bild des Gegenstandes erhalten ist, wie etwa die Fähigkeit, es zu zeichnen, beweist, das Erkennen aber unmöglich ist, weil in ihren sensuellen Elementen ungeschädigte Ideen verkehrt aneinander gereiht werden. Ein Ding wird nicht mehr erkannt, weil die Anknüpfungen an Erinnerungen für Wesen, Ursache, Zweck nicht mehr geleistet werden können, weil der Geschädigte es intellektuell nicht mehr erkennt oder versteht. Oder es ist die Erkennung nicht möglich, weil sich beim

Suchen danach ganz andere Ideen einstellen oder weil es unmöglich ist, die genügende Aufmerksamkeit zu konzentrieren. Kranke mit diesen „ideatorischen Agnosien“ sind sehr viel schwerer geschädigt und machen ganz gewöhnlich einen geistesschwachen Eindruck. Aber auch wir Gesunde kommen schweren Aufgaben gegenüber oft genug in die Lage des Nichterkennenkönnens trotz intaktem Gnosievermögen. Bei der Gnosie handelt es sich um Erinnerungsbilder. Daß diese zu Begriffen werden, dazu bedarf es, wie eben der Unterschied zwischen Patienten mit Untergang der Sinneszentren und solchen, welche größere Rindendefekte haben, zeigt, eines größeren assoziatorischen Apparates und dieser Apparat liegt wahrscheinlichst in den Zügen zwischen den Sinnesfeldern und den sogenannten stummen Teilen der Rinde, den Assoziationsfeldern.

Auch auf dem Gebiete der Praxie ist bereits eine ideatorische Ausfallform festgestellt. Wenn ein Kranker das Streichholz nicht entzündet, sondern neben die Zigarre in den Mund steckt, dann hat er es wohl erkannt, aber die Handlung ist infolge nur teilweiser richtiger Assoziation praktisch schwer geschädigt und der Mann, der mit der Zahnbürste seine Zähne früh ganz richtig reinigte, aber als ihm diese bei Tag gezeigt wurde, sofort seine Stiefel damit zu wichsen begann, war in gleicher Lage. Es können das Zugreifen und die Handlungen zeigen, daß Gegenstand und Zweck wohl erkannt wurden, aber bei der Ausführung zeigt sich, daß diese nicht mehr richtig geht, weil die Verbindungen, welchen die Handlung unterliegt, sobald sie einen etwas komplizierten Zweck hat, gelitten haben. Solche Kranke können natürlich die Bewegungen nachmachen, wenn man sie ihnen zeigt, es ist ja nur die Verbindung des Bewegungsbildes mit anderen Hirnteilen gestört. Ein analoger Vorgang im Leben des Gesunden ist es, wenn er etwa die Handhabung eines komplizierten Apparates, die er erlernt hat, später nicht mehr fertig bringt, bis man sie ihm von neuem beibringt.

Ein gutes Beispiel dafür, wie vielerlei Rindengebiete zum Zustandekommen einer Handlung notwendig oder doch dienlich sind, bietet gerade wieder die Sprache. Der spracherzeugende Komplex in der Rinde ist mit einer Anzahl anderer gnostischer Apparate derart verbunden, daß Störungen dieser wieder ganz bestimmte Ausfälle im Sprechen erzeugen können.

In der Rinde um den Sulcus calcarinus liegt (s. oben) das Areal, dessen Zerstörung alle auf optischem Wege erlernten Assoziationen vernichtet. Menschen mit Verlust desselben erkennen nicht mehr optisch, sie können den ganzen seelischen Prozeß, welcher als Endleistung das Erkennen ermöglicht, nicht mehr ausführen. Sie können natürlich auch nicht mehr die erlernte Buchstabenschrift lesen. Sie finden natürlich auch die Worte für einen vorgezeigten Gegenstand nicht, sie sind in bezug auf diesen aphasisch, aber sie finden dann manchmal das Wort, wenn die Betastung ihnen genügende Schlüsse auf die Natur des Gegenstandes gestattet.

Die hier abgeschiedene Sprachgnosie und Sprachpraxie aber genügen durchaus nicht zu dem, was wir menschliche Sprache nennen. Sie bilden nur ein notwendiges Glied in dieser. Herde irgendwo in der Rinde können die Intelligenz so schwächen, daß bei intakten Sprachgegenden doch keine vernünftige Rede herauskommt. Diffuse Krankheitsprozesse führen oft zu solchen Störungen. Auch hemmen können solche Prozesse die Sprache. Wir kennen Seelenstörungen, wo nichts, auch der stärkste Zwang nicht, die Menschen zum Sprechen bringen kann. Das, was die Sprache zu dem mächtigen Werkzeuge macht, das den Menschen vom Tiere unterscheidet, ist weder ihre Gnosie noch ihre Praxie, beides Funktionen, die zum Teile schon bei den Tieren vorhanden sind, beides Funktionen, die wohl immer unterhalb der Bewußtseinsschwelle auch beim Menschen verlaufen. Es ist ihr besonders inniger Zusammenhang mit dem Intellektus, ein Zusammenhang, der so innig ist, daß der größte Teil unseres Denkens in Sprachbildern geschieht. Ja es zeigt die Vergleichung der Anthropoidengehirne mit dem menschlichen nichts so deutlich als daß die Hirnwindungen, welche nicht direkt Gnosien oder Praxien erzeugen, bei den Menschen enorm viel größer geworden sind als bei den Affen. Der Stirnlappen bildet sich eigentlich erst ordentlich aus, wenn sich die unterste mit dem Sprachvermögen so innig zusammenhängende Windung entwickelt.

Wer sich einmal klar machen will, was alles wir dem Besitze der Sprachzentren und Verbindungen für unser Geistesleben verdanken, der erwäge, wie Großes sich in der Philosophie und besonders in der Naturwissenschaft oft genug an die Prägung eines einzigen Wortes für einen Begriff geknüpft hat. Daß ein Mensch dem anderen so unendlich viel von seinen Erfahrungen, Beobachtungen, Anschauungen mitteilen kann, das hat das Menschengeschlecht so hoch über die nächstverwandten Tiere erhoben, so weit von den nächstverwandten Tieren geschieden. Die Sprache hat die Keime der Intelligenz zur Entfaltung gebracht.

Wir denken das allermeiste in Worten. Und erst mit dem Besitz des Wortschatzes erlangen wir die Fähigkeit zu Abstraktionen. Solche sind ohne Wortbezeichnung gar nicht

denkbar. Ohne Worte ist auch das Wissen undenkbar.

Wunderbar schildert Dr. Howe, wie bei seiner Schülerin, der blindtauben Laura Bridgeman, das Licht der Wahrheit aufging, der Verstand zu arbeiten begann, als sie ein Mittel hatte, sich ein Zeichen von etwas, das vor ihrer Seele stand, mit Buchstaben zusammenzusetzen und dies einem anderen zu zeigen, jetzt war sie nicht mehr einem Hunde zu vergleichen, ihr Antlitz strahlte von menschlicher Vernunft. Ganz gleiches erzählt Helen Keller, die ja in gleicher unglücklicher Lage war, von dem Momente, wo ihr aufging, daß es ein Mittel zum Zusammenfassen und Mitteilen der Gedanken gäbe.

5. Intellektus. Mit dem Einsetzen der Sprachfähigkeit vergrößert sich mit einem Male das ganze Gehirn. Offenbar aber handelt es sich, wenigstens wenn man die Unterschiede zwischen Mensch und Anthropoiden betrachtet, nicht um Vergrößerung der Sinnessphären, sondern sehr deutlich um Wachsen des Stirnlappens und der zwischen den Sinnessphären liegenden Felder.

Das Tierexperiment und auch das anatomische Bild (s. Fig. 11), sprechen durchaus dafür, daß die Tiere alle Sinneszentren haben und daß auch Zusammenordnungen für Praxien in ihrer Rinde sind. Was sich aber vom Tiere zu dem Menschen hin steigend vergrößert, das sind die Felder, welche zwischen und vor den Sinneszentren liegen und der mächtige, diese zusammenordnende Apparat der interkortikalen Bahnen. Noch kennen wir für die meisten Tiere nicht die Ausdehnung dieser Rindenteile, aber für eine Anzahl derselben, diejenigen, die fern von allen Sinnesfeldern ganz vorn im Stirnteile des Gehirnes liegen, vermögen wir neuerdings eine scharfe Abgrenzung vorzunehmen, für die den Stirnlappen zusammensetzenden. Diese Ansammlung ist so gut charakterisiert, daß wir sie nach ihrem anatomischen Bau durch die Säugerreihe hindurch verfolgen können, und da stellt sich etwas sehr Merkwürdiges heraus. Sie nimmt deutlich zu an Größe im Maße, wie das Tier seine Wahrnehmungen und Handlungen von der Intelligenz führen lassen kann (Fig. 13). Bei der Ziege, beim Känguruh ist sie recht klein, bei der Katze schon größer, und bei den Hunden hat sie eine wahrscheinlich nach den Rassen schwankende, die Katze übertreffende Ausdehnung. Sicher ist der Stirnlappen beim Fuchs größer als beim Hund, und es ist kein Zweifel, daß er bei den Affen unter den Tieren die größte Ausdehnung erreicht. Daher kommt es denn auch, daß diese nicht mehr, wie etwa die Hunde, eine mit der Nase zurückfliehende Stirn haben, daß sich vielmehr die Stirn vorwölbt. Der Stirnlappen erreicht bei den menschenähnlichen Affen schon eine recht beträchtliche Ausdehnung, aber er ist noch sehr viel kleiner als der vom Menschen. Auch beim Menschen bietet er noch beträchtliche

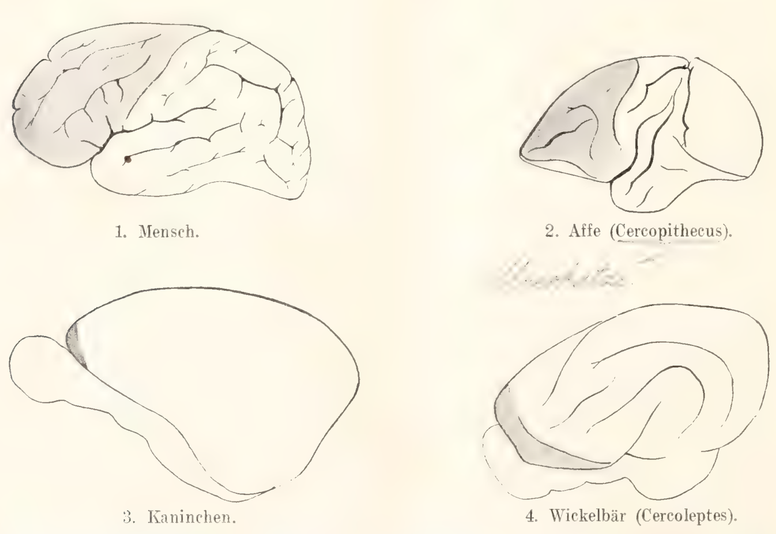


Fig. 13. Die Ausdehnung des Stirnlappens bei verschiedenen Tieren. Auf Grund der Untersuchungen von C. Brodmann.

Unterschiede, und es können namentlich die Gehirne von Idioten und sehr Schwachsinnigen sich in dieser Hinsicht mehr dem Affengehirn als dem Menschengehirn nähern. Da man von den Schädelformen auf die Entwickelung des Stirnlappens schließen kann, so wissen wir mit Sicherheit, daß die diluvialen Menschen, deren Schädel wir besitzen, kleinere Stirnlappen als die heutigen hatten. Das finden wir auch heute noch bei den primitiven Menschenrassen, bei denen die übrigen Teile des Gehirnes sehr wohl entwickelt sein können. Menschen, bei denen durch irgendwelche Krankheit oder durch fehlerhafte Anlage bei der Geburt der Stirnlappen verkümmert ist, sind immer Idioten. In ihrem seelischen Verhalten offenbart sich im ganzen deutlich das, was man Schwachsinn nennt. Körperlich beherrscht die meisten dieser Patienten eine ungeheure Unruhe, nichts kann sie lange fesseln, von einem springen sie zum anderen, und der Vergleich mit dem Affen im Käfig, der ja auch nur einen kleinen Stirnlappen hat, hinkt nur wenig. Hunde, etwa intelligente Jagdhunde, sind im Freileben noch nicht genügend auf die Folgen geprüft, welche die Wegnahme der Stirnlappen hat. Unsere Laboratoriumshunde verlieren durch die Operation die Fähigkeit, wie früher aufmerksam zu folgen oder auch anerzogene Handlungen wie früher auf Kommando auszuführen, sie werden ungebärdig, unruhig und unfolgsam, fast albern.

Die mehrfach erwähnten tondressierten Hunde wurden durch die Wegnahme der Stirnlappen zu unruhigen Idioten, welche, obgleich trefflich vorher eingeübt, nicht mehr genügend für die Versuche zu fesseln waren. Affen werden deutlich gestört in der Aufmerksamkeit, in der Perzeption, im Hemmen ihrer Bewegungen. Was sie erlernt, das können sie nicht mehr benutzen, oft scheinen sie ganz willenlos und namentlich im Verkehr mit anderen Affen stellt sich ihre Minderwertigkeit schnell heraus. Bianchi, der diese Beobachtungen zuletzt gemacht, wurde auch dazu gedrängt, anzunehmen, die Stirnlappen seien wichtigste Apparate im Gesamtapparat der Intelligenz.

Damit stimmen die klinischen Daten nicht schlecht. Es sind zwar viele Fälle von Stirnlappenerkrankung bekannt, in denen keine Symptome bemerkt wurden, in vielen anderen aber, auch in solchen, die ich selbst gesehen, waren die Patienten stumpf, oft albern, konnten nicht mehr ordentlich sich unterhalten, nicht mehr ordentlich lernen, waren entweder enorm erregt oder ganz auffallend in allen Handlungen gehemmt. Dazu gesellten sich offenbar durch Affektion der vom Stirnlappen ausgehenden Bahnen Störungen des Wortgedächtnisses und Verluste der Fähigkeit, früher erlernte Handlungen auszuführen. Menschen und Tiere können, wenn die Intelligenz ausreicht, noch gelegentlich lernen. Nicht immer, aber oft, zeigen sich Ferneinflüsse aufs Kleinhirn, die Unsicherheit der Hauptbewegungen, welche durch den Verlust jenes Organs auftritt, wird gelegentlich auch nach Stirnlappenerkrankungen gesehen. Einseitige Verletzungen bei Tieren oder Erkrankungen beim Menschen sind bis jetzt noch oft symptomlos, offenbar, weil wir noch nicht genügend untersuchen können.

Dieser Darstellung, wonach der Stirnlappen und wahrscheinlich auch einige andere Rindengebiete wesentlich psychischen Leistungen dienen, scheint zu widersprechen, daß sehr viele Physiologen durch Reizung desselben auch Bewegungen zustande kommen sahen. Es ist aber die genauere Abgrenzung dieses Lappens bei Hunden auf Grund von Unterschieden im Rindenbau von den sehr nahe liegenden motorischen Rindenpartien erst in allerletzter Zeit möglich geworden. Und in den meisten älteren Versuchsreihen dürfte es sich um Erregung der letzteren gehandelt haben.

Einen gewissen, aber andersartig gestalteten Einfluß auf die Bewegungen aber mögen die Stirnlappen und ihnen analoge Rindengebiete im hinteren Scheitellappen doch haben. Aus den Hintersträngen (Muskelsensibilität) empfangen sie via Thalamus Einstrahlungen und durch eigene mächtige Züge zu den Brückenganglien hängen sie mit dem mächtigen Apparat des Kleinhirnes zusammen. Nun kennen wir unter dem Namen **Akinesie** ein Krankheitsbild, das bisher nur bei Stirnlappenerkrankung, vorwiegend linksseitiger, beobachtet ist. Der Antrieb zur Bewegung fällt aus, es kommen gar keine oder nur beginnende Bewegungen zustande. Bei diesen Kranken sind die Bewegungselemente zweifellos vorhanden, auch in ihrer Verbindung mit den Gnosien nicht gestört. Diese Menschen, die alle auch geistige Defekte aufweisen, führen, was sie etwa noch gelegentlich tun, zögernd, langsam, steif aus.

Erst bei Tieren mit entwickelteren Stirnlappen, sieht man all das auftreten, was man gemeinhin als Gemütsregungen zu bezeichnen pflegt. Wie deutlich sind bei unserem Hunde die Zeichen, daß er Liebe und Haß, Freude und Trauer kennt, und wie fraglich sind sie etwa bei dem Kaninchen, dem Maulwurf, der Maus! Wie groß ist in dieser Beziehung schon die Distanz zwischen dem Pferde und dem Rindvieh! Dem entspricht es auch, daß wir echte Seelenstörungen bisher nur von Tieren mit entwickelten Stirnlappen kennen, ja daß solche fast nur bei Hunden beobachtet sind.

So weist alles, was wir von dem Stirnlappen wissen, darauf hin, daß er im wesentlichen der Träger dessen ist, was wir als Intelligenz bezeichnen. Erst mit seinem Auftreten, mit seiner Ausbildung findet man Zei-

chen einer solchen, mit seinem Untergang erlischt diese Fähigkeit.

Vom Rückenmarke frontalwärts gehend wurde im vorstehenden gezeigt, daß erst mit dem Auftreten neuer Organe neue Funktionen möglich werden. Der Stirnlappen und die anderen analogen Zentren aber treten nur sehr allmählich in der Tierreihe auf, hier allein liegt bei den anthropoiden Affen und dem Menschen, bei Mensch und Tier überhaupt die Differenz. Wer das Gehirn eines riesigen Gorilla studiert, ist allemal erstaunt, wie viel kleiner es ist als das menschliche. Nähere Untersuchung ergibt, daß wohl die Sinnes- usw. Zentren etwa gleich sind, daß aber die um diese herumliegenden Felder, besonders der Stirnlappen und seine überallhin gehenden Verbindungen sehr viel kleiner sind als die menschlichen. Nur die Kleinhirnverbindung ist beiden etwa gleich, sie ist sogar bei vielen Tieren, dem Elefanten z. B. viel, mächtiger als beim Menschen.

Das allermeiste, was wir von Handlungen und Erkennungen an den uns gut bekannten Säugern sehen, kann sehr wohl verstanden werden, unter der Annahme, daß es sich um einfache Gnosien und Praxien handelt. Aber es zeigt das überaus zweckmäßige und oft nach den Zielen wechselnde Handeln der höheren Säuger, auch der nicht durch Menschenerziehung „gefälschten", so vieles auf Intelligenz Hinweisende, daß ich weit entfernt bin, denjenigen beizustimmen, die den Tieren diese Seite des Geisteslebens absprechen wollen. Es genügt, darauf hinzuweisen, wie vorsichtig etwa das Raubzeug die Fallen vermeiden lernt, wie geschickt Hund, Wolf und Fuchs im Deuten der für sie eventuell gefährlichen Spuren und Zeichen sind, es genügt, dem oft mit List verbundenen Jagen zuzusehen, um zu der Ueberzeugung zu gelangen, daß eine nicht sehr weitreichende Intelligenz einige Handlungen der Tiere begleitet. Freilich müssen wir es lernen, bei Beobachtung tierischen Handelns nicht immer den menschlichen Maßstab anzulegen, und immer müssen wir versuchen, mit den einfachsten, nicht mit den komplizierteren Annahmen auszukommen. Wollen wir gut hier vorankommen, dann müssen wir nicht immer staunen, was ein Tier etwa kann, wir gehen viel sicherer vor, wenn wir untersuchen, was es **nicht** leistet, trotzdem ihm Sinne und andere Ausführungsorgane gegeben sind. Jeder, der sich mit der Dressur von Hunden abgegeben hat, weiß, daß die Intelligenz hier die allergrößte Rolle spielt. Man muß das Tier auf etwas aufmerksam machen können, sonst versagt alle Dressur. Deshalb kann man Tiere mit ganz kleinen Stirnlappen, etwa Mäuse oder Kaninchen, kaum wirklich dressieren, während Hunde, und vor allem Affen, hierzu außerordentlich viel besser geeignet sind. Hat das Tier einmal **begriffen**, was es soll, dann gilt es nur, durch Uebung die Sinneszentren der Rinde so weit zu bringen, daß sie viel leichter als früher auf das Verlangte hinarbeiten.

Freilich ist es oft schwer zu sagen, wie weit Handlungen, die wir ein Tier ausführen sehen, von dem Momente der Einsicht begleitet sind, manchmal führt nur ein Zufall dazu, daß wir erkennen, wie eine bestimmte, offenbar sehr vernünftige Handlung ganz ohne jedes Verstehen ausgeführt wird. Man kann durch Dressur Affen und Hunde, auch Pferde in vielem zu menschenähnlichen Handlungen abrichten. Wie wenig weit aber ihr Begreifen reicht, das zeigt am besten das freilebende Tier, das kaum je auf eine Handlung kommt, die außerhalb seiner natürlichen Lebensweise liegt. Noch hat niemand einen Affen Feuer anzünden gesehen oder auch nur beobachtet, daß er ein vorhandenes Feuer, an dem er sich wärmte, durch Zutragen von Holz unterhielt.

Schlußübersicht.

Was hier nun breit entwickelt ist, das läßt sich mit relativ wenig Worten zusammenfassen.

Das Paläencephalon leistet Rezeptionen und Motus, oft schon recht komplizierter Art. Ueber diese schaltet sich, mit dem Wachsen der Hirnrinde immer mehr zunehmend, die Fähigkeit zu Gnosien und zu Praxien. Diese gehen zunächst auf die Sinnesfelder der Rinde zurück, einen Apparat, dem man die Fähigkeit zusprechen muß, die aus dem Paläencephalon kommenden Rezeptionen mit zahlreichen anderen so zusammenzuordnen, daß er sie zurückzuhalten und auch wieder irgendwie zu reproduzieren vermag, wenn gleiche oder auch nur verwandte Rezeptionen ihn anregen. Diese Gnosien führen zu Praxien, Handlungen. Die Rindenstellen, wo die Bahnen aus den Sinnesorganen ankommen, aus welchen solche zu den Kernen der motorischen Nerven hinabtreten, liefern allerdings nur die Möglichkeiten zu Gnosien und Praxien. Damit solche in einiger Komplikation zustande kommen, dazu bedarf es des Zusammenarbeitens der Sinnesfelder mit den ihnen zunächst liegenden Assoziationsfeldern, des Zusammenarbeitens vieler Sinnesfelder untereinander, der zahlreichen subkortikalen Assoziationsbahnen.

Zu all diesem gesellen sich andere im Stirnlappen besonders reich vertretene Rindenfelder, und mit ihrem Auftreten zeigt sich erst deutlich neben Gnosien und Praxien der Intellektus. Er nimmt zu, wenn mit dem Einsetzen der Sprachzentren und der von ihnen abhängigen Ausbildung des Stirnlappens die Fähigkeit zu andersartigem Denken und zu Mitteilen des Gedachten und Erkannten gegeben wird.

Die **Bewegungen**, die das Urhirn auf **Reize** hin leistet, die **Handlungen**, die von den Sinneszentren auf die **Wahrnehmungen** hin erfolgen, sind bei Mensch und Tier gleich, ja, das Tier ist für beide gelegentlich dem Menschen weit überlegen. Nur eins entwickelt sich beim Menschen ganz enorm viel weiter als beim Tier, die Assoziationszentren, besonders der Stirnlappen und damit die hohe, ein **Bewußtsein** voraussetzende **Intelligenz**. Da aber der Stirnlappen in verschieden hohem Maße auch den Tieren zukommt, so sind wir zu

der Annahme gezwungen, daß manche Handlungen der Tiere von dessen Leistungen begleitet sein müssen. Die vergleichende Anatomie wird hier zu einer Pfadfinderin der Psychologie, und sie stützt und erklärt deren Beobachtungen da, wo bisher Unsicherheit herrschte. Sie zeigt, daß das, was wir vom seelischen Verhalten erkennen, ein Additionsbild ist, hergestellt von den Leistungen ganz verschiedenwertiger Hirnteile, und gibt so einen neuen Weg zur Analyse der komplizierten seelischen Erscheinungen.

Anhang. Plexus chorioidei und Cerebrospinalflüssigkeit. Hirn und Rückenmark schwimmen in der Cerebrospinalflüssigkeit; sie wurde 1769 von Cotugnuo entdeckt, aber erst 1825 von Magendie genauer studiert. Diese, etwa dem Schweiß ähnlich zusammengesetzte Flüssigkeit, welche auch noch eine reduzierende Substanz (Pyrocatechin?, Zucker?) enthält, wird, wie Pettit und Girard 1902 gezeigt haben, und wie es seitdem oft bestätigt worden ist, von den Plexus chorioidei in die Ventrikelhöhlen abgesondert. Der Plexus besteht aus protoplasmareichem Epithel, an dem Absonderungsvorgänge nachgewiesen sind, und aus sehr reichen Blutgefäßen, an welchen sich viele Nerven verzweigen. Die Zotten des Plexus chorioideus zeigen in ihrem Epithel Körnungen, wie man sie in absondernden Drüsen findet, und diese Körnungen ändern sich, wenn man Pilocarpin oder Muscarin, welche auch in anderen Drüsenzellen die Absonderungsvorgänge steigern, gibt. Gleichzeitig steigt der Druck der intracraniellen Flüssigkeit; daraus geht hervor, daß die Flüssigkeit im Gehirn von dem Plexus abgesondert wird. Extrakte aus dem Chorioidplexus des Hundes sollen, in die Blutbahn eines Hundes gespritzt, den Blutdruck vorübergehend stark herabsetzen. Ueber der Oblongata ist das Ventrikeldach vielfach durchlöchert und hier entweicht die Ventrikelflüssigkeit in den Subarachnoidalraum, welcher nicht nur das Gehirn überall umgibt, sondern auch seine Gefäße bis in die feinsten Verzweigungen hinein begleitet. Es liegen also alle Hirngefäße in einem von dieser Flüssigkeit durchspülten Raum. Einen Abfluß hat die Cerebrospinalflüssigkeit durch die Scheiden der peripheren Nerven, wahrscheinlich aber auch in die Kapillaren und in die kleinen Venen, welche schließlich in den Schädelsinus münden. Vielleicht dienen bei dieser letzteren Einmündung die Pacchionischen Granulationen, welche sich vom Subarachnoidalraum in die Sinus einstülpen (G. Retzius), als eine Art Filter oder als Widerstandsapparat. Gefärbte Salzlösungen, die man in die Ventrikel spritzt, erscheinen sehr bald in den Venensinus. Dieser ganze Apparat bietet dem Nervensystem zunächst einen mechanischen Schutz und die Möglichkeit einer gewissen Ausdehnung, vielleicht aber auch einen Schutz vor chemischen Einflüssen. Verschiedene Versuche haben gezeigt, daß Chemikalien und Toxine, die man ins Blut bringt, nicht oder nur in Spuren von den Plexus ausgeschieden werden, während ganz geringe Dosen der gleichen Körper direkt ins Gehirn gebracht dort überaus schädlich wirken, so schädlich, daß man allgemein zur Anschauung gekommen ist, daß sie direkt auf die Ganglienzellen einwirken können (Lewandowsky). Es spricht vieles dafür, daß nicht nur die Gefäße, sondern auch die Zellen des Nervensystems von der Cerebrospinalflüssigkeit umspült werden.

Literatur. *Die wichtigste älteste Literatur findet man bei* ***Eckhardt,*** *Physiologie des Rückenmarks, in Hermanns, Handbuch der Physiologie, Bd.* 2, *Teil 2; die spätere bis 1905 bei* ***Tschermak*** *in Nagels Handbuch der Physiologie, Bd.* 4, *Braunschweig 1905, ferner bei* ***Schäfer,*** *Handbook of Physiologie, London 1909. — Späteres bis 1912: Physiologisches Centralblatt oder Folia neurobiologica. — Sehr große Zusammenstellungen bringt* ***Bechterew,*** *Funktionen der Nervenzentren, 3 Bde., Jena 1908. — Die klinische Literatur ist sehr ausführlich gegeben bei* ***v. Monakow,*** *Hirnpathologie, 2. Aufl., Wien 1905, und* ***Lewandowsky,*** *Handbuch der Neurologie, Berlin 1911. — Anatomie:* ***Edinger,*** *Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere, 2 Bde., Leipzig 1908, 1911.*

L. Edinger.

Gehörsinn.

1. Vergleichendes. 2. Physiologie des Gehörs: a) Die Schallzuleitung. b) Die Gehörempfindungen. c) Theorien über die Nervenendstätte. d) Die durch das Gehör vermittelten räumlichen Wahrnehmungen. 3. Die „statischen" Funktionen des inneren Ohres.

1. Vergleichendes. Da für einige Fragen der Physiologie des menschlichen Gehörs die vergleichende Betrachtung wertvoll ist, versuchen wir zunächst abzugrenzen, was beim Tier unter Gehörsinn zu verstehen ist. Wenden wir auch beim Tier die uns geläufige subjektive Betrachtungsweise an, so stoßen wir sofort auf die Schwierigkeit, über die Empfindungsqualitäten eines Tieres und ihre Beziehungen zu den unseren nur auf Grund von Analogieschlüssen urteilen zu können, die um so unsicherer werden, je weiter wir uns in der Tierreihe vom Menschen entfernen. Was wir mit Sicherheit als Folge der einwirkenden Energie der Schallwellen feststellen können, sind immer nur Bewegungsäußerungen des Tieres oder Veränderungen der Erregbarkeit der Zentralteile oder elektrische Aeußerungen des Tätigkeitszustandes derselben. Wir werden deshalb von Gehörsinn bei Tieren sprechen, wenn wir nachweisen, daß die als Schall benannten Schwingungszustände des umgebenden Mittels (Luft oder Wasser) bei dem Tier eine der angedeuteten Wirkungen hervorrufen, und wenn diese an besonders da-

für ausgebildete Sinnesorgane gebunden sind. Auch werden wir noch die Forderung aufstellen müssen, daß die Schwingungsweite der Teilchen des umgebenden Mittels von derjenigen Größenordnung ist, auf welche unser Gehörorgan eingestellt ist, daß also gröbere Erschütterungen und Stoßwirkungen ausgeschlossen sind.

Lebensäußerungen bei Einwirkung von Schallwellen hat man in neuerer Zeit schon bei sehr tiefstehenden Tieren gefunden, so bei Ringelwürmern, bei denen keine besonders differenzierten Aufnahmeorgane bekannt sind (Winterstein). Merkwürdigerweise fehlt dagegen bei höher stehenden Wirbellosen, die ein wohlausgebildetes, mit Nervenendstellen versehenes „Hörbläschen" besitzen, beispielsweise den Cephalopoden, die Hörfähigkeit völlig (v. Uexküll). Durch eine sehr große Anzahl untereinander übereinstimmender Beobachtungen ist man überhaupt zu der Ansicht gekommen, daß die sogenannten Hörbläschen, Otocysten, der Wirbellosen gar nicht dem Gehörsinn dienen. Entfernt man nämlich diese meist leicht erreichbaren Organe, so tritt die sehr eigentümliche Erscheinung auf, daß die normale Einordnung des Tieres oder von Teilen (Gliedmaßen) desselben im Raum verändert ist, Störungen, die gemeinhin als Gleichgewichtsstörungen bezeichnet werden. Dementsprechend werden die Otocysten der Wirbellosen als Gleichgewichtsorgane, als Statocysten, angesprochen.

Werden z. B. (nach Fröhlich, Muskens) einem Cephalopoden die fraglichen Sinnesbläschen entfernt, so treten bei der Ortsbewegung starke Störungen auf; bei doppelseitigem Eingriff schwimmt das Tier auf der Seite oder dem Rücken, rollt nach der einen oder anderen Seite um die Längsachse, oder dreht sich um quere Achsen, während im unversehrten Zustand beim Schwimmen eine mehr oder weniger unveränderliche Lage im Raum eingenommen wird. Weitere Veränderungen sind an den Augen wahrzunehmen, welche nach dem Eingriff die kompensatorischen Bewegungen vermissen lassen, durch welche im unversehrten Zustand eine annähernd konstante Lage der Augen zu den Gegenständen des Raumes aufrecht erhalten wird.

Waren die vorstehenden Ergebnisse an Cephalopoden als Beispiel für die Art der Störung nach Verlust der sogenannten Hörbläschen niederer Tiere herausgegriffen, so geben die Versuche von Kreidl an Krebsen (Palaemon) ein anschauliches Bild von der Art und Weise, in der sich das statische Organ betätigt. Da es Kreidl gelang, den Krebs gewissermaßen zu zwingen, ein kleines Eisenstückchen als „Hörstein" in das Bläschen aufzunehmen, konnte er durch die Einwirkung eines kleinen Elektromagneten Verschiebungen dieses Eisenteilchens gegen die Sinneszellen hervorbringen, durch die in der Tat genau diejenigen Ausgleichsbewegungen des Körpers im ganzen und der Augen für sich bedingt wurden, die erfolgen, wenn der gewöhnliche Bläschenstein durch Veränderung der Körperstellung unter der Wirkung der Schwerkraft verschoben wird, wie die Theorie annimmt.

Hiermit seien nur einige Beispiele für das Verhalten der niederen Tiere nach Ausschaltung oder künstlicher Reizung der sogenannten Otocysten gegeben, die sicher erweisen, daß diese Sinnesorgane in erster Linie mit der Erhaltung der normalen Beziehungen des Körpers und seiner Teile zum Raum betraut sind. Es ist aber nicht ganz zutreffend, diese Organe als Gleichgewichtsorgane schlechtweg zu bezeichnen, denn ganz Entsprechendes leistet bei anderen Wirbellosen, z. B. den Insekten, der Gesichtssinn, worüber besonders Rádl eingehende Untersuchungen angestellt hat, und bei manchen Krebsen treten nach Entfernung der Otocysten die Störungen in vollem Umfange erst ein, wenn zugleich die Benutzung der Augen durch Entfernung oder Zukleben ausgeschlossen ist.

Schreiten wir weiter zu den Wirbeltieren fort, so ist hier zunächst die Untersuchung des Gehörsinns der Fische von besonderem Interesse, denen bekanntlich diejenige Nervenendigung im Innenohr fehlt, die bei den höheren Tieren Papilla basilaris genannt wird und welche der „Schnecke" entspricht. Nun hat man gerade auf die Schnecke das Gehör der Säugetiere und des Menschen bezogen und es ist deshalb von Wichtigkeit, das Gehör besonders bei denjenigen niederen Wirbeltieren zu untersuchen, denen die Papilla basilaris noch völlig fehlt, bei den Fischen.

Es erscheint von vornherein etwas auffällig, den Fischen und überhaupt den Wassertieren Hörvermögen zuschreiben zu wollen, da ja die Schallwellen infolge Reflexion an der Oberfläche so wenig in das Wasser eindringen und da im Wasser selbst nur wenig Schallquellen sich befinden. Besonders Edinger hat betont, daß unsere Schallquellen Reize darstellen, die für den Fisch bedeutungslos sind, für die er keine „Assoziationen" besitzt, weil sie in seiner gewöhnlichen Lebensumgebung keine Rolle spielen. Wie häufig im Wasser selbst Schallwellen entstehen, wissen wir nicht genügend; doch sind einige Fische bekannt, welche Geräusche hervorbringen. Bis die Wirkung dieser „adäquaten" Schallreize auf Fische näher untersucht ist, wird es immerhin von Interesse sein, unsere gewöhnlichen Schallquellen zu benutzen.

Ueber die Schallwirkungen auf Fische gehen nun die Angaben noch auseinander. Auch bei Vermeidung gröberer Stoßwellen haben einige Untersucher Antwortbewegungen auf Schall gefunden, die nach Durchschneiden des Nervus acusticus aufgehoben waren (Parker). Auf ganz anderem Wege trat Piper an die Frage der Bedeutung des Ohrlabyrinthes der Fische heran. Er konnte bei Einwirkung stoßfreier Schallwellen vom Ohrlabyrinth des Hechtkopfes Aktionsströme ableiten, die ja stets auf einen Erregungsvorgang hinweisen. Ist auch hiermit der Anschauung eine starke Stütze gegeben, daß auch außer der Schnecke das

Ohrlabyrinth dem Gehörsinn dient, so liegen doch andererseits gewichtige Befunde vor, die dazu führen, diesen Teilen zum mindesten außerdem eine ganz andere Bedeutung zuzuschreiben, so daß die Frage nach dem Hören der Fische doch noch nicht als endgültig befriedigend gelöst bezeichnet werden kann. Man muß vor allem erwarten, daß sich im biologischen Versuch am unversehrten Fisch — und zwar nicht nur bei einzelnen Formen — mit adäquaten Reizen Schallwirkungen erzielen lassen, die die Ausbildung eines so verwickelt gebauten Organes begreiflich erscheinen lassen.

2. Physiologie des Gehörs. Die Aufgabe der physiologischen Untersuchung ist es, die Leistungen unseres Gehörs im einzelnen zu beschreiben und aus dem Bau des gesamten Gehörapparates zu erklären. Die Grundlage hierfür ist das geniale Werk von Helmholtz „Die Lehre von den Tonempfindungen", welches für alle Zeiten einen Markstein im Gebiet der physiologischen Akustik bilden wird. Wir werden hier zweckmäßig zunächst die Leistungen des schallleitenden Apparates besprechen, derjenigen Teile, welche die Schallschwingungen den Nervenendstellen zu übermitteln haben. Sodann sind die Leistungen des Gehörs gewissermaßen von der subjektiven Seite her zu betrachten, die Tonempfindungen gegeneinander abzugrenzen, die Beziehungen der Art der einwirkenden Reize zur Art der ausgelösten Empfindungen zu ermitteln und es ist für diese Zusammenhänge eine theoretische Erklärung über die Funktionsweise der Teile des Innenohres zu geben. Weiter ist zu untersuchen, in welcher Weise wir durch Verwertung unserer Tonempfindungen zu der Vorstellung von Richtung und Entfernung der Schallquelle kommen. Es wird sich bei der Verfolgung dieses Planes zeigen, daß allerdings in neuerer Zeit manches von Helmholtz' Feststellungen und Ansichten strittig geworden ist; da aber in den meisten Fragen heute trotz der vielen aufgewendeten Mühe ein abschließendes Urteil noch nicht möglich erscheint, ist es zum Zwecke der Uebersichtlichkeit geboten, die Lehren von Helmholtz in jedem Abschnitt voranzustellen, und anschließend das Hauptsächliche aus den neueren Untersuchungen anzuführen. Auf irgendwelche Vollständigkeit kann natürlich bei dem beschränkten Raum kein Anspruch gemacht werden.

2a) Die Schallzuleitung. Ueber die Natur derjenigen Einwirkungen, welche in uns die Empfindungen der Töne, Klänge und Geräusche vermitteln, ergibt die physikalische Betrachtung, daß es sich um Dichteänderungen in den schwingungsfähigen Medien handelt, also unter den gewöhnlichen Umständen unseres Hörens, in der Luft. Diese Dichteänderungen können in regelmäßiger oder unregelmäßiger Art erfolgen, und kommen im ersten Fall durch regelmäßige periodische Schwingungen der Luftteilchen zustande, die als longitudinale, in der Richtung der Schallausbreitung erfolgende, bezeichnet werden.

Als Aufgabe des schalleitenden Apparates wird wesentlich die angesehen, die Energie der Schwingung auf das innere Ohr zu übertragen. Betrachten wir zunächst die Bedeutung des äußeren Ohres (Ohrmuschel und Gehörgang). Der Gehörgang dürfte im allgemeinen nur als Schutzeinrichtung aufzufassen sein, mit der Verlagerung des Trommelfells gegen das Kopfinnere hin zusammenhängend. Der Ohrmuschel hingegen kommt bei vielen Tieren zweifellos eine große Bedeutung für den Hörakt zu; freilich weniger in den Fällen, wo das Ohr, wie bei manchen Hunderassen, in die entartete Form des Hängeohres übergegangen ist, sondern in der aufrichtbaren und lebhaft beweglichen ursprünglichen Form. Indem die Schallwellen je nach der Stellung der Oeffnung der Ohrmuschel bald geschwächt, bald verstärkt in den Gehörgang gelangen, ist das Tier in der Lage, etwas über die Richtung der Schallquelle zu erfahren.

Diese Benutzung des Ohres ist uns aus dem Verhalten der Pferde und Hunde genügend bekannt. Die Ohrbewegungen werden bei plötzlichem Eintreten des Schalles reflektorisch ausgelöst, und dieser Reflex ist z. B. am Meerschweinchen vielfach zum genaueren Studium des Hörvermögens benutzt worden. Die menschliche Ohrmuschel leistet allerdings in dieser Hinsicht viel weniger; sie ist aber für die Richtungswahrnehmung, wie wir sehen werden, doch nicht ohne Belang. Die Beweglichkeit der menschlichen Ohrmuschel ist bis auf unerhebliche Reste erloschen. Interessant ist aber, daß bei manchen Personen auf unvermutet eintreffenden Schall noch eine reflektorische Bewegung ausgelöst wird, die ein physiologisches Rudiment, eine Andeutung der Stammesgeschichte, darstellt. Man hat darauf hingewiesen, daß auch beim Tier der Ohrmuschel keine wesentliche Bedeutung für die Schallreflexion zukommen könne, da diese nur vorhanden ist, wenn die Dimensionen des Ohres groß sind im Vergleich zu den Wellenlängen. Dürfte danach wohl für die Bedeutung der gewaltigen Ohrmuschel des Elefanten kein Zweifel bestehen, so ist allerdings etwa für die kleine Ohrmuschel einer Maus die Sache fraglicher. Experimentelle Untersuchungen über die Leistungen der tierischen Ohrmuschel stehen noch aus. Man muß aber einstweilen berücksichtigen, daß bei kleinen Tieren die biologisch wichtigen Schalle im allgemeinen auch sehr hoch liegen. Denn das Gehör dient wohl nicht in letzter Linie dazu, die Stimme der Artgenossen zu hören; und die Tierstimme pflegt im allgemeinen um so höher zu liegen, je kleiner das Tier ist. Auch sind in den Geräuschen, die die Anwesenheit des Feindes verraten, Tonbestandteile sehr hoher Lage enthalten, für deren Wahrnehmung die

kleine Ohrmuschel gewiß nicht ohne Bedeutung sein wird, auch wenn sie für gleichzeitige tiefere Bestandteile keinen Nutzen hat.

Wir wenden uns zu den Teilen des Mittelohres. Bei Auftreffen der Schallwellen auf das Trommelfell gerät diese Membran in Mitschwingung (Resonanz).

Man versteht unter Resonanz die Erscheinung, daß ein schwingungsfähiger Körper, eine Saite, Membran, Stimmgabel, oder auch ein durch feste Wände abgegrenzter kleiner Luftraum, in Mitschwingung gerät, wenn ihn die von einer anderen Schallquelle ausgehende Schwingung trifft. Am einfachsten ist diese Erscheinung an zwei Stimmgabeln zu zeigen, die auf Resonanzkästen stehen. Sind die Gabeln nur wenig gegeneinander verstimmt, so tritt die Erscheinung des Mitschwingens der einen Gabel bei Anschlagen der anderen um so schwächer ein, je mehr die Eigenschwingungen der beiden Gabeln auseinanderliegen. Dieser Einfluß der gegenseitigen Abstimmung bei der Resonanz ist um so geringer, je stärker die Dämpfung (Schwingungsabnahme durch Reibung) des mitschwingenden Körpers ist. Bei starker Dämpfung wird die Stärke der erzwungenen Schwingungen für alle Tonhöhen gleich.

Es ist eine Eigentümlichkeit sowohl künstlicher Membranen, als auch des Trommelfells, auf Schwingungen von sehr verschiedener Frequenz in Mitschwingung zu geraten. Hierfür könnte beim Trommelfell nach Fick vielleicht in Betracht kommen, daß durch Einlagerung des Hammerstiels die einzelnen Fasern verschiedene Länge und Spannung haben. Begünstigend für die Wiedergabe von Schwingungen verschiedener Frequenz würde nach dem Gesagten auch eine starke Dämpfung der Trommelfellbewegungen wirken, die in der Verbindung mit der Knöchelkette und dem Labyrinth begründet ist. Auch kann wegen der Kleinheit der Membran ihr Eigenton sehr hoch liegen und dadurch sein Einfluß fortfallen.

Um die Teile des inneren Ohres in Mitschwingung zu versetzen, bedarf es nach Helmholtz nur geringer Exkursionen, aber verhältnismäßig starker Drucke. Liegt schon in der noch nicht erwähnten Radiärkrümmung des Trommelfells, deren Hohlseite nach der Paukenhöhle hin gerichtet ist, nach Helmholtz eine Einrichtung, die hierzu dienlich ist, so ist das in vermehrtem Maße in der eigentümlichen Anordnung der Knöchelkette der Fall. Diese ist nach Helmholtz als ein Hebelsystem aufzufassen, das sich um die durch das vordere und hintere Band dargestellte Achse dreht, wobei das obere schlaffe Band die Bewegungen nicht weiter behindert. Das Hebelsystem kann in seiner Gesamtheit als einarmig betrachtet werden, die Kraft greift an der Spitze des Hammerstiels, die Last am Amboßstiel (Steigbügel) an. Da die Last näher am Drehpunkt angreift, wie die Kraft, tritt ein Gewinn von Kraft unter Einbuße von Bewegungsumfang auf. Die Kraftvermehrung ist etwa eine $1\frac{1}{2}$fache.

Die Schwingungsweise des Trommelfells und der Knöchelkette ist vielfach experimentell am Präparat studiert und auch aufgezeichnet worden. Sehr anschaulich ist das Verfahren von Nagel und Samojloff, das Mittelohr als Gaskammer zu benutzen, sodaß durch die Trommelfellbewegung eine kleine Flamme, in einem Drehspiegel betrachtet, Schallkurven erkennen läßt. In neuerer Zeit ist es Köhler gelungen, vom normalen menschlichen Trommelfell bei Anwendung mäßig starker Töne Klangkurven photographisch herzustellen.

Gelegentlich kann das Trommelfell von starken Einwirkungen getroffen werden, die den Apparat des inneren Ohres zerstören könnten. Hiergegen sind verschiedene Schutzeinrichtungen vorhanden. So ist das Trommelfell leicht zerreißlich, wodurch z. B. bei lautem Knall das Labyrinth geschützt werden kann. In dem Fall, daß durch plötzliche Druckverminderung im Gehörgang Gefahr besteht, den Steigbügel aus dem Vorhoffenster nach dem Vorhof hin herauszureißen, tritt nach Helmholtz eine besondere Schutzeinrichtung in Tätigkeit. Es ist nämlich das Gelenk zwischen Hammer und Amboß ein Sperrgelenk, d. h. ein solches, das bei Einwärtsbewegung des Hammerstiels den Amboß zwangläufig mitnimmt, während bei Auswärtsbewegung stärkeren Grades nur der Hammer sich bewegt, der Amboß aber zurückgelassen wird.

Gegen diese Auffassung sind neuerdings starke Bedenken erhoben worden, die sich hauptsächlich auf eine vergleichende Untersuchung bei Tieren stützt. Bei diesen ist, nach Beyer und Frey, der Hammer mit dem Amboß vielfach starr knöchern oder knorpelig verbunden, und auch beim Menschen entspricht nach Frey die Lage der Drehachse zu den Sperrzähnen nicht den Helmholtzschen Angaben. Nach Beyer würde bei Tieren der ganze Apparat des Mittelohres, den er vergleichend-anatomisch genauer untersuchte, in vielen Punkten den Helmholtzschen Vorstellungen nicht entsprechen.

Bei den ins einzelne gehenden Vorstellungen über die Wirkung der Knöchelkette ist natürlich angenommen, daß sie, wenn nicht ausschließlich, so doch ganz vorwiegend die Schallschwingung auf das innere Ohr überträgt. Ueber die außerdem bestehende Möglichkeit, daß die Schallübertragung ohne Beteiligung der Knöchelkette erfolgt, entscheiden am besten die vielfachen Beobachtungen über das Hörvermögen des Menschen nach Entfernung der Knöchelkette, die gelegentlich notwendig ist. Nach Bezold ist danach stets das Hörvermögen für tiefe Töne defekt, wofür auch Tierversuche sprechen, in denen bei Einwirkung von Schallen, welche Schädi-

gungen in der Schnecke hervorrufen, die Entfernung des Amboß schützend wirkt, besonders tiefen Tönen gegenüber (v. Eicken, Hoessli); aber auch an der Uebertragung höherer Töne größerer Stärke sind dabei die Gehörknöchel beteiligt. Auch die Folgen der am Menschen vorkommenden knöchernen Verbindung der Steigbügelplatte mit dem Vorhoffensterrahmen, wobei nach Bezold das Hörvermögen für die ganze untere Hälfte der Tonskala erloschen ist, scheint für eine wesentliche Beteiligung der Knöchelkette zu sprechen. Für hohe Töne dürfte hingegen die Schalleitung nicht an die Knöchelkette gebunden sein, sondern direkt durch den Knochen oder indirekt durch die Luft der Paukenhöhle das Labyrinth erreichen.

Vielfach ist die Frage erörtert worden, ob die Schwingung der Knöchelkette eine molekulare oder Massenschwingung sei. Nach Helmholtz befindet sich Anfang und Endpunkt der Kette stets in gleicher Bewegungsphase, da die Teile sehr klein sind im Vergleich zur Wellenlänge. Dies Verhalten trifft für jede Exkursionsgröße zu, und wird zweckmäßig als Massenschwingung bezeichnet (über die Amplitude der Schwingung ist damit natürlich nichts ausgesagt).

Ueber die Bedeutung der Muskeln des Binnenohres ist eine große Reihe von Experimenten ausgeführt worden. Daß eine Anspannung des Tensor tympani das Trommelfell stärker spannt, ist sicher, und es fragt sich nur, welche Bedeutung dies für die Schalleitung haben wird. Daß sich der Muskel bei Einwirkung von Schall reflektorisch d. h. durch Vermittelung des Zentralnervensystems zusammenzieht, ist durch mannigfache Tierversuche erwiesen (Hensen). Ueber den Einfluß dieser Anspannung auf das Gehör könnten zunächst solche Personen Aufschlüsse geben, welche den Tensor willkürlich zu kontrahieren vermögen. Dabei hört man einen ziemlich lauten brummenden, in der Stärke etwas stoßweise wechselnden Ton, den sogenannten Muskelton, der nicht etwa durch Mitbewegung anderer Muskeln zustande kommt. Gleichzeitig entsteht ein eigentümliches Druckgefühl im Ohr. Daraus, daß man nun derlei etwa bei Anhören von Musik oder sonst im täglichen Leben nicht bemerkt, könnte man vermuten, daß reflektorische Tensorkontraktionen unter gewöhnlichen Umständen nicht vorkommen. Köhler aber konnte mit seiner Methode der Trommelfellbeobachtung mittels photographischer Aufschrift finden, daß bei Einwirkung von Tönen Lageänderungen des Trommelfells erfolgen, die auf gleichmäßige tetanische Anspannung des Tensor hinweisen; sie bleiben offenbar weit unter der Stärke der willkürlichen Anspannungen und nehmen mit wachsender Tonintensität zu. Dadurch ist sehr unwahrscheinlich geworden, daß in dem Binnenmuskel eine Akkommodationsvorrichtung zu suchen ist, wie besonders Hensen vertritt. Es liegt wohl, wie schon Joh. Müller annahm, ein schalldämpfender Apparat vor. Dementsprechend findet man bei willkürlicher Tensorkontraktion die Empfindlichkeit für tiefe Töne herabgesetzt (Bezold). Der Musculus stapedius wird vielfach als Antagonist des Tensors angesehen; bei Schallreiz zieht sich der Muskel reflektorisch zusammen und zwar gleichzeitig mit dem Tensor (Kato). Es dürfte in beiden Muskeln eine einheitlich wirkende dämpfende Vorrichtung zu sehen sein.

Zu dem Mittelohr gehört schließlich noch die Ohrtrompete (Tube), deren Bedeutung im allgemeinen im Druckausgleich bei starken Druckschwankungen zu suchen ist. Die Tube ist gewöhnlich geschlossen. Bewegen wir uns z. B. in einer Bergbahn oder im Ballon schnell zu Luftschichten geringeren Drucks, so wird in der Paukenhöhle ein Ueberdruck gegen die Außenluft herrschen, dem zunächst der Tubenverschluß standhält. Dadurch kommen eigentümliche Empfindungen und Verminderung der Hörschärfe zu stande. Führt man jetzt eine Schluckbewegung aus, so sind die Störungen sofort verschwunden, weil die Tube sich durch Muskelzug öffnete und ein Druckausgleich erfolgen konnte. Entsprechendes findet bei schnellem Abstieg in die Schichten höheren Luftdruckes statt. Ein dauerndes Offenstehen der Tube mit Luftgehalt würde für das Hörvermögen nachteilig sein, da dann dem Trommelfell die Schallschwingung von beiden Seiten übermittelt würde, was zu einer Abschwächung seiner Schwingung führt.

Bisher ist nur der gewöhnliche Weg der Schallzuleitung berücksichtigt worden, bei dem die Schallquelle sich in der Luft befindet. Demgegenüber steht die Zuleitung durch den Kopfknochen. Bei dieser wird die Tonquelle, etwa der Stiel einer Stimmgabel, unmittelbar dem Schädelknochen aufgesetzt. Setzt man sich die Stimmgabel seitlich auf den Schädel, so scheint auffallenderweise die Tonquelle auf der Seite des gegenüberliegenden Ohres zu liegen, was auf den durch die Dichte des Knochens bedingten Besonderheiten der Schalleitung beruht. An der Uebertragung der Schwingung vom Knochen auf das Ohr ist möglicherweise auch wieder die Knöchelkette beteiligt.

2b) Die Gehörempfindungen. Wir wechseln nunmehr gewissermaßen den Standpunkt und stellen zunächst die Mannigfaltigkeit der Empfindungen dar, die von Schallwellen der verschiedensten Art ausgelöst werden, und untersuchen, von welcher Beschaffenheit der äußeren Einwirkung es abhängt, ob die eine oder andere Empfindung ausgelöst wird. Auch hier folgen wir zunächst der Führung von Helmholtz' grundlegendem Werk.

Man teilt die Gehörempfindungen in Klangempfindungen und Geräuschempfindungen ein. Die ersteren zeichnen sich den letzteren gegenüber durch eine gewisse Regelmäßigkeit des Ablaufes aus. Während die letzteren zweifellos für Tier und Mensch biologisch eine große Bedeutung haben, sind erstere vorwiegend das Feld der höchsten

Leistungen unseres Gehörorgans in der Musik. Aus verschiedenen Gründen ist es zweckmäßig, die Untersuchung der Klangempfindung voranzustellen; aus ihr ergeben sich die wichtigsten theoretischen Schlüsse über die Leistungen des Gehörorgans und es ist nicht unwahrscheinlich, daß sich die Geräuschempfindungen auf die Klangempfindungen zurückführen lassen. Es werden im folgenden die einzelnen Klangempfindungen für sich, ihr Nebeneinanderbestehen und die Theorien der Gehörleistungen, d. h. die Vorstellung, die man sich über die Vorgänge im inneren Ohr gebildet hat, abgehandelt; dann werden die Grenzen der Leistungen des Gehörs in verschiedener Richtung untersucht.

Die Klangempfindung, die wir erhalten, wenn die Schwingung irgendeines in der Musik gebräuchlichen Instrumentes unserem Ohr zugeleitet wird, ist in dreierlei Richtung näher zu kennzeichnen. Wir schreiben ihr eine bestimmte Stärke, Höhe und Klangfarbe zu. Es ist zu untersuchen, von welchen Eigentümlichkeiten der einwirkenden Schallwelle eine Veränderung der Klangempfindungen abhängt. Die Stärke (Intensität) der Empfindung ändert sich mit der Schwingungsweite der Luftteilchen, welche die „lebendige Kraft" der Schwingung bedingt. Weiter kommt noch eine besondere Eigentümlichkeit des Ohres in Betracht, für Klänge verschiedener Höhe mit verschiedener Empfindlichkeit ausgestattet zu sein, worauf in anderem Zusammenhang noch zurückzukommen ist.

Die Höhe der Klangempfindung ist physikalisch durch die Anzahl der Schwingungen oder, was auf das gleiche hinauskommt, durch die Wellenlänge bedingt. Je höher die Schwingungszahl, desto größere Höhe schreiben wir der ausgelösten Empfindung zu. Ordnen wir die Klänge ihrer Höhe nach, so erhalten wir die „Tonskala", in welcher die Abstände als Intervalle bezeichnet werden. In ihr sind bestimmte Stufen durch größte Aehnlichkeit ausgezeichnet, die Oktavenintervalle, welche die Tonskala in Gruppen einteilen. Die Oktaven werden als Kontraoktave (C_1 bis H_1), große Oktave (C bis H), kleine Oktave (c bis h), und von da an als ein-, zwei-, drei- usw. gestrichene Oktave (c' bis h', c'' bis h'' usw.) bezeichnet. Seit altersher werden ferner in der Tonskala weitere Stufen unterschieden, Quinte, Quarte, Terz usw., die sich in ihren Schwingungszahlen wie die Zahlen 2 : 3, 3 : 4, 4 : 5 verhalten, während der Oktave das Zahlverhältnis 1 : 2 zukommt. Um die Tonhöhe eindeutig zu bezeichnen, wird für a' die Schwingungszahl 440 („deutscher Kammerton") oder meist 435 („Pariser Kammerton") festgelegt.

Als weitere Eigentümlichkeit der Klangempfindung wurde die Klangfarbe bezeichnet. Geben wir auf zwei Instrumenten Töne gleicher Höhe an, d. h. rufen wir mit ihnen Schwingungen übereinstimmender Frequenz hervor, so werden durch beide ähnliche, aber doch deutlich unterscheidbare Klangempfindungen erzielt, so daß wir das Instrument bloß an seinem Klang erkennen. Einem geübten Ohr gelingt derart sogar die Unterscheidung zweier Instrumente gleicher Art, wie zweier Geigen. Ja auch auf ein und demselben Instrument können verschiedene Klangfarben desselben Klanges erzielt werden, je nachdem ob wir mit dem Bogen näher oder ferner zum Steg streichen, die eine oder andere Saite zur Tonherstellung wählen, um beim Beispiel des Streichinstrumentes zu bleiben. Die Klangfarbenunterschiede werden mit den Namen weich, voll, leer, näselnd u. a. belegt. Ihre physikalische Grundlage ist von Helmholtz erkannt worden. Hatten wir bisher nur die Schwingungsweite und Schwingungsanzahl in der Sekunde betrachtet, so ist hier einiges über die Form der Schwingung nachzutragen. Im einfachsten Fall läßt sich der Weg, den das Luftteilchen bei der Schwingung um seine Ruhelage zurücklegt, als Pendelschwingung bezeichnen, bei der der Abstand von der Ruhelage einem Sinus proportional ist (Sinusschwingung). Jede andere noch so verwickelte Form einer periodischen Wellenbewegung läßt sich nach Fourier mathematisch in eine Summe einfacher Sinusschwingungen zerlegen, bei denen die Amplituden in der mannigfachsten Weise verschieden sein können und die Schwingungszahlen in ganzzahligem Verhältnis stehen. Helmholtz zeigte nun, daß die Klangfarbenempfindung darauf beruht, daß das Ohr die für gewöhnlich sich nicht aufdrängende Fähigkeit besitzt, den Klang im Sinne der Fourierschen Analyse zu zerlegen, aus ihm einzelne Bestandteile herauszuhören, die Obertöne. Jeder Oberton entspricht dabei einer einzelnen sinusförmigen Teilschwingung der Fourierschen Analyse. Die Klangfarbe beruht danach auf der Zahl und Stärke der heraushörbaren Obertöne. Als Tonempfindung wird zum Unterschied von der Klangempfindung diejenige bezeichnet, aus der keine Obertöne trennbar sind, die also durch eine einfache Sinusschwingung ausgelöst wird. Dieser Fall kommt aber bei den Schallquellen so gut wie gar nicht vor, und kann nur durch besondere Verfahren (Obertonauslöschung durch Interferenz u. a.) hergestellt werden.

Zur Erleichterung des Heraushörens der Obertöne hat Helmholtz mehrere Verfahren angegeben, von denen hier nur das der Resonatoren seiner großen theoretischen Bedeutung wegen angeführt werden kann; einem geübten musikalischen Ohr ist es aber auch ohne weitere Hilfs-

mittel möglich, Klänge mit nicht zu schwachen Obertönen zu zerlegen. Die Resonatorenmethode beruht auf dem schon kurz berührten Resonanzprinzip, nach dem ein Lufthohlraum auf diejenigen Schwingungen anspricht, die seiner Abstimmung entsprechen. Wirkt also ein obertonhaltiger Klang auf einen solchen Luftraum, dem Helmholtz z. B. Kugelgestalt verlieh, so verstärkt dieser die Schwingung des ihm entsprechenden Obertons; wir können ihn laut hören, wenn wir den „Resonator" (die Hohlkugel) an das Ohr halten. Die Resonatorschwingung läßt sich auch objektiv nach der Methode der Königschen Flamme darstellen, indem man den Resonator mit einer Gaskapsel verbindet, die eine kleine Flamme speist. Sie gerät in Bewegung, sobald die Luft des Resonatorraumes in Schwingung versetzt wird, und diese Bewegung kann durch einen Drehspiegel verdeutlicht werden.

Es ist die Aufgabe einer mehr physikalischen Untersuchung, die Schwingungsart, die in Kurvenform dargestellt wird, für die verschiedensten Ton- oder besser Klangquellen zu ermitteln. Hier können nur einige wenige Ergebnisse mitgeteilt werden. Die große Mannigfaltigkeit der durch Saiteninstrumente erzielbaren Schwingungsformen wurde schon hervorgehoben; hohe Obertöne überwiegen um so mehr, je spitzer die Deformation der Saite ist (z. B. Zupfen mit dem Fingernagel anstatt mit der Fingerbeere). Ferner ist das Saitenmaterial und vor allem der Resonanzkasten, in dem das Geheimnis des Instrumentklanges steckt, von Einfluß. Weniger obertonreich ist der Klang der Lippenpfeifen, die wieder verschieden klingen, je nachdem sie offen oder gedeckt sind. Auch bei den Zungen ist das Ansatzrohr von großem Einfluß.

Hier wäre weiter der Klang der menschlichen Stimme zu erwähnen, der nach dem Prinzip einer mit Ansatzrohr versehenen Zungenpfeife hervorgebracht wird. Bei dem beschränkten hier zur Verfügung stehenden Raum kann nur in aller Kürze das wesentlichste hervorgehoben werden. Der Kehlkopf des Menschen ist als membranöse Zungenpfeife zu betrachten, bei dem das Ansatzrohr, die Schlund-, Mund- und Nasenhöhle, nicht auf die Tonhöhe (wie bei Zungenpfeifen von sehr leichtem Material, z. B. der Klarinette), sondern nur auf die Klangfarbe verändernd einwirkt, und bei dem noch die besondere Eigentümlichkeit vorliegt, daß die Form eines Teiles des Ansatzrohres, die Mundhöhle, veränderlich ist; hierdurch können reiche Abstufungen der Klangfarbe erzielt werden. Je nach der Größe des Kehlkopfes kommen hohe und tiefe Stimmlagen zustande und auch an einem und demselben Kehlkopf sind zwei verschiedene Arten der Stimmbandschwingung möglich, durch welche die „Register" hervorgebracht werden (Brust- und Fistel- oder Kopfstimme). Durch Untersuchung mit dem Kehlkopfspiegel ließ sich die Stellung und Schwingungsart der Stimmbänder bei den Registern näher ermitteln. Die Stimmklänge, die hier zu berücksichtigen sind, sind die Vokale, deren jeder innerhalb gewisser Grenzen auf jede beliebige Tonhöhe gesungen werden kann, die also Klangfarbenunterschiede darstellen. Ueber das Zustandekommen des Vokalklanges suchten Donders und Helmholtz durch Feststellung der Eigentöne der auf die einzelnen Vokalstellungen gebrachten Mundhöhle Aufschluß zu erhalten. Hierauf gründete Helmholtz seine Annahme, daß die Mundhöhle aus dem obertonreichen Stimmklang den Oberton verstärkt, der mit dem Eigenton der Mundhöhle, der ihr bei der jeweiligen Stellung gerade zukommt, übereinstimmt, oder wenigstens ihm sehr nahe liegt. Während nach Helmholtz bei den musikalischen Instrumenten die Verstärkung eines oder mehrerer Obertöne von bestimmter Ordnungszahl, also von bestimmtem relativem Abstand vom jeweiligen Grundton, maßgebend ist („relatives Moment"), ist bei den Vokalklängen die Höhe des verstärkten Obertons von dem jeweiligen Stimmton unabhängig, also in der absoluten Höhe festgelegt („absolutes Moment"). Die neueren Theorien über den Vokalklang gehen von der genauen Analyse der Kurven aus, durch welche sich die beim Stimmklang erfolgenden Luftschwingungen darstellen lassen. Hatte schon Hensen einen sehr fein schreibenden „Sprachzeichner" erfunden, so benutzte Hermann den Phonographen, der durch Einführung der Wachswalze eine so erhebliche Verbesserung erhalten hatte. Die in das Wachs eingegrabene Kurve konnte bei stark verlangsamtem eine Schleuderung ausschließendem Gang photographisch festgelegt und rechnerisch ausgewertet werden. Der große Vorzug dieser Methode liegt darin, daß die durch Hineinsingen in den Phonographen erhaltene Kurve jederzeit durch Abhören darauf untersucht werden kann, ob die Aufschrift in den Wachszylinder die bei dem Vokalklang entstehende Schwingung getreu wiedergibt; anderenfalls würde der gesungene Vokal bei dem Abhören nicht mehr erkenntlich sein. Die Ergebnisse Hermanns lauten dahin, daß allerdings dem Vokal ein von der gesungenen Tonhöhe unabhängiger Ton als Kennzeichen zukommt, daß er aber (nicht übereinstimmend mit der Helmholtzschen Auffassung) unharmonisch zum Grundton sein kann, und daß er mit jeder Periode des Stimmklanges neu einsetzt. Es wird also bei dem Erklingen eines Vokals der Mundton angeblasen, ähnlich, wie man an einer Flasche den Eigenton anblasen kann. Das Anblasen erfolgt aber nicht kontinuierlich, sondern periodisch, da

ja der Luftstrom durch das Aneinandervorbeischwingen der Stimmbänder rhythmisch unterbrochen wird. Den charakteristischen Ton des Vokals nennt Hermann den Formanten. Ein Vokalklang kann auch zwei Formanten besitzen. Sie liegen für U in der ein- bis zweigestrichenen Oktave und reichen bei J bis in die viergestrichene Oktave hinein.

Eine weitere Möglichkeit, zwischen dem absoluten und relativen Moment zu entscheiden, bieten Phonographenversuche, bei denen bei Abhören des Vokalklanges die Drehgeschwindigkeit der Walze verändert wird. Hierdurch verliert sich, wie Hermann überzeugend zeigte, der Vokalklang ganz, was nicht der Fall sein würde, wenn die Annahme der Verstärkung eines Obertons von bestimmter Ordnungszahl zutreffend wäre. Weitere Versuche zur Klärung der Vokalfrage betreffen die künstliche Nachahmung des Vokalklanges, die von Helmholtz begonnen und wiederum von Hermann in mannigfachster Weise in engem Anschluß an seine Vokaltheorie durchgeführt wurden. So gelang es ihm beispielsweise durch Anblasen eines Resonators mittels eines durch rotierende Sirenenscheibe unterbrochenen oder auch nur in seiner Stärke periodisch wechselnden Luftstromes vokalartige Klänge zu erzielen.

Sind die Vokale durch bestimmte festliegende Formanten ausgezeichnet, so muß beim Singen der Vokal unkenntlich werden, wenn die Stimmnote sich der Lage des Formanten nähert oder sie überschreitet. Bei Zutreffen des relativen Momentes würde hingegen ein hoher Stimmton keinen Vokalcharakter mehr annehmen können, wenn der verstärkte Oberton bestimmter Ordnungszahl über die obere Hörgrenze hinausfiele. Ueber diese Fragen stellte ebenfalls Hermann Untersuchungen an, welche die ersterwähnten Erwartungen wesentlich bestätigten. Für die Entscheidung zwischen der Verstärkungstheorie und Hermanns Auffassung ist noch von Bedeutung, daß man nach ersterer in einem tiefen Ton einer Baßstimme Obertöne bis fast zum 30. hinauf annehmen müßte, die aber kaum vorkommen dürften (Hermann).

Kehren wir damit zur Besprechung des Wesens der Klangfarbe zurück, so sehen wir sie begründet in der Zahl, Stärke und Höhe der im Klang enthaltenen Obertöne, oder der ihm zugefügten Formanten. In der Mannigfaltigkeit der Klangfarbe liegt der ästhetische Genuß der Orchestermusik begründet; schon ihr Fehlen allein läßt den Klavierauszug als farbloses Abbild erscheinen.

Bisher wurde die Klangwirkung für sich betrachtet. Bei Zusammenwirken zweier oder mehrerer Klänge treten Besonderheiten der Tonempfindung auf, die hier anzuschließen sind. Haben die beiden einwirkenden Schallwellenzüge gleiche Frequenz, so kann durch Interferenz eine Verstärkung oder Abschwächung der Empfindung eintreten, je nachdem sich die von beiden Tonquellen ausgehenden Anstöße für die schwingenden Teilchen addieren oder subtrahieren. Auch mit einer Tonquelle kann Interferenz erreicht werden, wenn man den Klang etwa durch einen Schlauch dem Ohr zuleitet, der sich eine Strecke weit in zwei verschieden lange Schläuche gabelt, so daß die Wellenzüge an der Vereinigungsstelle mit gleicher oder verschiedener Phase (Schwingungsrichtung des Luftteilchens) ankommen.

Wirken zwei Klänge verschiedener Höhe gleichzeitig, so tritt eine Störung in dem gleichmäßigen Ablauf der Empfindungen ein, es erscheinen Schwebungen, wenn die Höhe der beiden Klänge nicht zu weit auseinander liegt. Den Schwebungsempfindungen liegt ein durch Interferenz bedingtes periodisches An- und Abschwellen der Tonstärke zugrunde; die Anzahl der Schwebungen entspricht genau der Differenz der Schwingungszahlen der Primärtöne. Bei bestimmtem Tonintervall ändert sich also die Schwebungszahl mit der Oktavenlage, in welcher das Intervall ertönt. Schwebungen geringer Frequenz geben keinen unangenehmen Eindruck, bei höherer Frequenz erhält der Klang etwas Rauhes. Für den Grad der Rauhigkeit sind aber nicht nur die Grundtonschwebungen, sondern auch die der Obertöne maßgebend. Die Obertöne können unter sich oder mit einem Grundton Schwebung geben, wenn dieser einem Oberton benachbart liegt. Auf diesen Beziehungen baute Helmholtz weiter seine Theorie der Konsonanz und Dissonanz auf, indem er zeigte, daß das früher angegebene Zahlenverhältnis konsonanter Intervalle mit den Obertönen zusammenhängt; diese geben nur bei denjenigen Intervallen Schwebungen, welche als Dissonanz empfunden werden. Danach würde die Konsonanzempfindung bei obertonarmen Klängen, soweit bei diesen nicht die noch zu besprechenden Kombinationstöne mitwirken, weniger scharf sein müssen, was nach Helmholtz auch der Fall ist. Jedoch hat gerade dieser Punkt starken Widerspruch erfahren. Stumpf findet auch bei obertonfreien Tönen die Unterscheidung von Konsonanz und Dissonanz; nach ihm ist die Konsonanz in der „Tonverschmelzung“ begründet, in der „Annäherung des Zweiklanges an den Einklang“, die für die einzelnen Intervalle verschieden ist. Bei Unmusikalischen kommt die Verschmelzung darin zum Ausdruck, daß zwei Töne bei konsonantem Intervall für einen einzigen gehalten werden, und zwar in abnehmender Häufigkeit bei Oktave, Quinte, Quarte usw.

Bei Zusammenwirken zweier Klänge treten weiter die Empfindungen der Kombinationstöne auf. Sie stehen in gesetzmäßiger Beziehung zur Höhe der Primärtöne. Sind

deren Schwingungszahlen m und n, so hört man Töne von den Schwingungszahlen m + n und m — n, woraus sich die Benennung der Töne als Summations- und als Differenzton ohne weiteres ergibt. Ebenso wie die Grundtöne eines Klanges können auch seine Obertöne zu Kombinationstönen Anlaß geben. Die von Helmholtz entdeckten Summationstöne lassen sich besonders gut an seiner Doppelsirene hören und am Harmonium, während die Differenztöne beispielsweise auch an Stimmgabeln leicht hörbar sind.

Die Theorie dieser Töne hat vor allem die Frage zu lösen, ob es sich bloß um subjektive, durch Eigentümlichkeiten des Sinnesorgans bedingte Erscheinungen handelt, oder ob schon in der Schwingung der Luft, oder wenigstens der Knöchelkette, eine den Tönen entsprechende Teilschwingung objektiv vertreten ist. Für den Differenzton vertrat man die Herleitung aus Schwebungen, die bei immer größerer Frequenz dem Ton nicht mehr den Eindruck der Rauhigkeit verleihen, sondern zu einer gesonderten Tonempfindung verschmelzen. Hiergegen spricht aber, daß man Schwebungen und Differenzton gleichzeitig hören kann. Eine mathematische Behandlung der Probleme der Kombinationstöne ist von Helmholtz und neuerdings besonders von Hermann gegeben worden, welch letzterer die Helmholtzsche Herleitung nicht mit der Tatsache in Einklang findet, daß Kombinationstöne auch bei sehr schwachen Primärtönen auftreten, welcher aber auch zur Ansicht gelangt, daß die fraglichen Töne objektiver Natur sind.

Anhangsweise sei hier erwähnt, daß weitere Töne gehört werden, wenn man einen Primärton periodisch unterbricht oder in seiner Stärke variieren läßt (Unterbrechungs- und Variationston). Werden die Unterbrechungen mit Phasenwechsel vorgenommen, so entstehen nach Hermann die Phasenwechseltöne.

Wurde bisher die Tonempfindung in ihren Beziehungen zu den einwirkenden Schallwellen verschiedenster Art untersucht, so fanden wir ein sehr weitgehendes Unterscheidungsvermögen des Ohres für die einwirkenden Reize, indem sogleich eine veränderte Empfindung auftritt, wenn an der Form des Reizes eine kleine Aenderung, z. B. in Zahl und Stärke der Teilschwingungen, erfolgt. Wir gehen nunmehr zur näheren Untersuchung der Grenzen der Leistungsfähigkeit des Ohres über und stellen fest, welchen Mindestgrad von Unterschied zwei Reize haben müssen, wenn das Ohr uns noch zwei verschiedene Empfindungen ermöglichen soll.

Eine Gruppe von hierhergehörenden Leistungen unseres Gehörapparates können wir als Unterschiedsempfindlichkeit zusammenfassen. Wir fragen etwa, welchen Wellenlängenunterschied müssen zwei Schallquellen geben, damit das Ohr die Töne noch unterscheiden kann, oder wieweit muß die Form gleichlanger Wellenzüge unterschieden sein, damit noch Klangfarbenunterschiede gehört werden. Wenn wir uns bemühen, den Ton eines alten Streichinstrumentes ohne Vorwissen von dem eines neuen zu unterscheiden, so ist uns dabei durch das Unterscheidungsvermögen für Klangfarben eine Grenze gesetzt, die individuell verschieden liegt und von der Uebung abhängt, sowie davon, ob wir frisch oder ermüdet an diese Aufgabe herantreten. Zahlenmäßige Angaben lassen sich nicht geben und wären ohne genaue Aufschrift und Analyse der Klangkurven nicht möglich. Die ersterwähnte Beziehung hingegen, die Unterscheidungsfähigkeit für Schallwellen verschiedener Frequenz, ist leichter zu untersuchen. Bei dieser Feststellung der Unterschiedsempfindlichkeit für Tonhöhen müssen wir den Fall des gleichzeitigen Erklingens der beiden Töne von dem des Nacheinandererklingens unterscheiden. Im ersteren Fall weisen zwar die Schwebungen auf die Klangkombination hin, es ist aber bis zu einem Schwingungsunterschied von etwa 10 bis 20 Schwingungen noch eine einheitliche Klangempfindung vorhanden, wenn die beiden Klänge dem mittleren Bereich der Skala entnommen werden. Im oberen Bereich der musikalisch verwendeten Töne kann der Unterschied der Schwingungszahlen bis zu 800 gehen, ohne daß die Einheitlichkeit der Tonempfindung aufhört (Schaefer und Guttmann). Bei Nacheinanderklingen der Töne ist in erster Linie maßgebend, ob wir es mit einer musikalischen oder unmusikalischen Person zu tun haben. Bei letzteren kann nach den interessanten Befunden von Stumpf das Höhenurteil sogar bis zum Intervall der Quinte falsch sein. Bei einem musikalischen Gehörorgan ist die eben wahrnehmbare Schwingungsdifferenz in mittleren Höhenlagen ziemlich konstant, die Unterscheidung der nacheinander klingenden Töne von den Schwingungszahlen 1000 und 1000,5 kann annähernd als eine Höchstleistung bezeichnet werden.

Weiter kann sich die Unterscheidung auf den zeitlichen Abstand zweier schnell wechselnder Töne beziehen, auf die „Trillerfrequenz“. Für die Möglichkeit, einen schnellen aber noch „klaren“ Triller mit den Fingern etwa auf dem Klavier auszuführen, setzt nicht nur unser Bewegungsapparat, vor allem wohl die motorische Hirnrinde, eine bestimmte Grenze, sondern auch unser Gehörorgan; und zwar auch in dem Falle, daß der Triller in noch so großer technischer Vollkommenheit rein mechanisch hervorgebracht wird. Es ist eben dem Gehör eine Grenze gesetzt, bis zu welcher es Triller, oder überhaupt schnelle Tonfolgen (Läufe), getrennt auffassen kann. Für das Eintreten der Verschmelzung ist erstens maßgebend, daß zum Zustandekommen einer Tonempfindung

stets eine gewisse Anzahl von Tonschwingungen nötig ist, mindestens zwei (s. unten). Bei hohen Tönen tritt hingegen eine Verschmelzung schon bei Tönen auf, bei denen das Minimum der Tondauer überschritten ist. Nach Abraham und Schaefer ist die Grenze der nötigen Tondauer bei etwa 0,03 Sek. gelegen und unabhängig von der Tonhöhe. Dies erklärt sich wahrscheinlich aus dem Abklingen der Tonempfindung.

Wird die Zeit des Abklingens der Tonempfindung so ermittelt, daß man die Zeitdauer bestimmt, während der ein Ton unterbrochen werden kann, ohne daß die Unterbrechung bemerkt wird, so erhält man für tiefe Töne längere, für hohe kürzere Zeiten (z. B. $^1/_{25}$ Sek. für C, $^1/_{130}$ Sek. für c^2). Dies würde erklären, warum die Triller und Läufe hoher Instrumente so viel leichter getrennt aufgefaßt werden können, wie die tiefen. Nach Abraham ist aber diese Methode der Bestimmung des Abklingens nicht einwandfrei, die Abklingzeit würde vielmehr von der Tonhöhe unabhängig sein, und die letztgenannte Beziehung zwischen Deutlichkeit des Trillers und Tonhöhe würde sich zum Teil rein physikalisch aus dem Abklingen der Instrumente und dem Dämpfungsgrad (z. B. beim Klavier) erklären.

Ebenfalls von großer musikalischer Bedeutung ist die Frage nach der Unterschiedsempfindlichkeit für Tonintensitäten oder Geräuschintensitäten. Die Unterscheidung zweier Schalle als verschieden stark ist im allgemeinen möglich, wenn ihre Intensitäten physikalisch sich wie 4 : 3 verhalten.

Eine weitere Aufgabe der Tonunterscheidung bezieht sich auf Intervalle. Welchen Leistungsgrad besitzt das Ohr, wenn die Aufgabe gestellt wird, zwei nacheinander klingende Töne auf ein bestimmtes Intervall, etwa eine Quinte, einzustellen, oder zu beurteilen, ob das Intervall zweier nacheinander klingender Töne das gewünschte ist? Interessante Fragen schließen sich daran insofern an, als ja auf den einzelnen Musikinstrumenten die Intervalle ein wenig verschieden sind; der Geiger stimmt nach dem reinen Intervall der Quinte, während das Klavier „temperiert" gestimmt ist. Bei dem „Unreinspielen" etwa einer Melodie urteilt der musikalische Zuhörer auf Grund des hier in Rede stehenden Unterscheidungsvermögens. Wie weit aber bei dem „reinen" Intonieren von Intervallschritten in Melodien die einfachen Zahlenverhältnisse eingehalten werden oder aus tieferen ästhetischen Gründen Abweichungen vorkommen, wäre eingehender Untersuchung des Spiels und Gesangs großer Künstler wert.

Hier reiht sich am besten die Besprechung einer Eigentümlichkeit an, der auch eine gewisse Unterscheidungsfähigkeit zugrunde liegt, des „absoluten Gehöres". Als „relatives Gehör" bezeichnen wir die Fähigkeit, ein etwa auf dem Klavier angeschlagenes Intervall sofort richtig zu benennen, was natürlich nur möglich ist, wenn sich beim Erlernen musikalischer Fertigkeiten feste Assoziationen zwischen dem gehörten Intervall und seiner Benennung als Quinte oder Quarte gebildet haben. Als „absolutes Gehör" bezeichnen wir die Fähigkeit, einen ohne vorhergehende Bezeichnung frei erklingenden Ton sofort mit seinem in der Musik gebräuchlichen Namen etwa als c, e oder gis zu benennen oder für eine gegebene Tonbenennung sofort durch Singen den zugehörigen Ton angeben zu können. Das setzt wiederum eine bestimmte erlernte Assoziation zwischen dem Ton und seiner Benennung voraus. Das Urteil der Benennung eines Tones ist nach v. Kries nicht unabhängig von der Klangfarbe, indem es bei Klavier und Streichinstrumenten meist viel sicherer erfolgt, als bei etwa der Flöte oder der menschlichen Stimme. Die Fähigkeit des absoluten Gehörs kann nicht erlernt werden und ist auch nicht ohne weiteres als ein Ausdruck einer hohen Stufe musikalischer Gehörbetähigung anzusehen. Auch kann das absolute Gehör nicht in der Weise auf das relative zurückgeführt werden, daß etwa ein unbewußter Vergleich mit einem in der Erinnerung festgehaltenen Ton bekannter Benennung ausgeführt wird, denn dann wäre die Abhängigkeit von der Klangfarbe nicht verständlich (v. Kries). Der Besitz des absoluten Gehörs kann gelegentlich bei der Musikausübung sogar ein Hindernis bedeuten, wenn beispielsweise frei transponiert werden, oder auf einem Streichinstrument in zu hoher oder zu tiefer Stimmung gespielt werden muß. Die Abweichung des gehörten und mittels des absoluten Gehöres sofort mit einer bestimmten Benennung assoziierten Tones von dem Notenzeichen und der Fingerstellung, mit welchen beiden wieder eine bestimmte andere Tonbezeichnung fest assoziiert ist, führt zu sehr störender Erschwerung. Nur insofern kann durch das absolute Gehör ein größerer Reichtum der musikalischen Empfindung gewährt werden, als mit ihm das Gefühl für einen annähernd bestimmten Charakter der einzelnen Tonarten zusammenhängen dürfte, soweit nicht auch ein fein entwickeltes Klangfarbengefühl daran beteiligt ist. Auch gibt die Zurückführung von Modulationen in die Haupttonart dem Besitzer des absoluten Gehörs ein stärkeres Gefühl für den geschlossenen musikalischen Aufbau, wie demjenigen, der des absoluten Gehörs ermangelt (Stumpf).

Wir können die Leistungsfähigkeit des Gehörs noch in verschiedenen Richtungen weiter verfolgen. Wurde im allgemeinen durch Schallwellen verschiedener Frequenz auch eine jeweils verschiedene Empfindung hervorgerufen, so gilt diese Feststellung nur innerhalb gewisser unterer und oberer Grenzen. Der zu musikalischen Zwecken benutzte Schwingungsbereich umfaßt etwa den Bereich zwischen 30 und 5000 Schwingungen. Gehen wir höher, so ändert sich zunächst die Höhe der Tonempfindung nicht mehr mit steigender Frequenz und bei einer von der Tonstärke abhängenden Frequenz, die auf etwa 17000 bis 20000 an-

gegeben werden kann, ist die obere Hörgrenze erreicht. Die vielfach verwendete Galtonpfeife, mit der man zu höheren Zahlen kam, dürfte nach neueren Untersuchungen dem Monochord unterlegen sein und zu Täuschungen geführt haben. Die untere Hörgrenze ist ebenfalls nicht leicht zu bestimmen, da man sich nur schwer vor Täuschungen durch Obertöne schützen kann. Man kann die untere Grenze zu 15 bis 20 Schwingungen angeben, und findet hier gleicherweise wieder einen Einfluß der Schallstärke.

Eine weitere Grenze kann bezüglich der Tondauer aufgesucht werden, oder, was auf das gleiche hinauskommt, bezüglich der Zahl der zur Tonerkennung nötigen Schwingungen. Das Ergebnis hängt von der musikalischen Uebung, von der Klangfarbe und der Klangstärke ab. Im günstigsten Falle fanden Abraham und Schaefer nur zwei Schwingungen nötig, eine Tatsache, die für die Theorie der Geräuschempfindung bedeutsam ist. Bei Einwirkung von mehr wie zwei Schwingungen nimmt nicht nur der Ton an Erkennbarkeit, sondern auch die Empfindung an Stärke zu.

Schließlich kann nach der Grenze der Leistungsfähigkeit gefragt werden, wenn die einwirkenden Schallwellen nur geringe Intensität besitzen. Wir bestimmen in der Sinnesphysiologie die Empfindlichkeit nach der Stärke des Schwellenreizes, und setzen die erstere dem letzteren umgekehrt proportional. Unter Schwellenwert verstehen wir die Stärke desjenigen Reizes, der eben noch oder eben nicht mehr empfunden wird. Während die Lösung der Aufgabe im Gebiet des Gesichtssinnes sich recht befriedigend durchführen läßt, ist bei der Prüfung des Gehörs die Schwierigkeit nachteilig, die sich der genauen Bestimmung der Schallintensität entgegenstellt. So kommt es, daß die Ergebnisse noch nicht in allen Punkten übereinstimmen, obwohl es an sachkundigen Untersuchern nicht gefehlt hat (Zwaardemaker und Quix, M. Wien u. a.). Im ganzen kann man sagen, daß die Empfindlichkeit in einem mittleren Bereich der Tonskala einen ziemlich konstanten Wert besitzt, um von da nach oben und nach unten stark abzusinken.

Auch diese Befunde sind in musikalischer Beziehung von Interesse, da sie wiederum gewissermaßen eine Benachteiligung der tiefliegenden Instrumente bedeuten. Wäre die Empfindlichkeit unseres Ohres, am Schwellenwerte gemessen, über den ganzen Bereich der Tonskala völlig gleich, so würde die Gewalt der Tonschwingungen der Bässe und tiefen Blasinstrumente unserer Orchester ganz unerträglich sein, während bei den tatsächlich bestehenden Verhältnissen die Nachteile durch die richtige Auswahl der Instrumentanzahl ausgeglichen werden. Ferner werden die Obertöne aus tiefen Klängen verhältnismäßig zu stark herausgehört werden, was wiederum einen gewissen Nachteil für die tiefen Instrumente bedeutet.

Hieran anschließend seien die praktischen Hörprüfungen kurz berührt, bei denen es vorwiegend auf die Feststellung der Empfindungsschwelle ankommt. Entgegen den althergebrachten Hörprüfungen etwa mit dem Ticken der Taschenuhr bezwecken neuere Bestrebungen, den Hörprüfungen quantitative Genauigkeit zu verleihen. Zur Feststellung der Tonstärke benutzt man eine sinnreiche Meßmethode für die Amplitude ausklingender Stimmgabeln, oder den Fall von Stahlkugeln auf eine Unterlage, wobei sich leicht die Schallstärke zahlenmäßig angeben läßt. Auf dem ersten Prinzip beruht die Hörprüfungsmethode von Quix, auf dem letzteren die von Zoth, um nur etwas aus der Menge des vorliegenden Stoffes herauszugreifen.

Wir hatten die Schallempfindung in Ton- bezw. Klangempfindung und Geräuschempfindung getrennt und hätten nun über die letztere noch einiges hinzuzufügen. Ueber die physikalische Natur derjenigen Veränderungen im äußeren Mittel, welche zur Geräuschempfindung führen, läßt sich nur angeben, daß die Schwingungen nicht regelmäßig periodisch, sondern mehr oder weniger mannigfach wechselnd erfolgen. Eine ganz scharfe Trennung ist weder physikalisch noch auch besonders physiologisch durchzuführen. Töne können von Geräuschen begleitet sein, oder man kann ausgesprochenen Geräuschen eine gewisse Tonhöhe zuschreiben. Denkt man sich eine unregelmäßige Schwingung zerlegt in eine stete Folge von zwei Anstößen von bestimmtem Abstand, und genügen andererseits, wie wir sahen, unter Umständen schon zwei Anstöße für eine Tonempfindung, so geht der Zusammenhang deutlich hervor; bohrt man auf eine Sirenenscheibe einen Kranz von Löchern ständig wechselnden Abstandes, so entsteht beim Anblasen ein geräuschartiger Eindruck. Auch wirkt nach Helmholtz' Angabe, der allerdings nicht ohne weiteres zugestimmt werden kann, das gleichzeitige Angeben vieler Töne, z. B. durch Herunterdrücken der Klaviertasten, wie ein Geräusch.

Der Geräuschempfindung schließt sich die Knallempfindung an, die besonders von Hensen näher untersucht worden ist, wie hier nicht näher ausgeführt werden kann. Unter den Sprachlauten sind die Konsonanten zum Teil den Geräuschen zuzurechnen, soweit sie nicht als „Halbvokale" den Vokalen sehr nahe stehen. Die geräuschartigen Konsonanten kommen zustande entweder durch plötzliche Sprengung eines Verschlusses im Stimmansatzrohr, oder

durch Luftreibung in einem Engpaß, der mit Hilfe der Lippen, der Zunge oder auch des Kehlkopfes hergestellt wird. Die Kurven der Konsonanten sind in neuerer Zeit wie die der Vokale von Hermann u. A. untersucht worden.

2c) Theorien über die Nervenendstätte. Es ist die weitere Aufgabe, die zuerst von Helmholtz in großzügiger Weise bearbeitet wurde, festzustellen, in welchen Eigenschaften im Sinnesapparate die im vorigen ermittelten Gesetzmäßigkeiten der Gehörempfindungen begründet sind. Es ist nun im allgemeinen nicht möglich, die durch die Reize im Sinnesapparat des Ohres ausgelösten Veränderungen direkt festzustellen, etwa wie wir an einem herausgeschnittenen Auge die Lichtwirkung auf den Netzhautsehpurpur direkt wahrnehmen können. Wir müssen vielmehr zu der indirekten theoretischen Erschließung der Veränderung aus dem feineren Bau der Teile unsere Zuflucht nehmen. Es ist deshalb hier eine Besprechung des feineren Baues der Nervenendstellen im Innenohr voranzustellen. Wir beginnen wiederum mit der Darlegung der durch Helmholtz aufgestellten Theorie, die von der Annahme ausgeht, daß beim Menschen lediglich oder doch ganz vorwiegend die Schnecke mit ihrer Papilla basilaris, dem Cortischen Organ, die Gehörempfindungen vermittelt.

Das Cortische Organ stellt eine Differenzierung der einfachen Zellenlage des Schneckenganges an seiner Anlagerungsstelle auf der Basilarmembran dar. Diese aus Radiärfasern bestehende Membran nimmt von der Basis zur Spitze der Schnecke an Breite zu, etwa von 0,04 auf 0,5 mm. Die Anzahl der Fasern wird zwischen 13 400 und 24 000 angegeben (Hensen, Retzius). Das im übrigen platte Epithel des Schneckenkanals ist über dieser Membran zylindrisch und differenziert sich in Stütz- und Sinnes- (oder Haar-)Zellen. Das ganze Polster wird von der Deckmembran bedeckt, welche mit ihrer Unterfläche die Spitzen der Haarzellen berührt. Die aus der Schneckenspindel und der knöchernen Spiralmembran austretenden Nervenfasern laufen zu den Haarzellen.

Die Helmholtzsche Theorie geht nun von den Gesetzen des Mitschwingens (Resonanz) aus, und nimmt an, daß das Ohr eine Klangzusammensetzung ebenso zerlegt, wie dies durch die besprochenen Resonatoren geschieht. Das Cortische Organ enthält nach dieser Ansicht eine große Reihe von verschieden abgestimmten „Resonatoren", die mit getrennten Nervenfasern verbunden sind, und deren Eigentöne gleichmäßig über die ganze Tonskala verteilt sind. Diese Resonatoren sieht Helmholtz in den Fasern der Basilarmembran, welche sich wie schwingende Saiten verhalten werden, wenn die Längsspannung der Membran klein ist im Vergleich zur Querspannung. Infolge der verschiedenen Länge der Fasern ist ihre Abstimmung eine verschiedene; jede Faser wird durch einen bestimmten Ton maximal in Mitschwingung versetzt, während benachbarte Töne in schnell abnehmendem Grade einwirken.

Durch diese Theorie erklärt sich zunächst in einfacher Weise die Tatsache, daß das Ohr Klänge in Obertöne entsprechend der Fourierschen Analyse zerlegt; jede Teilschwingung, die in der Gesamtschwingung enthalten ist, versetzt den entsprechenden Resonator (Membranfaser) in Mitschwingung, wodurch eine entsprechende Tonempfindung (Heraushören des Obertons) zustande kommt. Weiter erklärt sich einfach das große Unterscheidungsvermögen des Ohres für Tonhöhen aus der sehr großen Anzahl von Membranfasern; zwei Schwingungen werden dann unterschieden werden können, wenn das Maximum des Mitschwingens in der Membran bei beiden verschieden liegt. Weniger unmittelbar ergibt sich die Erklärung der Schwebungsempfindung, denn die Schwebungskurve sollte eigentlich auch nur in die Teilschwingungen zerlegt werden. Es wurde aber schon bemerkt, daß die Abstimmung einer Faser auf eine bestimmte Schwingungsfrequenz nur eine relativ genaue ist; benachbarte Frequenzen lassen den Resonator auch mitschwingen, jedoch in geringerer Stärke. Liegen zwei Töne so nahe, daß sie ein und denselben Resonator in Mitschwingung versetzen, so wird dieser ebenfalls in der Schwebungskurve schwingen müssen, und so zur Schwebungsempfindung Anlaß geben. Die Kombinationstöne können durch die bisher gemachten Annahmen noch nicht erklärt werden. Die Herleitung der Differenztöne aus Schwebungen, die allerdings auch den tatsächlichen Beobachtungen widerspricht, ist mit der Helmholtzschen Theorie unvereinbar. Nach Helmholtz sind aber die Kombinationstöne zwar nicht als pendelförmige Teilstücke in der Luftschwingung enthalten, entstehen aber durch die Schwingung des Trommelfells und der Knöchelkette als objektive Bestandteile der dem Labyrinth zugeleiteten Schwingung.

Als Bestätigungen der Helmholtzschen Theorie lassen sich Beobachtungen der Ohrenärzte anführen. In Fällen von nicht ganz vollständiger Taubheit fanden sie sogenannte Gehörinseln, d. h. Erhaltensein des Hörvermögens für nur eine kleine Strecke der Tonskala, während bei den sogenannten Gehörlücken umgekehrt die Taubheit sich nur auf einen eng begrenzten Bereich der Tonskala erstreckt. Umfassende Untersuchungen hierüber hat besonders Bezold angestellt, nachdem er die Untersuchungsmethoden durch seine Stimmgabelreihe bereichert hatte.

Sehr interessant sind auch im Zusammenhang mit der Helmholtzschen Theorie eigentümliche pathologische Fälle von Verstimmung beider Ohren gegeneinander, derart, daß ein und dieselbe Schwingungsfrequenz auf beiden Ohren in verschiedener Tonhöhe gehört wird (Stumpf).

Man führt dies auf einseitige Aenderung der Spannung der Fasern im Corti-Organ des einen Ohres zurück, wodurch ein Ton auf eine ursprünglich nicht auf ihn abgestimmte Faser wirkt. Es entsteht dann eben die der nunmehr erregten Faser zugehörige Empfindung.

Als wichtige Folgerung aus der Helmholtzschen Theorie ist die Unabhängigkeit der Klangfarbenempfindung von der Phase zu fordern, d. h. von den Verschiedenheiten der Gesamtschwingung, welche zustande kommen, wenn die Teilschwingungen sich, graphisch veranschaulicht, mit Verschiebung auf der Abszissenlinie zusammensetzen. Nachdem schon Helmholtz diese Frage untersucht hatte, führten neuerdings besonders die Versuche von Hermann am Phonographen zu einer vollen Bestätigung der Forderung der Theorie.

Auch die bisher noch nicht berührten Erscheinungen der Ermüdung des Ohres können als Bestätigungen der Helmholtzschen Theorie bezeichnet werden. Wirkt ein bestimmter Ton nicht auf die ganze Basilarmembran und das ganze Corti-Organ, sondern nur auf einen kleinen Bereich, und werden, wie die Theorie weiter annehmen muß, dadurch auch nur eine kleine Anzahl von Nervenfasern und Ganglienzellen des Cochlearis in Anspruch genommen, so wird eine Ermüdung des Ohres durch einen bestimmten Ton sich für andere Töne nicht geltend machen, wenn überhaupt die Ermüdung peripher begründet ist. Die Untersuchungsergebnisse sind in der Tat diesen Annahmen günstig. Zwar ist das Ohr im ganzen sehr wenig ermüdbar. Wirkt aber längere Zeit ein starker Ton auf das eine Ohr, und werden darauf beide Ohren von demselben Ton getroffen, so ist die scheinbare Lage der Schallquelle (worüber Näheres weiter unten folgt) im Sinne einer schwächeren Betätigung des ermüdeten Ohres verschoben (Urbantschitsch).

Im Zusammenhang damit stehen Tierexperimente, in denen längere Zeit hindurch Pfeifentöne oder Sirenentöne aus möglichst geringer Entfernung auf die Ohren einwirkten und später durch genaue histologische Untersuchung der Sitz der pathologischen Veränderung im Sinnesepithel der Schnecke untersucht wurde. Man fand dabei Läsionen nur in der Schnecke, nicht in den übrigen Nervenendstellen, und in der Tat war die Lage der Veränderung in den einzelnen Schneckenwindungen im Helmholtzschen Sinne von der Tonhöhe abhängig (Wittmaack, Yoshii, Hoeßli u. a.). Daß diese Befunde allerdings nicht unwidersprochen als glatte Bestätigungen der Helmholtzschen Theorie hingenommen wurden, werden wir weiter unten sehen.

Sehr schwerwiegend sind andererseits aber auch die sich in neuerer Zeit immer mehr häufenden Einwände gegen die Helmholtzsche Theorie, ja gegen die Grundvorstellung derselben, daß die Schnecke das periphere Organ der Gehörempfindung darstellt. Schon Lucae hatte die in der menschlichen Pathologie vorkommenden Fälle von Schneckennekrose mit nachfolgender Ausstoßung dieses Organteils im Sinne der Annahme verwertet, daß die übrigen Labyrinthteile sehr wesentlich am Hörakt beteiligt sind. Bezold sowie Kano hingegen geben an, daß Verlust der Schnecke beim Menschen ausnahmslos Taubheit des betreffenden Ohres bedingt. Die Ergebnisse vergleichend-physiologischer Betrachtung an Kaltblütern wurden schon in der Einleitung kurz mitgeteilt; hier wären noch die sehr merkwürdigen Befunde an Warmblütern zu berichten. Einen weitabweichenden Standpunkt nahm Ewald ein, der fand, daß bei Vögeln, und zwar Tauben, denen er das Ohrlabyrinth beiderseits entfernt hatte, durch Schall noch Reaktionen ausgelöst werden können, welches er auf eine direkte Wirkung der Schallschwingung auf den Hörnerven bezog.

Wurde dagegen eingewendet, daß der Nervus Cochlearis nach der Entfernung des Innenohres degeneriert, so ist dies zweifellos richtig, berücksichtigt aber nicht die Möglichkeit, daß der an der Degeneration nicht teilnehmende Vestibularteil des Nerven von Bedeutung ist. Bestehen auch die von Ewald beobachteten Tatsachen zu Recht, so scheint es sich doch mehr um ein „Fühlen" von Tönen zu handeln, ähnlich wie es zum Beispiel bei der Taubstummen Helen Keller als Ersatz des Gehörs so große Bedeutung erlangte.

An Säugetieren ergaben zwar frühere Untersuchungen eine Bestätigung der Zurückführung des Hörvermögens auf die Schneckenfunktion, ja man fand sogar bei Verletzung der verschiedenen Schneckenteile Hörstörungen, die mit den besonderen Annahmen der Helmholtzschen Theorie übereinstimmten (Baginsky). Auf Grund neuerer Untersuchungen bedürfen aber diese Ansichten einer kritischen Ueberprüfung.

In eingehenden Untersuchungen hat sich Kalischer mit dem Hörvermögen von Tieren, besonders des Hundes, beschäftigt, und dabei eine Methode angewendet, die einen wesentlichen Fortschritt bedeutet, die Dressurmethode. Es gelang Kalischer, Hunde so abzurichten, daß sie nach vorgehaltenem Fleisch nur dann schnappen, wenn zugleich auf einem Harmonium ein bestimmter Ton angegeben wird. Erklingt ein anderer Ton, oder gar keiner, so greift das Tier nicht zu. Es ergab sich zunächst, daß der Hund die erstaunliche Fähigkeit hat, die absolute Höhe eines Tones festzuhalten, daß er also ein „absolutes Gehör" besitzt. Diesen Tieren wurde nun auf der einen Seite das ganze Innenohr, auf der anderen nur die ganze Schnecke entfernt. Auch in diesem Falle, also bei alleinigem Erhaltenbleiben des einen Vestibularapparates, war die Dressur, wenn auch nicht in allen Leistungen, so doch in wesentlichen Teilen erhalten. Die gewöhnlichen Hörprüfungen hingegen wiesen erhebliche Störungen auf. War bei einem Hunde

auf der einen Seite das ganze Innenohr, auf der anderen die Schnecke bis auf ein kleines Stück der Spitze oder der Basis zerstört, so war in beiden Fällen die Tondressur sowohl auf tiefe, wie auf hohe Töne erhalten, wodurch die Helmholtzsche Annahme über die Beziehung bestimmter Schneckenteile zu bestimmten Abschnitten der Tonskala starken Widerspruch erfährt. Für die hohen Gehörleistungen des Hundes, der ausschließlich nur noch auf einen Vestibularapparat angewiesen ist, steht eine theoretische Erklärung aber noch völlig aus, und die Widersprüche gegen die Angaben von Bezold am Menschen sind noch völlig ungelöst. Man wird sich da natürlich nicht einfach bei der Annahme begnügen dürfen, daß beim Tiere eben die Dinge sich anders verhalten, wie beim Menschen; dafür ist die Uebereinstimmung des Baues des Innenohres bei Tier und Mensch doch zu weitgehend. Auch die von Marx mit anderen Hörprüfungsmethoden am Meerschweinchen über die Bedeutung der einzelnen Schneckenteile erhaltenen Ergebnisse stimmen mit Helmholtz' Annahme nicht überein. Auffällig bleibt demgegenüber, daß alle Untersucher bei Ueberreizung des Ohres eine Lage der Zerstörung in der Schnecke finden, die von der Tonhöhe abhängig eine untere, mittlere oder obere Gegend der Schnecke einnimmt, während die Befunde von Marx zur Annahme berechtigen würden, daß bei Einwirkung hoher Töne ebensogut Teile der Schneckenbasis wie der Schneckenspitze sollten geschädigt werden können. Auch spricht für die Bedeutung der Schnecke wiederum der Umstand, daß bei der übermäßigen Schallreizung des Ohres die Zerstörungen lediglich in der Schnecke angetroffen werden, nicht in den übrigen Nervenendstellen.

So wertvoll die Ergebnisse der Tierexperimente schon heute sind, so dürften sie doch noch nicht genügen, eine weitere Besprechung der Berechtigung der Helmholtzschen Theorie über die Funktion der menschlichen Schnecke überflüssig erscheinen zu lassen. Wieweit wirklich auch am Menschen der Vestibularapparat am Hörakt beteiligt ist, muß die Zukunft lehren; und es wird dann auch der Versuch gemacht werden müssen, die Hörleistungen aus dem Bau der Endstätten des Vestibularnerven in ähnlich eingehender Weise zu erklären, als es von Helmholtz aus dem Schneckenbau geschah.

Stellen wir uns also einstweilen wiederum auf den durch Bezolds und Kanos Angaben berechtigten Standpunkt, daß tatsächlich in der Schnecke das periphere Organ des menschlichen Gehörsinns zu suchen ist, so können wir nunmehr die gegen die besondere Auffassung von Helmholtz gemachten Einwände weiter verfolgen. Ueber abweichende Auffassungen betreffs des Zustandekommens der Kombinationstöne wurde schon gesprochen. Auch spricht gegen die Helmholtzsche Erklärung, daß auch bei Kopfknochenleitung und bei Personen, denen Trommelfell und Knöchelkette fehlt, die Möglichkeit, Kombinationstöne zu hören, nicht aufgehoben ist. Ein tiefgreifender Einwand wurde neuerdings von Wien ausgeführt. Wenn die Helmholtzsche Theorie einerseits eine sehr geringe Dämpfung des Resonatorenapparates annehmen muß, um die genaue Abstimmung auf eine bestimmte Schwingungsfrequenz zu erklären, welche der hohen Unterschiedsempfindlichkeit zugrunde liegt, setzt im Gegensatz dazu die Unterscheidungsfähigkeit für schnellen Tonwechsel (Läufe, Triller) eine beträchtliche Dämpfung voraus. Ferner ist nach Wien bei Einwirkung starker Töne die erzwungene Mitschwingung aller Resonatoren stärker, wie diejenige, die jeder Resonator bei Erklingen seines zugehörigen Tones von Schwellenstärke erfährt; und doch wird das Mitschwingen aller Resonatoren bei dem starken Ton nicht empfunden.

Zur Behebung dieser Schwierigkeiten haben Bernoulli sowie Fischer besondere Vorstellungen über den Mechanismus der Mitschwingung im Innenohr entwickelt, die zum Teil auf der gegenseitigen Dämpfung sogenannter gekoppelter Systeme gestützt sind, zum Teil auf die Annahme, daß nur bei verschiedener Bewegungsgröße von Basilarmembran und Deckmembran ein Reiz zustande kommt. Es muß hier genügen, auf die Erklärungsversuche verwiesen zu haben.

Auch die Unterbrechungstöne ergeben zunächst eine Schwierigkeit für die Helmholtzsche Theorie, die deshalb durch Hermann entsprechend erweitert wurde („Zählzellentheorie“). Nach neueren Angaben sind übrigens auch die Intermittenztöne nicht bloß subjektive Phänomene, sondern objektiv durch Resonatoren verstärkbar, also schon in der Luftschwingung als Teilstücke vorhanden, wodurch sich die Schwierigkeit lösen würde. Weitere Schwierigkeiten entstehen aber aus den Hermannschen Feststellungen über die Vokalschwingung, bei deren Zerlegung nach Fourier der Grundton nur sehr schwach vorhanden sein kann, obwohl das Ohr vorzugsweise den Grundton hört.

Ob schließlich ein anderer gewichtiger Einwand gegen Helmholtz' Theorie, daß nämlich die so kurzen und zarten Membranfasern kaum so tief abgestimmt sein können, wie es die Theorie verlangt, befriedigend beseitigt werden kann, ist einstweilen noch nicht sichergestellt.

Von neueren Theorien der Gehörempfindung sei hier vor allem die Theorie von Ewald hervorgehoben, die kurz als Schallbildertheorie der Resonatorentheorie gegenübergestellt wird. Auch nach Ewalds Auffassung gerät die Grundmembran in Mitschwingung, jedoch bei jedem Ton nicht nur in ganz engbegrenztem Umfang, sondern es bilden sich an der Membran

stehende Wellen, derart, daß Schwingungsknoten und Schwingungsbäuche regelmäßig abwechseln und ihr Abstand von der Tonhöhe abhängt. Die Gesamtheit dieses Schwingungszustandes wird als Schallbild bezeichnet. Solche Wellen ließen sich an künstlichen Membranen, selbst wenn diese nur sehr geringe Dimensionen hatten, in der Tat nachweisen und sogar photographisch festhalten. Nach Ewalds Annahmen würden die Bereiche dieser Schallbilder auf der Grundmembran je nach der Tonhöhe etwas wechseln, so daß die Befunde bei Ueberreizung des Ohres, bei der die Lage der Läsion ja (wie oben geschildert) von der Tonhöhe abhängt, sich in Uebereinstimmung mit der Theorie bringen lassen würden. Ja nach Ewald ist sogar das Ergebnis von Yoshii u. a. durchaus keine Bestätigung der Helmholtzschen Annahme, da der Bereich der Läsion dafür viel zu groß ist. Allerdings gibt Hoeßli an, daß der Zerstörungsprozeß bei Einwirkung schädigender Töne nicht in der ganzen Breite der späteren Zerstörung beginnt, sondern an einer ganz engbegrenzten Stelle; nähere Untersuchungen hierüber an Tieren, verbunden mit möglichst genauen Feststellungen der Gehörlücken in einem möglichst frühen Stadium der Veränderung würden vielleicht Aufklärung geben können. Weitere Aufmerksamkeit ist auch den Fällen der menschlichen Pathologie zuzuwenden, welche nach Bryant zum Teil der Helmholtzschen Theorie nicht entsprechen, indem ausgedehnte pathologische Schneckenveränderungen nur geringe Hördefekte und umgekehrt bewirken.

Auf andere neuere Hörtheorien, die zum Teil die Helmholtzschen Vorstellungen ergänzen und ausführen, zum Teil einen abweichenden Standpunkt vertreten, kann nur noch verwiesen werden (vgl. Fischer, ter Kuile, M. Meyer, Shambaugh, Zwaardemaker).

2d) Die durch das Gehör vermittelten räumlichen Wahrnehmungen. Bisher wurden die Gehörempfindungen als solche betrachtet, ohne nach ihrer räumlichen Einordnung zu fragen, so wie wir auch die Gesichtsempfindungen ohne Rücksicht darauf zergliedern können, daß sie in bestimmter Weise räumlich eingeordnet werden, und uns die Vorstellung äußerer Gegenstände vermitteln. Steht diese Raumbeziehung bei den Leistungen des Gesichtes sehr im Vordergrund, so daß es dem naiven Bewußtsein nicht ohne weiteres leicht fällt, von ihr abzusehen, so ist im Gebiet des Gehörsinns die von räumlicher Beziehung losgelöste Empfindung viel selbständiger dem Bewußtsein gegeben, eine Tatsache, auf der gewiß die gewaltige Unmittelbarkeit der Musikwirkung in erster Linie beruht.

Der Ort, an dem uns ein Gegenstand erscheint, ist durch die Wahrnehmung der Richtung und der Entfernung gegeben. Wir untersuchen daher zunächst, welche Kenntnisse über die Richtung der Tonquelle uns das Gehör ermöglicht. Daß die Genauigkeit der Richtungswahrnehmung zu wünschen übrig läßt, lehren schon tägliche Erfahrungen; da die Sachlage aber infolge der Schallreflexionen an Häusern u. dgl. verwickelt liegt, kann genaueres über die Leistung unseres Gehörs nur durch besondere Versuche ermittelt werden. Bei diesen werden bekannte oder unbekannte Schallquellen in verschiedener Lage zum Kopf angebracht, worauf man ohne Mitwirkung anderer Hilfsmittel nur mit dem Gehör beurteilt, welches diese Lage ist. Wird die Schallquelle auf einem Horizontalkreis rings um den Kopf verschoben (Rechts-Links-Lokalisation), so treffen die Urteile am häufigsten das Richtige, wenn die Schallquelle genau der Stirn oder dem Hinterkopf gegenübersteht, also von beiden Ohren gleichweit entfernt ist. Am unvollkommensten ist die Beurteilung, wenn die Schallquelle in einem senkrechten, in der Symmetrieebene des Körpers (Sagittalebene) gelegenen Kreis bewegt wird, und die Ergebnisse werden noch weiter verschlechtert, wenn in diesem Fall die Ohrmuscheln durch Zukleben ausgeschaltet werden.

Entgegen älteren Theorien, welche die Richtungswahrnehmung als Funktion der Bogengänge wegen deren Einordnung in drei annähernd senkrecht zueinander stehende Ebenen auffassen wollte, kam man neuerdings zum Ergebnis, daß die doppelte Anordnung des Gehörorgans maßgebend ist; der Schall wird danach stets auf die Seite des stärker gereizten Ohres verlegt. Dafür sprechen auch die Tatsachen bei direkter Tonzuleitung in jeden Gehörgang mittels Telephon oder Gummischlauch. Dabei wird die Tonquelle ins Schädelinnere verlegt, und der scheinbare Ort wandert nach dem jeweils stärker gereizten Ohre hin. Bei der Mitwirkung der Ohrmuschel können Obertonauslöschungen und Richtungsbeurteilungen aus der Klangfarbenänderung beteiligt sein.

Weiter ist für die Verlegung der Schallquelle an eine bestimmte Stelle des Raumes die Entfernungswahrnehmung maßgebend. Bei bekannter Art und Stärke der Schallschwingung kann das Urteil auf der gehörten Tonstärke beruhen, sowie auf der Klangfarbe, welche infolge des Umstandes, daß bei zunehmender Ausbreitung der Schallwelle die höheren Obertöne eher ausgelöscht werden, von der Entfernung der Schallquelle abhängt. Durch Erfahrung gewinnen wir eine ungefähr zutreffende Beurteilung dieses Zusammenhanges. Bei unbekannter Klangfarbe, aber bekannter Intensität des Klanges kann die Entfernung

der Schallquelle natürlich nur nach der Intensität der Tonempfindung beurteilt werden; und wenn sowohl die Klangfarbe als auch die Intensität unbekannt sind, ist der Beobachter weitgehenden Täuschungen ausgesetzt. Daß diese Zusammenhänge auch in der Musik benutzt werden, darauf sei noch kurz hingewiesen; das Blasen eines Hornes hinter der Szene, die Aufstellung eines Chores hinter den Theaterkulissen vermehren durch Aenderung der Klangfarbe der Stimmen und Instrumente den Eindruck einer fernen, oder sich von uns entfernenden Schallquelle, der im übrigen natürlich auch durch die passende Abstufung der Tonstärke hervorgerufen wird.

3. Die „statischen" Funktionen des inneren Ohres. Wurde im vorigen die Gehörleistung des inneren Ohres in den Hauptzügen dargestellt, so liegt es nun noch im Plan des vorliegenden Abschnittes, eine andere Leistung des Ohrlabyrinthes zu skizzieren, und damit nochmals an das anzuknüpfen, was in der Einleitung über die sogenannten Gehörorgane niederer Tiere mitgeteilt wurde.

Der berühmte Experimentalphysiologe Flourens stellte vor nicht ganz einem Jahrhundert Versuche über die Bedeutung der einzelnen Teile des Innenohres der Taube an und führte dabei mit einer offenbar sehr vollkommenen Technik Durchschneidungen einzelner Bogengänge aus. War die Störung bei einseitig erfolgtem Eingriff nur gering, so traten dagegen lebhafte Horizontalbewegungen auf, wenn beispielsweise der äußere Kanal auf beiden Seiten durchschnitten wurde. Wurde ein freigelegter Kanal mit der Nadel berührt, so traten ebenfalls Kopfbewegungen in der Kanalebene ein. War es Flourens trotz der Klarheit seiner Experimente nicht gelungen, eine befriedigende theoretische Erklärung zu finden, so wurde ein wesentlicher Fortschritt durch Goltz gemacht, welcher am Ohrlabyrinth von Fröschen und Tauben experimentierte und die nach Organausschaltung auftretenden Erscheinungen als Störungen der Gleichgewichtserhaltung deutete. Er spricht die Bogengänge an als „Sinnesorgane für das Gleichgewicht des Kopfes und mittelbar des ganzen Körpers". Eine ins einzelne die anatomischen Strukturen des Organs berücksichtigende Theorie wurde von Mach und von Breuer begründet und ausgebildet.

Hiernach wird den Bogengängen nebst Ampullen eine andere Bedeutung zugeschrieben, wie den Otolithenorganen. Wird eine Drehbewegung des Kopfes ausgeführt, so bleibt die Endolymphe im Bogengang wegen der Massenträgheit etwas gegen die Wand des Bogengangs und der Ampulle zurück, erleidet also relativ zu diesen eine Verschiebung. Hierdurch wird die Nervenendigung in der Ampulle erregt und so die Empfindung der Drehbewegung vermittelt. Nach Anhalten der Kopfbewegung wird die Endolymphe in dem Kanal etwas weiter gleiten und veranlaßt so den Nachschwindel, welcher sich an die Drehung anschließen kann. Die Otolithenorgane hingegen werden als Organe zur Empfindung der geradlinigen Bewegung aufgefaßt und der Empfindung der Kopflage im Raum. Die Reizung der Nervenendstelle kommt so zustande, daß bei Veränderung der Kopfstellung sich Druck und Zug der spezifisch schwereren Otolithen an den Hörhaaren ändern.

Diese hier nur in den Grundzügen angedeutete Theorie wurde in der Folgezeit in Tierexperimenten und Beobachtungen von Fällen der menschlichen Pathologie eingehend weiter verfolgt und es sei versucht, aus dem reichen Material einiges Wichtige herauszugreifen. Die ausgeführten Tierexperimente bezwecken entweder eine Ausschaltung oder eine Reizung des Ohrlabyrinthes oder von Teilen desselben.

Bei Fischen findet man Rollungen um die Längsachse bei einseitigen, Rückenschwimmen abwechselnd mit Bauchschwimmen bei beiderseitigen Ausschaltungen. Sehr anschaulich sin die Störungen, die sich am Frosch besonders nach beiderseitiger Ohrexstirpation zeigen, und die Schrader mit Hilfe seiner vollkommenen Operationsmethode studierte. Die ins Wasser gebrachten Frösche schlagen förmliche Purzelbäume, schwimmen auf der Seite und gelegentlich auf dem Rücken; auch beim Sprung auf dem festen Boden überschlagen sie sich leicht. Am Vogel wurden die Störungen nach Labyrinthexstirpation in neuerer Zeit vor allem von Ewald untersucht; hervorzuheben sind die Kopfverdrehung nach einseitiger und eine abnorme Beweglichkeit des Kopfes nach doppelseitiger Operation. Zu diesen Bewegungsstörungen kommen weitere Ausfallerscheinungen an den sogenannten kompensatorischen Bewegungen, die für Wirbellose schon erwähnt wurden. Wird bei einer normalen Taube unter Ausschluß des Gesichtssinnes der Körper in gewöhnlicher Haltung in der Horizontalebene gedreht, so macht der Kopf, und unabhängig die Augen, zuckende Bewegungen, in der Art, daß für kurze Zeit der Kopf und die Augen die Passivbewegung des Körpers ausgleichen, dann aber ruckweise wieder in die gewöhnliche Stellung zum Körper zurückschnellen, ein Vorgang, der sich wiederholt, solange die Drehung anhält. Von diesen Bewegungen ist nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation nichts mehr nachzuweisen. Während ferner am normalen Tier beim Anhalten stärkerer Drehung starke Schwindelerscheinungen auftreten, sind diese nach dem operativen Eingriff ebenfalls nicht mehr auszulösen.

Die Reizversuche am Labyrinth sind in der mannigfachsten Weise ausgeführt worden. Mit mechanischer Reizung arbeitete Ewald in der Weise, daß er mit einem winzigen, hammerähnlichen Instrument den Bogengang zudrückte, um die normale Endolymphverschiebung nachzuahmen. Am Fisch konnte Kubo direkt Verschiebungen der großen Otolithen ausführen. Am Frosch wurde von Kuffler die elektrische

Reizung der Nervenästchen vorgenommen. Auch die Reizung des ganzen Labyrinthes mit dem konstanten Strom, die Anwendung von Wärme und Kälte wurden ausgeführt.

Bringen schon die auf alle Tierklassen sich erstreckenden Untersuchungen wichtige Beweise für die „statischen Funktionen" des Innenohres, so stimmen damit auch die Erfahrungen am Menschen überein.

Bei der sogenannten Menièreschen Krankheit kommt es zu plötzlich einsetzenden Schwindelanfällen mit Taubheit; die Patienten glauben gedreht zu werden, ihre Augen zeigen zuckende, „nystagmische" Bewegungen. Anatomisch finden sich Blutungen im inneren Ohr. Wichtig ist ferner das Verhalten der Taubstummen, d. h. von Personen, welche infolge angeborener oder frühzeitig erworbener Taubheit die Sprache nicht haben erlernen können. Diese Störung beruht in etwas mehr wie der Hälfte der Fälle auf einem Defekt des inneren Ohres. Ein Teil dieser Personen zeigt nun Störungen, die viele Aehnlichkeit mit den am Tier nach Ohrexstirpation gefundenen aufweisen, und bei deren Schilderung hier wieder von den Störungen des Hörvermögens abgesehen wird. Während das gewöhnliche Stehen und Gehen keine sehr auffallende Abweichungen zeigt, fand Kreidl bei den Taubstummen Unvermögen, bei geschlossenen Augen auf einem Bein zu stehen; James fand erhebliche Störungen beim Schwimmen, bei welchem Taubstumme jegliche Orientierung beim Untertauchen verlieren können. Bezeichnend ist ferner das Verhalten gegenüber passiver Drehung des Körpers. Während beim Normalen objektive und subjektive Erscheinungen von Drehschwindel auftreten, zeigte schon James, daß diese bei Taubstummen in einem großen Prozentsatz der Fälle fehlen, was durch Nachprüfungen Kreidls und Anderer bestätigt wurde.

So kann kein Zweifel daran bestehen, daß auch beim Menschen dem inneren Ohr Funktionen zuerteilt wurden, die zunächst als „nicht-akustisch" zu bezeichnen sind, und die mit der Orientierung im Raum zusammenhängen. Es ist hingegen nicht zweckmäßig, das Ohrlabyrinth als Organ der Gleichgewichtserhaltung schlechtweg zu bezeichnen; diese wird nur bei niederen Tieren vorwiegend durch das innere Ohr vermittelt, ist aber schon bei diesen, und in noch höherem Maße beim Menschen eine sehr verwickelte Leistung, an der die verschiedensten Einrichtungen beteiligt sind.

Es ist vielfach die Frage aufgeworfen worden, ob nicht bei den Tierexperimenten am inneren Ohr die Erscheinungen nur durch ungewollte Verletzungen des Gehirns hervorgerufen seien. Es ist demgegenüber aber darauf hinzuweisen, daß nicht nur an Kaltblütern, sondern auch an Vögeln und Säugetieren bei einwandfreiem Operationsverfahren diese Möglichkeit mit vollster Sicherheit auszuschließen ist. So findet man z. B. bei Tauben nach Entfernung des inneren Ohres unter völliger Schonung der die Bogengänge begleitenden Blutleiter eine Degeneration lediglich des Cochlearisteils des Hörnerven bis in die primären Endstätten (Trendelenburg).

Für die Vereinigung so verschiedener Leistungen, wie es das Gehör und die „statischen Funktionen" sind, in einem gemeinsamen Sinnesorgan ist natürlich schwer eine befriedigende Erklärung zu geben, um so mehr, als neuerdings, wie ausgeführt wurde, die ältere Annahme von der ausschließlich nicht-akustischen Bedeutung der Vestibularisendstätten so lebhaft umstritten ist. Wir können nur darauf hinweisen, daß beiden Apparaten die besondere Abstimmung für den mechanischen Reiz gemeinsam ist, ohne allerdings daraus verstehen zu können, wie sich phylogenetisch der jüngere akustische Apparat aus dem älteren statischen hat entwickeln können. Ein großer Fortschritt würde erreicht sein, wenn es möglich wäre, die Auffassung von Piper zu teilen, daß überall die Hörfunktion des Ohrlabyrinthes das primäre ist, und „daß die Raumsinnfunktionen des Labyrinthes in ähnlichem Sinne der Aufgabe der Schallperzeption angegliedert sind, wie im Gebiete des Gesichtssinnes sich zur prinzipalen Aufgabe der Lichtperzeption die der optischen Orientierung fügt". Doch dürfte diese Vorstellung auf Schwierigkeiten stoßen. Während unser optisch-vermitteltes Raumgefühl sich von den Gesichtsempfindungen nicht ohne weiteres trennen läßt, haftet den Gehörempfindungen an sich nur eine sehr unsichere „Raumkomponente" an. Sind wir von optischem Schwindel befallen, so spielt sich die gestörte räumliche Orientierung unmittelbar an den vermittels unserer Gesichtsempfindungen vorgestellten Objekten ab; leiden wir aber ohne Beteiligung der Augen an Schwindelgefühl, z. B. im Drehversuch, so ist die Gehörempfindung daran gar nicht beteiligt. Ja, wenn durch den Drehversuch ein Organ gereizt würde, dessen Funktion in erster Linie mit der Gehörempfindung zusammenhängt, so müßten wir durchaus erwarten, daß am normalen Menschen beim Drehversuch starke subjektive Gehörempfindungen ausgelöst würden und diejenigen Fälle von Taubstummheit würden schwer verständlich sein, bei denen bei Aufhebung jedes „Hörrestes" der Drehnystagmus erhalten ist. Tatsächlich ist es möglich, vom normalen Ohrlabyrinth aus je nach Wahl des Reizes Gehörempfindungen oder „nicht-akustische" Erscheinungen hervorzurufen.

Ich glaube, den jetzigen Stand der Kenntnisse dahin zusammenfassen zu müssen, daß in grundlegenden Fragen nach der Funktion der einzelnen Teile des Ohrlabyrinthes augenblicklich weniger Klarheit herrscht.

wie es vor nicht langer Zeit der Fall zu sein schien. Die bestimmten Angaben, daß auch der Vestibularapparat mit bei dem Hörakt beteiligt ist, lassen sich mit den gesicherten Feststellungen über die nicht-akustischen Labyrinthfunktionen heute noch nicht befriedigend vereinigen.

Müssen wir auch mit diesem etwas negativen Ergebnis unsere Uebersicht über die Leistungen des Gehörorgans abschließen, so können wir doch auf eine große Fülle von dauernden Errungenschaften zurückblicken, die von der Zukunft eine tiefere Erkenntnis in diesen Fragen der Sinnesphysiologie erhoffen lassen.

Literatur. *In dieser Uebersicht konnten nur einige zusammenfassende Werke und Darstellungen Platz finden. Einzelnachweise sind zum Teil in den Literaturnachweisen der angeführten Arbeiten zu finden, zum Teil in Hermanns Jahresberichten der Physiologie, deren Referate von mir in einigen Fällen verwertet wurden, in denen die betreffenden Arbeiten mir nicht zugänglich waren.* — **F. Auerbach,** *Akustik. Handb. d. Physik, 2. Aufl.,* 2, *1909.* — **J. R. Ewald,** *Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892.* — **Derselbe,** *Die Physiologie des Kehlkopfes und der Luftröhre, Stimmbildung. Handb. d. Laryng. u. Rhinol.,* 1, *1898.* — **P. Grützner,** *Physiologie der Stimme und Sprache. Hermanns Handb. d. Physiologie,* 1 *(2), 1879.* — **Derselbe,** *Stimme und Sprache. Ergebnisse d. Physiol.,* 1 *(2), 1902.* — **H. v. Helmholtz,** *Die Lehre von den Tonempfindungen, 5. Aufl. Braunschweig 1896.* — **V. Hensen,** *Physiologie des Gehörs. Hermanns Handb. d. Physiol.,* 3 *(2), 1879.* — **Derselbe,** *Die Fortschritte in einigen Teilen der Physiologie des Gehörs. Ergebn. d. Physiol.,* 1 *(2), 1902.* — **L. Hermann,** *Jahresberichte über die Fortschritte der Physiologie. Bonn und Stuttgart. (Referate über Gehör von Hermann.) Ferner eine größere Reihe von Arbeiten in Pflügers Archiv.* — **W. Kolmer,** *Der Bau der Endapparate des Nervus octavus und deren physiologische Deutung. Ergebn. d. Physiol.,* 11, *1911.* — **A. Kreidl,** *Die Funktion des Vestibularapparates. Ergebn. d. Physiol.,* 5, *1906.* — **E. Mangold,** *Gehörsinn und statischer Sinn. Handb. d. vergleich. Physiol.,* 4, *1912.* — **W. Nagel,** *Physiologie der Stimmwerkzeuge. Nagels Handb. d. Physiol.,* 4, *1909.* — **H. Piper,** *Die akustischen Funktionen des inneren Ohres und seiner Teile. „Medizinische Klinik", 1906, Nr. 14.* — **K. L. Schaefer,** *Der Gehörsinn. Nagels Handb. d. Physiologie,* 3, *1904.* — **Derselbe,** *Psychophysiologie der Klanganalyse. Ergebn. d. Physiol.,* 8, *1909.* — **C. Stumpf,** *Tonpsychologie, 2 Bde. Leipzig 1883 und 1890.* — **Derselbe,** *Konsonanz und Dissonanz. Beitr. z. Akustik u. Musikwissenschaft, 1. Heft. Leipzig 1898.* — **R. Wiedersheim,** *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, 7. Aufl. Jena 1909.* — *Während der Korrektur erschien:* **E. Waetzmann,** *Die Resonanztheorie des Hörens. Braunschweig 1912.*

W. Trendelenburg.

Gekrösestein.

Er besteht aus Gips, der durch Wasseraufnahme aus Anhydrit ($CaSO_4$) entstanden ist. Infolge der dabei eintretenden starken Volumvermehrung sind die Schichten stark hin und hergebogen und gleichen vielfach einem Gekröse.

Gemüse.

1. Begriff und chemische Zusammensetzung im Zusammenhang mit der Bedeutung der Gemüse für den Haushalt des menschlichen Körpers. Als Gemüse bezeichnet man verschiedene und sehr verschieden gestaltete, meist frische Pflanzen und Pflanzenteile, die in rohem oder irgendwie zubereitetem Zustande (gekocht, eingemacht, gedörrt usw.) genossen werden. Ihre Bedeutung für den Haushalt des menschlichen Körpers erhellt aus der Art und Menge der sie zusammensetzenden Stoffe. Alle Gemüse sind durch sehr hohen Wassergehalt ausgezeichnet. So enthalten Prozente Wasser: Knoblauch 64,6, Kartoffel (im Mittel) 74,9, Meerrettig 76,0, Kohlrabi 86,4, Möhre 86,8, Rettig 86,9, Rotrübe 87,0, Spinat 88,47, Schnittbohnen 88,7, Weißkraut 89,97, Kürbis und Melone 90,3, Blumenkohl 90,8, Endivie 94,1, Kopfsalat 94,3, Gurke 95,2. Für den absoluten Nährwert der Gemüse ergibt sich daraus, daß derselbe nur gering sein kann. Dazu kommt aber noch, daß in den vorhandenen Stickstoffsubstanzen, die nur ausnahmsweise über 3% betragen und sich meist nur um 1 bis 2% bewegen (Kartoffel 2,08%, Salat 1,41%, Weißkraut 1,89%, Schnittbohnen 2,92%, Spinat 3,49%), nicht unbedeutende Mengen von Nicht-Eiweißverbindungen enthalten sind, die für die Ernährung zwecklos sind. Etwas höher stellen sich die Gehalte an verdaulichen Kohlehydraten, die in Form von Stärke (Kartoffel), Inulin (Topinambur, Zichorie, Schwarzwurzel), Zucker (Kohlrübe, Möhre, Rotrübe) auftreten. Die Zellulose dürfte nur von allerjüngsten Pflanzenteilen und da auch nur zum Teil Ernährungszwecken dienen.

Weit wichtiger ist der indirekte Einfluß, den die Gemüse auf die Ernährung ausüben, sie spielen da eine für die rationelle Ernährung geradezu unentbehrliche Rolle. Denn viele von ihnen enthalten eigentümlich riechende und schmeckende („pikante") Stoffe, durch die sie als Reizmittel, wie die Gewürze, auf den Verdauungstrakt einwirken. „In den Spargeln finden wir das Asparagin, im Knoblauch das Knoblauchöl (Schwefelallyl), in den Rettigen, Radieschen, Zwiebeln und im Meerrettig das Senföl, im Gartensauerampfer saures oxalsaures Calcium, im Lattich und Kopfsalat zitronensaures Kalium usw." (König). Das sogenannte Suppengrün („Grünzeug") wirkt lediglich als geschmacklieferndes Mittel.

Aber auch die soeben angeführte Eigenschaft der Reizwirkung vermag nicht zu erklären, wieso der Verbrauch der Gemüse ein so umfangreicher ist und der Preis derselben in gar keinem Verhältnis zu ihrem Nährwert steht. Der Grund liegt zunächst in einer bekannten diätetischen Regel. Um das Gefühl der normalen Sättigung in uns hervorzurufen, genügt keineswegs eine Nahrungsaufnahme, die dem hygienischen Grundsatze: „Auf 1 Teil Eiweißkörper kommen 5 Teile Kohlehydrate und Fett" entspricht, es ist vielmehr auch ein gewisses Volumen der Kost nötig und dieses Volumen schaffen nun die Gemüse in jedem erwünschten ausgiebigen Maße; zugleich können sie auch (schon wegen ihres hohen Wassergehaltes) Darmverstopfungen vorbeugen. Sie sind mit dem Obst das Mittel, das durch (einseitigen) Fleischgenuß gestörte Gleichgewicht in der Ernährung herzustellen. Denn es eignet sich für den Menschen weder ausschließlich animalische, noch vegetabilische Nahrung, letztere führt dem Körper zu wenig gut ausnutzbare Stickstoffsubstanzen zu, während ausschließliche Fleischnahrung zu wenig Kohlehydrate bietet.

Der Gehalt der Gemüse an mineralischen Bestandteilen (Asche) bewegt sich zwischen 0,44 und etwa 2,5% und ist bei den Blattgemüsen am höchsten. Hier einige Beispiele: Gurke 0,44, Perlzwiebel 0,54, Schnittbohnen 0,61, Rotrübe 0,92, Knoblauch 1,44, Meerrettig 1,53, Winterkohl 1,57, Spinat 2,09, Saturei (Pfefferkraut) 2,11, Sellerieblätter 2,46 Prozent. Von den Einzelbestandteilen der Asche ist das Kali hervorzuheben, dessen Anteil an der Asche bis über 30% betragen kann. Für Herzkranke ist der hohe Kaligehalt nicht ohne Bedeutung. Kohlrabi, Sellerie, Spargel, Salat und Weißkraut sind kalireiche, Kürbis, Spinat natronreiche Gemüse. Spinat enthält 16,48% der Trockensubstanz Asche, davon ist fast der dritte Teil Natron.

2. Volkswirtschaftliches. Kulturbedingungen. Nur wenige Gemüse, wie Kartoffel und etwa noch Rüben und Weißkraut, spielen im Welthandelsverkehr eine größere Rolle; die meisten sind, weil sie eben frisch sein müssen, Objekte des Lokalverkehrs. Nichtsdestoweniger ist ihre volkswirtschaftliche Bedeutung nicht gering anzuschlagen, da ihr Anbau, wenn ihm nebst dem geeigneten Boden gute Absatzverhältnisse (Nähe großer Städte, billige Verkehrsgelegenheiten) zur Seite stehen, eine nicht unbedeutend höhere Bodenrente sichert, als andere Kulturen. Der Boden muß tiefgründig, humos sein, wie ihn besonders das Schwemmland der großen Flüsse liefert. Eine besondere Beachtung muß die Düngung und die genaue Kenntnis der Anbaufolge (Fruchtwechsel) finden, die sparsame Ausnützung des Kulturgebietes muß es ermöglichen, hinlänglich viel und vielerlei Anzucht treiben zu können. Keine anderen Gewächse machen so bedeutende Ansprüche an die Bodennährstoffe, wie die Gemüse, wenn sie große Erträgnisse bringen und ausgezeichnete Qualitäten besitzen sollen. Daher ist die rationelle Düngung und sorgfältige Bodenbearbeitung überhaupt das wichtigste Erfordernis, in zweiter Linie steht die Auswahl der Arten und Sorten.

Es soll hier an einer bekannten Anbauart, dem sogenannten Quartierwechsel in dreijährigem Umtrieb ein Beispiel von der Wichtigkeit der rationellen Bodenpflege gegeben werden.

Von drei Feldern (Quartieren) wird das Feld mit frischer Stalldüngung mit Kohlarten, Salat, Rettig und Radieschen, auch mit Bleichgemüsen (Cardy, Bleichsellerie) bebaut. Auf das Feld, dem im Vorjahre frischer Dünger zugeführt worden war, kommen verschiedene Wurzelgewächse, die frischen Mist nicht vertragen, zum Anbau, wie Rüben, Wurzelsellerie, Zwiebel, auch Rettig und Salat. Das dritte Feld endlich, das vor zwei Jahren gedüngt worden war, ist geeignet für Küchenkräuter, Schwarzwurzel und besonders für Hülsenfrüchte, wobei sich eine Ergänzung der Düngung mit Superphosphat, Thomasmehl (Phosphorsäure, Kalk, Kali) empfiehlt.

Im allgemeinen kann man zwei Kulturarten unterscheiden, die Feld- und die Gartenkultur. Erstere eignet sich für Gemüsearten, die einen Massenbetrieb und größeren Handelsverkehr bedingen und auch noch anderen, speziell industriellen Zwecken (Gewinnung von Stärke, Zucker, Spiritus, Kaffeesurrogaten) zu dienen haben, wie die Kartoffel, die verschiedenen Rübenarten usw.

Die Gartenkultur dient der Bestellung der Gemüse im engeren Sinne und erfordert wegen der reichlichen Kleinarbeit weit größere Kosten.

3. Einteilung, übersichtliche Einzeldarstellung.

Die übersichtliche Gruppierung der Gemüse nach rein wissenschaftlichen Grundsätzen, also beispielsweise nach morphologischen, systematischen oder chemischen Gesichtspunkten, ist selbstverständlich sehr wohl möglich, aber für praktische Zwecke nur von geringem Werte. Hingegen erweist sich eine Einteilung, die die morphologischen Grundsätze, die Kulturarten, die Formen der Verwendbarkeit berücksichtigt, als recht zweckdienlich. Im „Codex alimentarius Austriacus", der eine Originaleinzelbeschreibung der wichtigsten Gemüse enthält, ist ein solches eklektisches System aufgestellt worden, das auch hier angewandt wird.

3a) Wurzelgemüse. Sie sind die unterirdischen Teile (Wurzeln, Knollen, Wurzelstöcke) verschiedener kultivierter (und auch wildwachsender) Pflanzen und zumeist Objekte des Feldbetriebs.

Die meisten Wurzeln liefern die Umbelliferen, die Cruciferen und wohl auch die Compositen. Zu ersteren gehören: Möhre (Feldmöhre, Mohrrübe, gelbe Rübe mit langer kegel- oder walzenförmiger Wurzel und die kurzwurzelige, fast kugelige Karotte oder Goldrübe), die durch die Kultur fleischig gewordene Wurzel von Daucus carota L. Nach Gestalt und Farbe gibt es zahlreiche Sorten. Sie enthält über 6% Zucker (Feldmöhre) und den gelben Farbstoff Carotin, der auch in den Tomaten vorkommt und als Begleiter des Chlorophylls in Blättern und Früchten vieler Pflanzen enthalten ist; er färbt sich in Schwefelsäure blau. — Sellerie (Knollensellerie, Eppich, „Zeller" in österreichischer Mundart), der knollige, außen von Blattnarben dicht geringelte Wurzelstock von Apium graveolens L. Kleine Sorten geben die Suppensellerie, die großen Knollen dienen zu Salat: eine klein- und rundknollige Sorte heißt „Apfelsellerie" (Abb. 1). Die Pflanze liefert auch Bleich- und Blattgemüse. —



Fig. 1. Selleriewurzel. Sorte „Prager Riesensellerie".

Petersilienwurzel, die möhrenförmige Wurzel von Petroselinum hortense Hoffm. (P. sativum Hoffm., Carum Petroselinum Benth. u. Hook.). Durch den bekannten, sehr angenehm gewürzhaften Geruch ist die Petersilienwurzel von allen anderen Umbelliferenwurzeln, mit denen sie etwa verwechselt werden könnte, sofort zu unterscheiden.[1]) — Weit weniger Verwendung findet der Pastinak (Pasternak), die fleischige Wurzel von Pastinaca sativa L., deren eigentümlicher Geruch an Möhre und Sellerie erinnert. Ihre Kultur ist gleich der der Petersilie uralt. — Von den Kerbelrüben werden zwei Arten angebaut: die sibirische Kerbelrübe von Chaerophyllum Prescottii DC. und die deutsche Kerbelrübe (Knollenkerbel) von Ch. bulbosum L. Erstere ist ertragreicher und kann wie Schwarzwurzel und Pastinak verwendet werden, die deutsche hält die Mitte zwischen Kastanien und Kartoffeln (König). Die einköpfige Hauptwurzel von rübenförmiger oder knolliger, selbst kugeliger Gestalt ist durch ihre ringförmigen dicken Wülste mit seichten Furchen gekennzeichnet. — Ein hauptsächlich in Nordeuropa verwandtes Gemüse ist die Zuckerwurz von Sium Sisarum L., die aus einem Bündel etwa fingerdicker, dem Pastinak ähnlicher Wurzeln besteht. — Im Kaplande bildet die „Anyswartel", die Wurzel von Annesorhiza capensis Cham. u. Schltdl. ein vielgebrauchtes Gemüse. — Die knollig verdickten Wurzelstöcke der „Aracacha" von Arracacia xanthorhiza Bancr. (A. esculenta DC.) werden in den Andengebieten des tropischen Amerika als Gemüse genossen.

Die Cruciferen sind durch folgende Arten vertreten: Meerrettig (Mährrettig, Kren, Krenwurzel), der mitunter über ½ m lange, mehrköpfige, ästige Wurzelstock von Armoracia austriaca (Lam.) G.M.Sch. (Nasturtium Armoracia F. Schultz, Cochlearia Arm. L.), ist durch den sehr scharfen, zu Tränen reizenden Geruch und den beißend scharfen, bei einer Kulturform aber milden, süßlichen Geschmack bemerkenswert. Der scharfe Stoff ist Senföl. Größere Kulturen befinden sich in Deutschland bei Bamberg („Nürnberger" Meerrettig), bei Lübbenau, Erfurt u. a., in Oesterreich ist der „Maliner" geschätzt. Die Pflanze ist ursprünglich an der nordeuropäischen Seestrandküste einheimisch. — Rettig und Radieschen. Die Rettigpflanze, Raphanus sativus L., liefert drei Hauptformen, den schwarzen Winterrettig, forma niger, den weißen, Sommer- oder Münchner Bierrettig, forma griseus, und die kleinen rosen- oder purpurroten, violetten oder weißen, kugeligen oder rübenförmigen Radieschen (Monats-, Mairettig). Die zahlreichen Sorten der letzteren eignen sich besonders zur Treibzucht und einzelne derselben brauchen nur 15 bis 20 Tage zur Reife. Spätreifende

[1]) Nur die nordamerikanische Umbellifere Sanicula marylandica L. hat eine ähnlich riechende Wurzel.

Sommerrettige werden als Herbstrettig (mit gelber, rötlicher oder violetter Schale) bezeichnet. — Weiße Rübe (Halm-, Stoppel-, Brand-, Wasser-, Mairübe, eine besondere Kulturform: Teltower Rübe, engl. Turnips), die Wurzel von Brassica rapa L., forma rapifera Metzg. (B. rapa L., f. esculenta Jessen, B. campestris L., f. rapifera), durch ihre Gestalt sehr bemerkenswert. Rübenförmig, weit häufiger aber niedergedrückt-kugelig, fast geoidförmig und in eine lange dünne Wurzelspitze auslaufend. Auch die Färbung ist charakteristisch, die obere Hälfte der Schale ist lebhaft rot, violett oder lila gefärbt, die untere ist weiß. Das Fleisch ist weiß, der Geruch rettigähnlich, der Geschmack milde, süßlich. Die rundlichen Formen führen die Namen Mai-, Teller-, Kugelrübe, die länglichen Pfälzer-, Spitz-, Herbstrüben; hierher gehören auch die als Delikatesse geltenden Teltower Rüben. Außer im frischen Zustande werden die weißen Rüben auch eingemacht und als „saure Rüben“ in großem Umfange verwendet. Mit der Hechel werden sie in feine Streifen geschnitten, mit Salz und Gewürz (Kümmel) versetzt und beschwert. Sie unterliegen nun einem Gärungsprozeß unter Bildung von Milchsäure, die nebst anderen Gärungsprodukten ihnen einen angenehm-sauren Geschmack verleiht. — Verschieden davon (und auch von dem beim Stengelgemüse besprochenen „Kohlrabi“) ist die Kohlrübe (Steck-, Kraut-, Unterkohlrübe, Dorsch, Duschen, Wrucke, schwedische Turnips), die von Brassica Napus L., forma esculenta DC., dem Reps- oder Rapskohl stammt. Durch die Kultur ist die rübenförmige Hauptwurzel mit den unteren Stengelgliedern zu einem oft sehr umfangreichen knollenartigen Körper verwachsen, der an der Oberfläche weißlich, gelb oder braunrötlich, im Innern meist gelblich und sehr fleischig ist. Die Kohlrübe wird erst dann schmackhaft, wenn sie gelindem Frost ausgesetzt gewesen ist. Als Gemüse ist sie seltener im Gebrauch, sie dient meist als Viehfutter. — Die süße Wurzel (Tartar) einer Meerkohlart, Crambe Tataria Jacq., dient in Osteuropa als Gemüse, wurde wahrscheinlich aus Zentralasien von den Tataren eingeführt.

Die Compositen (Korbblütler) liefern einige Gemüsearten, die durch ihre Inhaltsstoffe sehr bemerkenswert sind. Sie enthalten nebst anderen Stoffen vorwiegend Inulin an Stelle der Stärke, das für Diabetiker als Kohlehydratnahrungsmittel von Bedeutung ist, da es sich nicht in Dextrose umsetzt. Hierher gehören: Schwarzwurzel (Scorzonêrwurzel, spanische Haferwurzel, Salsifi), ausgezeichnet durch den reichlichen Gehalt an Milchsaft, der bei der geringsten Verletzung der Wurzel in großer Menge ausfließt. Roh schmeckt sie zuerst süßlich, bald aber bitter und herb, gekocht oder gedünstet aber angenehm milde. — Nahe stehen die gemeine Haferwurz vom lauchblätterigen Bocksbart, Tragopogon porrifolius L. und die im Süden viel verwendete Goldwurzel von Scolymus hispanicus L. — Topinambur (Erdbirne, Erdartischocke, Jerusalemsartischocke), die finger- bis faustgroßen, rötlichen oder gelben Knollen von Helianthus tuberosus L., bietet eine Art Ersatz für die Kartoffel und ist auch auf sandigem Boden sehr einträglich; sie dient aber mehr als Viehfutter und zur Darstellung von Inulin und Spiritus. — Verwandt damit ist ein neues Gemüse. „Helianti“ (auch wie die Schwarzwurzel „Salsifi“ genannt), das von Helianthus doronicoides Lam. stammt.[1]) Die eiförmigen Knollen sind von kurzen Niederblattansätzen geringelt (Fig. 2). Die Kultur

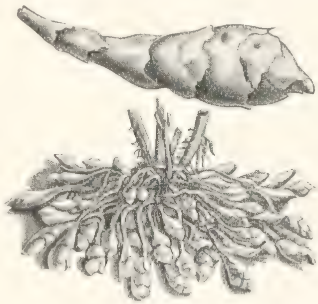


Fig. 2.
Helianti, von Helianthus doronicoides Lam.

eignet sich auch für heiße Gebiete. — Hier wäre noch die Zichorienwurzel von Cichorium Intybus L. zu nennen, die aber bekanntlich vorwiegend als Kaffeesurrogat dient.

Die folgenden Wurzelgemüse stammen von verschiedenen Pflanzenfamilien.

Das wertvollste Nahrungsgemüse ist die Kartoffel (Erdbirne, Grundbirne), auch ihrer industriellen Verwertung wegen von hoher volkswirtschaftlicher Bedeutung. Die Stammpflanze, Solanum tuberosum L., kommt in den südamerikanischen Anden wild vor. Nach De Candolle umfaßt diese Art folgende Formen: a) chilense (Gebirge von Chile), b) Sabini (Küste von Chile), c) Maglia Schlecht. (ebenda). Als d) cultum

[1]) Nach anderen Angaben soll „Heilanti“ von einer Zwischenform von Helianthus doronicoides Lam. u. H. decapetalus Darl. stammen.

werden alle aus diesen Formen hervorgegangenen Kultursorten zusammengefaßt. Die außerordentliche Mannigfaltigkeit in Größe, Gestalt, Konsistenz, Farbe der Schale und des „Fleisches" bedingt auch eine solche in der prozentigen Zusammensetzung, in der Qualität und Güte des Geschmackes. Im allgemeinen enthält die Kartoffel nur 2% Stickstoffsubstanzen, dagegen 17 bis 25% Kohlehydrate, vorwiegend Stärke. Ihre volkswirtschaftliche Bedeutung ist aus der Produktionsstatistik ersichtlich. Gegenwärtig dürfte die Weltproduktion bei 140 Mill. t betragen. Deutschland hat mehr als ein Achtel des gesamten Ackerlandes mit Kartoffeln bebaut. Nach der Verwendung unterscheidet man Speise- (Koch-, Salat-, Dörr-), Futter- und Fabrikskartoffeln, letztere zur Darstellung von Stärke, Traubenzucker, Sirup und Spiritus; nach der Reifezeit Früh-, Mittelfrüh- und Spätkartoffeln. Der Formenreichtum umfaßt etwa tausend Spielarten. Zum Anbau im großen werden besondere maschinelle Vorrichtungen, Kartoffel-Legmaschinen, -Erntemaschinen (Grab- oder Siebmaschinen), -Sortiermaschinen usw. verwendet (Ausführliches über Anbau, Sorten usw. siehe bei Werner, Die Kartoffel, 2. Aufl. 1886; Busch, Kartoffelbau, 4. Aufl. 1889). — Neuestens wird auch Solanum Commersonii Dun., die Sumpfkartoffel, bei uns angebaut, der Erfolg ist aber keineswegs günstig.[1]) — Als feines und leicht zu kultivierendes Gemüse gewinnen die Stachysknollen (Japanknollen, japanischer Knollenziest, japanische Kartoffel, Crosnes du Japon, japanischer „Chorogi") gegenwärtig immer mehr Bedeutung. Sie sind die auf unterirdischen Ausläufern wachsenden Stammknollen der Labiate Stachys Sieboldi Miquel (die sehr gebräuchliche Bezeichnung St. tuberifera kann nicht beibehalten werden, weil eine andere Stachysart diesen Namen schon früher erhalten hat und für unsere Pflanze schon ein älterer Name existiert; die Bezeichnung St. affinis ist direkt falsch, da damit andere Arten bezeichnet werden). Sie sind spindelige Körper, die in Abständen von ca. 1 cm durch kreisförmige, tiefe Furchen in abgerundete Glieder (Ringe) geteilt sind. Das ganze Gebilde stellt einen gestauchten Stamm dar, jedes Glied bildet ein Internodium, die Furchen deuten die Knoten an, an denen dem Labiatentypus entsprechend je zwei gegenständige, schuppige Niederblätter entspringen. Die Blattpaare zeigen dekussierte Anordnung (Fig. 3). Die Knollen enthalten neben einer sehr geringen Menge Stärke vorwiegend Stachyose, eine rechtsdrehende Zuckerart von der Formel $C_{18}H_{32}O_{16}+3H_2O$, die bei der Hydrolyse d-Galaktose, d-Fruktose und d-Glukose liefert. Stachysknollen werden

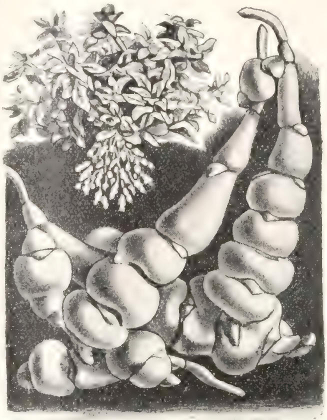


Fig. 3. Stachysknollen. Stachys Sieboldi Miqu. Oben die ganze Pflanze.

wie Spargel oder Salat zubereitet, dienen auch als Bestandteil der Mixed-Pikles, und sind durch leichte Verdaulichkeit ausgezeichnet (Ausführliches s. in meinem Artikel „Zur Charakteristik der Japanknollen", Forschungsberichte über Lebensmittel usw. I., Heft 3). — Rote Rübe (Salatrübe, Beete), die dunkelrote Kulturform der Runkelrübe, Beta vulgaris L., durch reichen Gehalt an Zucker und roten Farbstoff ausgezeichnet. — Rapontika, Schinkensalat, gelbe Salatrübe, die durch Kultur fleischig gewordene Wurzel der Nachtkerze, Onagra biennis Scop. — Ein in den Tropen allgemein verbreitetes Nahrungsgemüse sind die stärkemehlreichen, bis 6 kg schweren Knollen der Aracee Colocasia antiquorum L. (Eddoas Kalo, Taro, Wasserbrotwurzel); auch noch andere Araceen liefern Gemüse, so eine Amorphophallusart, deren Knollen, Telingakartoffeln, in Nordindien eine beliebte Speise bilden. — Auch die zwiebelartigen Knollen südamerikanischer Oxalis- (Sauerklee-) Arten dienen als Gemüse.

3b) Stengel- und Blattstielgemüse. Hierzu gehören Kohlrabi, Cardy, Spargel und dessen Surrogate, Rhabarber. — Kohlrabi, Oberkohlrübe, das knollenförmig vergrößerte, fleischig-saftige, un-

[1]) Vgl. Feilitzer in Mittlg. d. Ver. z. Förd. d. Moork. 1909 und 1910; Wittmack in Mittlg. d. Deutschen Landw. Ges. 1908; Fruhwirth im Oesterr. landw. Wochenblatt 1906, S. 385.

terste Stengelglied (Stengelgrund) der Gemüsekohlspielart Brassica oleracea L. forma gongylodes DC. Von der oberen Hälfte der „Knollen" (auch „Kolben" genannt) entspringen mit breitem Grunde die langgestielten dicklichen, wie die ganze Pflanze kahlen Blätter. Nach der Farbe gibt es grüne und violette Sorten; zu den feinsten gehören die frühen Treibsorten. — Kardenartischocke, Cardone, Kardune, Cardy, spanische Artischocke, die durch ein besonderes Kulturverfahren vergrößerten und gebleichten Blattstiele und Blattrippen der Composite Cynara carduneulus L. (eine andere Cyanaraart liefert die echte Artischocke). Die noch grünen Blätter werden lose mit Stroh zusammengebunden und seitlich mit Erde bedeckt, bis sie gebleicht sind. Die stark gestreiften und fleischigen Blattstiele entspringen mit breiter Scheide dem Wurzelstock und setzen sich in die Blattrippen, allmählich sich verschmälernd, fort. Die Blattspreite ist mehrfach fiederteilig, die untersten Blattabschnitte sind einfach, alle kurzstachelig. Als feinste Sorte gilt der Cardy von Tours, andere Sorten sind der spanische, rotrippige u. a. — Spargel, eines der feinsten und wertvollsten Gemüse, besteht aus den fleischigen, weißen (beim wilden Spargel grünlichen) Sprossen, die aus dem ästigen, weithin kriechenden Wurzelstocke von Asparagus officinalis L. (Fam. Liliaceae) entspringen. Die Sprossen, „Pfeifen", sind mit dicken, fleischigen, oben zu einer kurzkegelförmigen Spitze dachziegelartig gehäuften Niederblättern besetzt. Größe, Farbe, Konsistenz und Geschmack wechseln sehr, da die Art der Kultur und die örtlichen Verhältnisse hierbei einen großen Einfluß ausüben. Der Geschmack des kultivierten Spargels ist schwach süßlich, des ungebleichten, dünnen und grünlichen bitter. Spargel enthält Asparagin, ein Bernsteinsäureamid, und ist daher auch als Nahrungsmittel zu betrachten. Durch die Umsetzungsprodukte des Asparagins erhält der Harn einen eigentümlichen Geruch. — In Südeuropa werden die federkieldicken, bitter, aber nicht unangenehm schmeckenden Sprosse von Asparagus acutifolius L. als „wilder Spargel" wie ein Kohlgemüse verwendet. — In Hopfen bauenden Gegenden kommen die jungen Triebe der Hopfenpflanze, Humulus lupulus L., als Hopfenspargel oder Hopfenstangen auf den Markt und werden auch eingemacht. — Als Surrogate des echten Spargels dienen die blütentragenden Stengel des „ausgewachsenen" Kopfsalates, bezw. von Lactuca angustana All. (die zu Lactuca Scariola L. gehört) und der sogenannte Kohlspargel, eine hochstämmige Gemüsekohlspielart ohne Knospen und ohne Häuptelansatz. Die zartfleischigen Stengel werden geschält, wie Spargel gebündelt und zubereitet (Fig. 4). — Die jungen Triebe

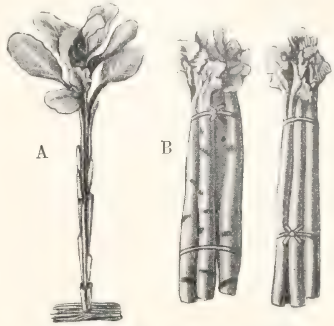


Fig. 4. Kohlspargel. A ganze Pflanze, B in Bündel ungeputzt und geputzt.

des See- oder Meerkohls, Crambe maritima L., einer an den europäischen Küsten wild wachsenden, bei uns wie Spargel kultivierten Crucifere, bilden ein sehr frühes und feines Gemüse. — Als Rhabarber kommen die von den Blattspreiten befreiten Blattstiele von Rheum officinale Baill., meist durch Bedeckung während der Kultur ausgebleicht, auf den Markt. Sie bilden bis 20 cm lange, dreikantig-prismatische, nach oben in 3 bis 4 kurz abgeschnittene Rippen endigende, meist rötliche Stücke von aromatisch-bitterem Geschmack. Sie werden geschält mit Zucker eingekocht. — Ebenso werden auch die grünen Stengel von Angelica Archangelica L. (Erzengelwurz, Umbelliferae) behandelt und dienen als grüner Zierrat auf Bäckereien und Konditorwaren.

3c) Zwiebelgemüse. Hierher gehören die botanisch als einfache oder zusammengesetzte Zwiebeln bezeichneten Organe verschiedener kultivierter Arten der Liliaceengattung Allium. Einfache Zwiebeln sind die Küchenzwiebel (Sommerzwiebel, Bolle, „Zwiefel") von Allium cepa L., die der vorigen völlig gleiche Winterzwiebel von A. fistulosum L., der Porree (Porrei, Porri, Aschlauch) von A. Porrum Don., einer Kulturvarietät des im Mittelmeergebiet einheimischen A. Ampeloprasum L.; zusammengesetzte die Schalotte, der Knoblauch. Die Schalotte (Eschlauch, Abschlag), von A. ascalonicum L., besteht aus mehreren schiefeiförmigen, locker aneinander sitzenden (büschelig gehäuften) Zwiebeln, die von mehreren trockenhäutigen rötlichen Zwiebelschalen umgeben

sind. Jede dieser Teilzwiebeln besteht wieder aus noch kleineren, meist paarweise aneinander schließenden, blaßvioletten, stark glänzenden, längsgestreiften, zusammengedrückten Zwiebelchen, die insgesamt auf einer nach aufwärts gewölbten Zwiebelscheibe sitzen. — Knoblauch, „Knofl", die zusammengesetzte Zwiebel von Allium sativum L. var. vulgare Döll., besitzt von allen Zwiebelarten den schärfsten Geruch und fast beißend scharfen Geschmack. Hauptsächlich Gewürzgemüse östlicher und südlicher Volksstämme. — Die Perlzwiebel (Perllauch, Sommerporrei, Rocambole) ist das durch ein besonderes Kulturverfahren gewonnene bis haselnußgroße, kugelig-eirunde Zwiebelchen von A. sativum L. var. Ophioscorodon Don. Sie dient zum Einmachen im Haushalte und in Konservenfabriken. — Von der Küchenzwiebel gibt es zahlreiche Sorten, darunter die bis 1 bis $1\frac{1}{2}$ kg schweren Riesen-Rocca und die Zittauer Riesenzwiebeln.

3d) Gewürzgemüse. Diese Gruppe umfaßt diejenigen Gemüse, die ähnlich den eigentlichen Gewürzen, ihrer aromatischen Bestandteile wegen als Beigabe zu Nahrungsmitteln, aber meist nur in frischem Zustande und nur in geringen Mengen auf einmal zur Verwendung gelangen. Zu den bekanntesten gehören: Esdragon (Bertramkraut), das frische Kraut von Artemisia dracunculus Besser, zur Würzung von Essig und Senf viel verwendet. — Beifußkraut (wilder Wermut), von Artemisia vulgaris L., bekannte Würze für Braten und Geflügel. — Als die gebräuchlichsten Suppengewürze dienen Petersilien-, Sellerie- und Kerbelkraut (Gartenkerbel). Letzteres ist das frische Kraut von Anthriscus cerefolium Hoffm. Verwechselungen dieser Doldenpflanzen mit ähnlichen, aber giftigen und verdächtigen lassen sich durch die Verschiedenheit des Geruches und durch die abweichend gestalteten Blätter feststellen. Solche sind das Schierlingskraut (Conium maculatum L.), der große Klettenkerbel (Anthriscus silvestris Hoffm.), die Hundspetersilie oder Gartengleiße (Aethusa cynapium L.). — Viel verwendet wird auch der Dill (Dillnkräutl, Gurkenkraut), von Anethum graveolens L., und der Schnittlauch (Schnittling), die stielrunden, hohlen, pfriemlichen Blätter von Allium schoenoprasum L. — Von den Ampfergemüsen kommen auf den Markt: 1. Französischer Ampfer oder Sauerampfer schlechtweg, die frischen Blätter von Rumex scutatus L. Sie sind langgestielt, spießförmig-dreieckig bis geigenförmig, dicklich, kahl, bläulichgrün, die gewöhnliche Marktware. 2. Gartenampfer (englischer Spinat), Rumex Patientia L., besitzt dünne, länglich-elliptische, am Grunde abgerundete oder schief herzförmige Blätter. 3. Gemeiner Sauerampfer von Rumex acetosa L., häufige Wiesenpflanze, mit eiförmig-länglichen, am Grunde pfeilförmigen dunkelgrünen Blättern. — Zur Bereitung der „Kräutersuppe" werden „Suppenkräuter" auf den Markt gebracht, die in der Hauptsache aus Gundermann (Gundelrebe, Glechoma hederacea L.) bestehen, dem noch Blätter vom Spitzwegerich (Plantago lanceolata L.), Schafgarbe (Achillea millefolium L.), gemeiner Sauerampfer, Fetthenne (Sedum Telephium D. Koch), Maßlieb (Bellis perennis L.), ferner Kerbelkraut, Spinat und Märzveilchenblüten beigemischt werden. — Zu dieser Gruppe kann auch der Waldmeister (Asperula odorata L.) gezählt werden, der beim Welken Cumarin entwickelt und zur Darstellung des „Maitrankes" Verwendung findet.

3e) Salatgemüse. Unter dieser Bezeichnung sind hier nur die aus Blättern bestehenden Salate gemeint, in weiterem Sinne gehören auch Kartoffel, rote Rübe, Selleriewurzel, Pastinak u. a. hierher. Der typische Vertreter dieser Gruppe ist der Häuptel- oder Häupelsalat, Gartenlattich, Salat schlechtweg, die Blätter der Composite Lactuca sativa L. (wahrscheinlich eine Kulturform des einheimischen wilden Lattichs, Lactuca Scariola L.), die entweder zu einem niedergedrückten Kopf zusammenschließen (var. capitata L.), oder als sogenannter Stech- und Bundsalat, keilig-länglich sind und aufrecht stehen oder zerschlitzt und kraus sind (var. laciniata Roth. und crispa L.). Die Kultur des Salats ist ungemein verbreitet und schon sehr alt. Bei den Römern machte er häufig den Beschluß des Mahles und galt als schlafbringendes Mittel (in der Tat ist der weiße Milchsaft ein wenn auch unzuverlässiges Hypnotikum, und wird in Frankreich als Lactucarium parisiense oder Thridax, Thridace, gesammelt). — Endivie, Endiviensalat, zum Unterschiede von gewissen Sorten des Bundsalates, die Sommerendivie genannt werden, auch Winterendivie genannt, wird nach der Gestalt der Blätter in zwei Haupttypen unterschieden, in die krausblätterigen Formen (Moosendivie), und in die breitblätterigen, wenig gewellten Sorten. Sie sind für den Gebrauch vorgebleicht und kommen nur in den Wintermonaten auf den Markt. — Viel verwendet wird im Winter und im ersten Frühjahr auch der Feld-, Vögerl- oder Rapunzelsalat, die jungen rosettenförmig gestellten Blätter von Valerianella olitoria Poll. und V. carinata Loisel. (Valerianaceae); sie sind geruch- und geschmacklos. — Löwenzahn-

salat, Kuhblumensalat, in Oesterreich „Röhrlsalat“ oder (fälschlich) „Zichoriensalat“ genannt, die zarten, verbleichten, gelblichweißen, rosettenförmig gestellten, grundständigen Blätter von Taraxacum officinale Wiggers. Die Rosette umschließt eine oder mehrere gestielte Knospen des Blütenstandes. Eine in der Kultur befindliche krausblättrige Abart führt den Namen Milchbuschsalat. — Zichoriensalat, französische Zichorie, Raddicchio, Radici, Kapuzinerbart, die durch eigentümliche Kulturverfahren erzielten Blätter von Cichorium Intybus L. Die Wurzeln werden im Herbst, in Sandfässer eingeschlagen, in einem dunklen Keller gelagert. Für besondere Sorten (Witloof) werden sie mit Dünger bedeckt und treiben bald gelbliche, sehr zartfleischige Blattköpfchen. Im Orient werden an Stelle unseres Salates die Blätter der Composite Rhagdiolus edulis W. genossen. — Cruciferenarten, die Salat liefern, sind die Gartenkresse (Lepidium sativum L.), die Brunnenkresse (Cardaminum nasturtium Mnch. = Nasturtium officinale R. Br.), die in einigen Gegenden durch das bittere Schaumkraut (Cardamine amara L.) vertreten wird, und das Löffelkraut (Cochlearia officinalis L.), auch als bekanntes Antiskorbutmittel seit alter Zeit in Anwendung. — Zu feineren Salatgemüsen gehört das Fenchelkraut und die Bleichsellerie. Ersteres, auch Fenochio dolce, Fenochi oder Bologneser Fenchel genannt, sind die unteren Blattscheiden mit der von ihnen eingeschlossenen Stengelknospe einer Kulturform des Fenchels, Foeniculum vulgare var. dulce Mill. Diese Blattscheiden sind weiß, fleischig, längsgefurcht und gerippt, nachenförmig zusammengefaltet und bilden einen festen knollenartigen Körper. Sie schmecken angenehm süß und schwach gewürzhaft nach Fenchel. — Bleichsellerie (Rippensellerie) sind die aus dem Wurzelstock entspringenden Blattscheiden mit der eingeschlossenen Stengelknospe von Apium graveolens L. Feine Sorten kommen aus Frankreich. — Schließlich sind noch der Portulak (die frischen Blätter der kultivierten Form sativa Haw. von Portulaca oleracea L.) und der Boretsch (die nach Gurken schmeckenden jungen Blätter von Borrage officinalis L.) zu erwähnen.

3f) Kohlgemüse. Nächst den Kartoffeln haben diese Gemüse die größte Bedeutung für den Markt und das begehrteste von allen ist das Weiß- und Rotkraut (Weißkohl, Rotkohl, Häupelkraut, Krauthäupel, „Kraut“ schlechtweg), die zu einem kugeligen Kopf fest zusammenschließenden, glatten, weißgrauen oder violettroten Blätter der Kohlspielart Brassica oleracea var. capitata L. Eine Sorte mit kegelförmigem Kopfe heißt Spitzkraut, früher als glatter Wirsing verkauft. Das Weißkraut liefert zerschnitten, mit Salz und Gewürzen usw., wie Kümmel, Dill, Kren, Wacholder, in Scheibchen zerschnittene Quitten, versetzt, in Fässern eingestampft und einer saueren Gärung unterworfen, das bekannte Sauerkraut (Sauerkohl). Es enthält neben ca. 90% Wasser 1% Milchsäure und Spuren von Essig- und Buttersäure. Zur Konservierung wird es beschwert und von Zeit zu Zeit durch Waschen von den auf der Oberfläche entstandenen Zersetzungsprodukten befreit. Gute Ware muß eine gelblichweiße Farbe, einen angenehm sauren, aber keinen bitteren, ranzigen oder fauligen Geschmack und den charakteristischen Krautgeruch besitzen. Deutschland, Oesterreich-Ungarn und Rußland sind Hauptproduzenten dieser Gemüseart. — Blatt- oder Winterkohl, Brassica oleracea acephala DC., umfaßt die nicht zu Blattköpfen zusammenschließenden Kohlvarietäten und wird in drei Spielarten kultiviert: Blatt-, Baum-, Kuh-, ewiger Kohl mit einer Rosette breiter grüner oder rötlicher Blätter (B. vulgaris DC.), Grünkohl (B. quercifolia DC.) mit grünen flachwelligen Blättern und Braun-, Kraus-, Federkohl (B. crispa Garke) mit dicht krausen, blasig-runzeligen violett- oder grünbraunen Blättern. Diese Sorten werden erst nach Einwirkung des Frostes schmackhaft. — Kohl, Wirsing, Savoyerkohl, Wirsingkohl, Welschkraut, im österreichischen Dialekt „Kelch“ genannt, von Brassica oleracea var. sabauda L., nächst dem Weißkraut das verbreitetste Kohlgemüse. Die Blätter stehen in einem lockeren, länglichen oder runden Kopf und sind blasig-runzelig, seltener flach, trübgrün. — Sprossenkohl (Kohlsprossen, Rosenkohl), die seitlich am Stamme der Kohlvarietät Brassica oleracea var. gemmifera DC. entspringenden Knospen der Kurztriebe. Die kugeligen bis eiförmigen, haselnuß- bis walnußgroßen Gebilde zeigen im Durchschnitt einen kegelförmigen Stengelteil, aus dem außen zahlreiche, grüne, gewölbte, blasig-runzelige, innen gefaltete gelbe Blätter entspringen. Sprossenkohl ist ein feines Winter- und Frühjahrsgemüse. — Schnittkohl (Blätterkohl, Frühlingskohl, „Kelchbrockerln“ oder „Pflanzeln“ österreichisch) sind die jungen grundständigen Blätter der Rapsspielart Brassica Napus var. pabularia DC., deren Geschmack eine Mischung von dem des Kohls und der Rübe bildet. Die Blätter sind langgestielt, eingeschnitten oder buchtig gezähnt, oft kraus und besitzen violette Blattrippen. Es werden

auch die Sämlingspflanzen verschiedener Kohlarten als Schnittkohl verkauft.

3g) Spinatgemüse. Unter Sommer- und Winterspinat versteht man die grundständigen Blätter mehrerer durch Kultur entstandener Formen von Spinacia oleracea L. und Sp. glabra Mill. Die Formen der Blätter sind sehr verschiedenartig, typisch ist die Spießform, die bis zum Eiförmigen abändert. Geruch- und geschmacklos. Im Hochsommer und in warmen Lagen gedeiht der Spinat nicht. — Als Ersatz des echten Spinats dient die Gartenmelde, wilder Spinat, „Moltn", die Blätter junger Pflanzen von Atriplex hortense L. Sie sind dreieckig-spießförmig, abgerundet, ausgeschweift gezähnt, in der Jugend besonders unterseits mehlig bestäubt, ältere Blätter nicht selten blutrot. — Neuseeländischer Spinat, die Blätter von Tetragonia expansa Murr. (Fam. Aizoaceae). Die Pflanze ist in Ostasien, Australien, Polynesien und Südamerika einheimisch und wird bei uns seit längerem mit gutem Erfolg kultiviert. Die Blätter sind verschieden groß, etwas fleischig, graugrün, langrautenförmig oder eirautenförmig, in den Blattstiel zusammengezogen; die an den Stengelenden stehenden sind schmäler, fast länglich eiförmig, ganzrandig oder sehr seicht ausgeschweift gerandet, spitz. Mitunter werden auch die Stengelspitzen gesammelt, an denen sich im Sommer in den Blattwinkeln die noch unentwickelten, rundlichen, am Scheitel kurzhöckerigen Früchtchen befinden. Wird nur im Sommer auf den Markt gebracht. — Rippenkohl, Mangold oder Rippenmangold sind die grundständigen Blätter einer Kulturform von Beta vulgaris var. Cicla L., die im Gegensatz zur Zuckerrübe und der roten Rübe eine dünne walzenförmige Wurzel besitzt. Es werden nur die ganz jungen Blätter, die Blattstiele und die Rippen als Gemüse verwendet. Die Blätter sind gestielt, eiförmig, stumpf, wellenrandig, manchmal kraus (Silber- oder Lyoner Mangold), rötlich oder grün, mit weißen, dicken, saftigen Stielen und Rippen (unter dem Namen „Rippenkohl" kommt auch ein niedriger kopfbildender Blattkohl mit hellfarbigen, sehr stark hervortretenden Blattrippen auf den Markt). — In Japan dienen die jungen Blätter von Helwingia rusciflora Willd. (Fam. Cornaceae) als Gemüse.

3h) Blütengemüse (Blüten als Gemüse). Karfiol, Carviol, Blumenkohl, Cauli, der unentwickelte, fleischig gewordene Blütenstand der Kohlspielart Brassica oleracea L. var. Botrytis L., besteht aus einem verkürzten, stielrunden Stengel, der in eine große, verzweigte, sehr dichte, fast scheibenförmige, flachgewölbte, fleischige, gelblichweiße Masse übergeht. Diese Masse setzt sich aus den unentwickelten und veränderten Blütenstielen und Blütenteilen (Blütensprossen) zusammen. Das überaus beliebte Gemüse wird sowohl in Treibzucht als auch in Freilandkultur gewonnen. Sehr erheblich ist der Anbau in Italien, das auch viel exportiert. — Nahe verwandt ist der Spargelkohl, Broccoli, italienischer Sommerkohl, italienische Kohlsprosse, von Brassica oleracea var. asparagoides L., der in Italien, im südlichen Frankreich und in den südlichen österreichischen Kronländern wie Blumenkohl gezogen und gebraucht wird. Er besitzt einen höheren Stengel, dessen Aeste mit kleineren und größeren, gerundeten, weißen, gelben oder violetten, fleischigen Blütensprossen besetzt sind. — Zu den Luxusgemüsen zählt die Artischocke, die durch die Kultur veränderten, nicht entfalteten, bis zwei Faust großen, häufig mit einem Stück des dicken Blütenstengels versehenen Blütenkörbchen von Cynara Scolymus L. Das Blütenkörbchen besitzt dicke und fleischige, eiförmige, grüne oder bräunliche, fast wehrlose, an der Spitze in einen Dorn auslaufende Hüllblätter. Der fleischige Blütenboden ist dicht mit Borsten und nicht entfalteten Blüten besetzt. Nach der Farbe und Bewehrung der Hüllblätter und nach der Größe der Körbchen werden mehrere Spielarten unterschieden. Die Pflanze stammt aus Nordafrika und wird hauptsächlich in Südeuropa gezogen. Die südfranzösischen Sorten werden im Handel weit höher bewertet als die italienischen. — In diese Gruppe können auch die Mahua-, Mohra- oder Mowrablüten von Illipe latifolia Engl. (= Bassia latifolia Roxb., Fam. Sapotaceae, Vorderindien) gerechnet werden, die von den Indern gesammelt und an der Sonne getrocknet werden. Sobald im März und April die Antheren ausgestäubt haben, vergrößern sich die Blumenblätter gewaltig und speichern bis 63% Zucker (davon 49,8% Invertzucker und über 13% Rohrzucker) auf. Ein Baum liefert bis 150 kg Blüten. Sie bilden ein wichtiges Nahrungsmittel und dienen auch zur Destillation von Alkohol („daru").

3i) Frucht- und Samengemüse. In dieser Gruppe ist am reichlichsten die Familie der Cucurbitaceen vertreten, zu der die Gurken, Kürbis, Zucker- und Wassermelonen gehören. Dann folgen die Solanaceen mit Tomaten, spanischem Pfeffer und Eierfrucht und die Leguminosen mit Schnittbohnen, grünen Puffbohnen und grünen Erbsen. Außerdem liefern noch einige andere Familien hierhergehörige Gemüsepflanzen. — Gurken sind die unreifen Früchte von Cucumis sativus L., werden in zahlreichen Spielarten kultiviert und im

Handel als Salat- und Einlegegurken (Essig- und Pfeffergurken) unterschieden (Fig. 5). Voll ausgereifte Gurken sollen



Fig. 5. Gurken. Sorte „Japanische Klettergurke“.

nur als Senfgurken (Aziagurken) verwendet werden. Eine eigentümliche, zu den Salatgurken gehörige Sorte sind die Schlangengurken, die sich durch ihre Länge und Samenarmut auszeichnen. Die Kultur der Gurken ist uralt; bei uns werden sie sowohl auf Feldern im großen als auch im Garten und Mistbeet gezogen.

Auch andere stachelfrüchtige Arten der Gattung Cucumis, wie C. Prophetarum L. (Wüstenpflanze in Afrika und Arabien, auch in Ostindien) und C. Anguria L. in Zentralamerika und Brasilien, werden als Gemüsepflanzen kultiviert.

Als amerikanische Gurken kommen jetzt auch die noch nicht völlig reifen, grünen Früchte der in Peru und Bolivia einheimischen Cucurbitacee Cyclanthera pedata Schrad. var. edulis Cog. auf den Markt. Die Pflanze wird bei uns in Gärten kultiviert. Die Früchte sehen kurzen Gurken ähnlich, sind bis 5 cm lang, schiefeiförmig bis kegelig, kurz gestielt, weichstachelig, besitzen ein weißes, weiches, trockenes Fleisch und enthalten 5 zusammengedrückte, kantige Samen. Sie werden wie Pfeffergurken eingemacht. — Speisekürbis, die unreife Frucht verschiedener kultivierter Arten der Gattung Cucurbita, wie C. Pepo L., C. maxima L., C. Melopepo L., mit weißem oder gelbem Fleisch und weißen, eiförmigen, plattgedrückten, am Rande wulstig aufgetriebenen Samen. — Zuckermelone, die reife Frucht von Cucumis Melo L. (aus der glattfrüchtigen Abteilung der Gattung Cucumis), mit weißem oder gelbem Fleisch und weißen, eiförmigen, plattgedrückten, scharfrandigen Samen. Größe, Beschaffenheit der Oberfläche, Farbe und Konsistenz sind sehr verschieden. Die gerippten und warzigen Formen heißen Cantaloupen, die von einem erhabenen, graubraunen, narbigen Netz (von Korkgewebe) umstrickten Formen Netzmelonen. Stark aromatisch schmekkende Früchte heißen Ananasmelonen. Sie kommen meist aus dem Küstenland, aus Ungarn und Italien. — Weniger geschätzt sind die Wassermelonen, Arbusen, die reifen Früchte von Citrullus vulgaris Schrad., mit weißem, grünem, meist aber rotem Fleische und schwarzen Samen. — Tomaten, Liebes-, Paradies-, Paradeisäpfel, die Beerenfrucht von Solanum Lycopersicum L. Sie ist ursprünglich zweifächerig und man findet auch solche, von der Gestalt und Größe einer Pflaume, Birne oder Kirsche, besonders in Italien auf dem Markt (Fig. 6).

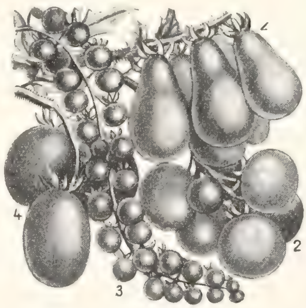


Fig. 6. Tomaten, nicht fasziierte Sorten. 1 birnförmige, 2 apfelförmige, 3 kirschförmige, 4 eiförmige (Criterion) Sorte.

Durch eine infolge der Kultur entstandene, erblich festgehaltene Mißbildung (Fasziation, Verbänderung) erscheinen die Früchte viel größer, vielfächerig, außen stumpfwulstig und gefurcht. Die Schale ist sehr dünn, glatt, scharlachrot, seltener goldgelb oder gelblichweiß, das Fleisch sehr saftig. Ihre Kultur ist gegenwärtig sehr umfangreich, Italien, Ungarn und selbst Aegypten sind Exportländer. Die aus Tomaten erzeugte Marmelade ist häufig mit gelben Rüben verfälscht.

— Eierfrüchte, Melanzane, Melanzanäpfel, Aubergine, die reifen frischen Früchte von Solanum Melongena L., der in wärmeren Ländern im Freien, bei uns in Gärten oder in Töpfen kultivierten Eierpflanze. Es sind länglich-eiförmige, gurkenähnliche oder auch rundliche Beeren von violetter, schwarzvioletter oder roter Farbe, deren saftiges Fruchtfleisch zwei Fächer mit zahlreichen, an der Scheidewand haftenden Samen umschließt (Fig. 7). Eine besondere Spielart hat weiße Früchte von der Gestalt und Größe eines Hühnereies, diese ist vorwiegend nur Zierpflanze. Zum Genusse dienen die violettfrüchtigen Sorten. — Die unreifen grünen Früchte verschiedener Capsicumarten werden als spanischer Pfeffer, Pfefferoni, Beißbeeren meist eingelegt verwendet (vgl. den Artikel „Gewürze"). — Die Familie der Leguminosae liefert: Schnittbohnen (grüne Bohnen, grüne Fisolen), die unreifen Hülsen verschiedener kultivierter Phaseolusarten, besonders der gemeinen Gartenbohne, Phaseolus vulgaris L. und der Feuerbohne, Ph. multiflorus Lam. (vgl. den Artikel „Brotfrüchte"). Nach der Farbe unterscheidet man grün- und gelbhülsige Schnittbohnen, letztere sind die Spargel-, Wachs- oder Butterbohnen, bleichgelbe, meist gerade und über dem Samen aufgetriebene, ziemlich große Hülsen. Die frühen zartesten Sorten kommen aus Italien und Südfrankreich, die später erscheinende Ware ist inländisches Erzeugnis. Sehr groß ist der Bedarf der Konservenfabriken an diesem Gemüse. — Grüne Puffbohnen (grüne Pferdebohnen), von Vicia Faba L., sind sowohl die unreifen, grünen Hülsen (Fig. 8), als auch die unreifen Samen



Fig. 7. Eierfrucht. Solanum melongena L. Sorte: „Lange, violette".

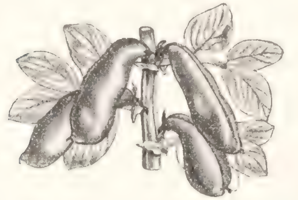


Fig. 8. Puffbohne, Hülsen. Sorte: „Carters Mammutpuffbohne".

allein, die auch vorwiegend verwendet werden. — Ebenso werden von den grünen Erbsen die noch unreifen, zarten, geschlossenen Hülsen und die unreifen Samen für sich als Gemüse verwendet. Sie stammen von der Zuckererbse, Pisum sativum L. var. saccharatum hort. und von der Sichelerbse P. s. var. leptolobium Cam. mit den Kulturformen Pahl- oder Kneifelerbse und Markerbse. Von den letztgenannten Formen kommen nur die Samen zur Verwendung; die echten Zuckererbsen liefern die zarten, süßschmeckenden Hülsen. Im reifen Zustande sind die Samen der Pahlerbse glatt und rund, die der Markerbse eckig, ein Unterschied, den die unreifen Samen aber noch nicht erkennen lassen, weshalb auf dem Markt beide Sorten zusammengeworfen werden. Die grünen Erbsen sind das wichtigste Konservengemüse.

Einer nicht unbedeutenden Verwendung erfreuen sich auch die Maiskolben, von denen die noch ganz jungen, zarten, 4 bis 6 cm langen Kolben, von den Hüllen und den fadenförmigen Griffeln befreit, zu Mixed pickles eingelegt werden. Die älteren, mit noch weißen, weichen, saftigen Früchten pflegt man roh, in Salzwasser gelegt oder gebraten zu genießen. — Die Früchte des Schlangenrettigs, Raphanus caudatus L., phantastisch gewundene, bis 80 cm lange Schoten, auf Java „Mougri" genannt, werden wie Rettig in grünem Zustande genossen; sie gedeihen auch in unseren Gärten gut. — In fast allen tropischen Ländern wird Abelmoschus esculentus (L.) Mey (= Hibiscus esculentus L., Fam. Malvaceae), ein einjähriges Kraut, kultiviert, dessen junge Kapselfrüchte, Okro, Ochro, Gombo, eßbarer Eibisch genannt, gekocht ein angenehm schmeckendes, schleimiges Gemüse geben.

4. Konservierte Gemüse. Gewisse Gemüsearten, wie die Kohlarten, Rüben, dauern über Winter, wenn sie gegen Frost geschützt werden und können also immer frisch geliefert werden. Durch die hochentwickelte Treibkultur ist es nun allerdings möglich geworden, auch die feinsten Gemüse zu allen Jahreszeiten im frischen Zustande zu erhalten; einer Verallgemeinerung des Gebrauches von Treibgemüsen steht aber der hohe Preis derselben entgegen. Es hat sich daher die Konservierung vieler Gemüsearten als nötig und auch sehr einträglich erwiesen, so daß sich wie beim Obst ein eigener Industriezweig daraus entwickelt hat. Als Konservierungsmittel dienen Salz und Essig — ersteres z. B. für Sauerkraut, saure Rüben, Salzgurken, letzterer für rote Rüben, Mixed pickles usw. —, ferner das bekannte Appertsche Verfahren mittels Luftabschluß für feine Gemüse und endlich

das Trocknen und Komprimieren nach vorhergehender Behandlung mit Wasserdampf. Zahlreiche Fabriken beschäftigen sich mit der Herstellung dieser Trockenkonserven. Die nach dem Appertschen Verfahren dargestellten Büchsen- und Glaskonserven werden häufig künstlich aufgefärbt, da die ursprüngliche Farbe meist verloren geht.

Literatur. *Codex alimentarius austriacus, I. Bd. Wien 1911.* — **Hempel,** *Handbuch der Obst- und Gemüsetreiberei, 2. Aufl. Berlin 1898.* — **Böttner,** *Praktische Gemüsegärtnerei, 4. Aufl. Frankfurt a. O. 1904.* — **Gressent,** *Einträglicher Gemüsebau, 3. Aufl. Berlin 1905.* — **Lange,** *Allgemeines Gartenbuch, 2. Aufl. Leipzig 1908.* — **Heinemanns** *Gartenbibliothek, Der Küchen- oder Gemüsegarten, 6. Aufl. Leipzig 1909.* — **J. König,** *Chemie der menschlichen Nahrungs- und Genußmittel, 4. Aufl. Berlin 1903.*

T. F. Hanausek.

Generationswechsel.

Der Generationswechsel besteht bei den Tieren entweder in einer Aufeinanderfolge geschlechtlich und ungeschlechtlich sich fortpflanzender Generationen oder in einer Folge von rein geschlechtlichen und parthenogenetischen Generationen. Im ersteren Fall spricht man von echtem Generationswechsel oder Metagenesis, im letzteren von Heterogonie. Diese Erscheinungen werden in den Artikeln „Deszendenztheorie“, „Fortpflanzung“, „Polymorphimus“ und „Tierstaaten“, sowie bei denjenigen Tiergruppen behandelt, bei welchen sie vorkommen, nämlich bei den Cölenteraten, Würmern, Krebsen, Insekten und anderen Gliedertieren, sowie Tunicaten.

Genußmittel.

Vegetabilische Genußmittel.

I. Allgemeines.

Definition. Verbreitung. Arten des Gebrauchs, spezifische Bestandteile. Gewisse Pflanzenprodukte üben auf das Nervensystem des Menschen, nachdem sie auf irgendeine Art dem menschlichen Körper zugeführt worden sind, einen eigentümlich erregenden (und schließlich häufig auch betäubenden) Einfluß aus, der in der Wirkung eines oder mehrerer, chemisch wohl charakterisierter Bestandteile dieser Produkte begründet ist. Sie werden als Genußmittel bezeichnet und zeigen in ihrer Wirkung eine gewisse Aehnlichkeit mit den Gewürzen. Während aber diese den Zweck haben, die Aufnahme der Nahrungsmittel zu unterstützen, also, wie Hartwich sehr zutreffend sagt, Gehilfen der Nahrungsmittel sind, die schon durch ihre unmittelbare, gewissermaßen äußere Einwirkung auf bestimmte Nerven ihre Dienste leisten, äußert sich die Wirkung der Genußmittel erst nach der Resorption im Körper. Die Wirkung ist zunächst eine anregende, die Nerventätigkeit wird in einer Weise beeinflußt, die uns angenehm ist, uns Wohlbehagen verursacht oder es erhöht. Die Kehrseite dieser Wirkung zeigt sich aber in der auf das Stadium der Exzitation folgenden Depression, die sich allerdings sehr verschieden äußert, bei einigen Genußmitteln, wie beim Alkohol, Opium, in heftiger Weise, bei anderen, beim Kaffee, Tee usw. — einen mäßigen Gebrauch vorausgesetzt — ganz unmerklich. Außerdem ist aber auch der häufige und konstante Gebrauch mit einer dauernden Schädigung des Gesundheitszustandes verbunden.

Wieso es kommt, daß die Genußmittel (trotz der nachträglich sich einstellenden ungünstigen Einwirkung) seit jeher sich der größten Verbreitung und allgemeinen Anwendung erfreuen, kann wohl nur in dem Streben der Menschen nach zeitweiligem Wohlbehagen, nach Milderung und Niederkämpfen widriger Lebenseindrücke seine Erklärung finden. So läßt es sich verstehen — so merkwürdig auch diese Erscheinungen in der Kulturgeschichte der Menschheit sind —, daß der Gebrauch der Genußmittel nicht an Ort und Zeit, nicht an Rasse, Stand und Kulturhöhe gebunden ist, daß sie, wie das Quadrifolium Alkohol, Tabak, Kaffee und Tee, eine wahrlich universelle Bedeutung und Verbreitung erlangt haben, die sie mit den unentbehrlichsten Lebensmitteln und den fast gleich unentbehrlichen Textilien in der Produktionshöhe wetteifern läßt.

Nicht minder merkwürdig ist es, daß Genußmittel sehr verschiedener Abstammung, die aber ein und dasselbe anregende Prinzip (z. B. Coffein) enthalten, von den Menschen an verschiedenen, weit voneinander geschiedenen Erdgebieten gefunden wurden, obwohl sie z. T. erst eine eigenartige Zubereitung erfahren mußten, um die erwünschten Wirkungen nach dem Konsum zu äußern. „Daß die Urvölker nicht allein die Rohstoffe, sondern auch die zur Entwickelung

ihrer Eigenschaften nötigen und bis zum heutigen Tage wesentlich unverändert beibehaltenen Aufbereitungsweisen gefunden haben, kann als ein Beweis ihres wunderbaren Spürsinnes gelten" (J. Moeller, Mikroskopie der Nahrungs- und Genußmittel, 2. Aufl., S. 403). Haben sie ja doch auch alle pflanzlichen Heilmittel entdeckt! Allerdings wird der Zufall hierbei die erste Rolle gespielt haben und gewiß noch nicht etwa der Wunsch nach angenehmer Gestaltung der Daseinsbedingungen oder nach leichterem Ertragen von Mühsal und Leid; dieser Wunsch, das Begehren nach Genußmitteln um des Genusses willen, mag erst viel später gekommen sein, war aber dann, wie ich oben ausführte, die wichtigste Ursache der großen Verbreitung und Verallgemeinerung der Anwendung.

Ueber die Verbreitung vom Entdeckungsgebiete aus — es fand aber auch das Entgegengesetzte, die Reduktion des ursprünglichen Gebietes, statt — hat Hartwich (Die menschlichen Genußmittel, S. 11) folgende interessante Zusammenstellung gegeben:

„1. Genußmittel von lokaler Bedeutung, die über das Gebiet, in dem sie entstanden sind, nicht oder nur wenig hinauskamen . . ." (Pituri, Kakteen, Kat, Niope, Fliegenschwamm, Guarana). — „2. Genußmittel von weiter Verbreitung, die aber doch in ethnographischer oder religiöser Beziehung beschränkt geblieben ist . . ." (Kolanuß, Koka, Haschisch). — „3. Genußmittel, die bei mehreren Völkern in Gebrauch sind . . ." (Betel, Mate, Opium usw.). — „4. Genußmittel, die sich von einem oder wenigen Punkten aus (wie vielleicht der Tabak) fast über die ganze Erde verbreitet haben: Tabak, Kaffee, Tee, Kakao". — „5. Genußmittel, die ebenfalls auf der ganzen Erde im Gebrauch sind, die aber an mehreren (vielleicht vielen) Punkten aufgefunden wurden: die alkoholischen Getränke. Ihre Verbreitungsfähigkeit ist dann eine verschiedene gewesen. Wein, Bier und Branntwein haben manche anderen zurückgedrängt." — Weitere Ausführungen dieser Fragen und Verhältnisse s. bei Hartwich, l. c.

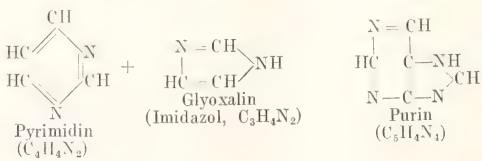
Die Arten oder Formen der Anwendung der Genußmittel sind zunächst bezüglich des Zustandes des einzelnen Objektes zweifach, je nachdem dasselbe in rohem oder in einem durch gewisse Zubereitungen veränderten Zustande zum Verbrauche gelangt; bei der weitaus größeren Zahl ist das letztere der Fall. Ferner lassen sich die Genußmittel nach der Art der Zufuhr in den Körper unterscheiden in solche, die geraucht, geschnupft, gekaut, gegessen oder getrunken werden, letztere als Extrakte, Absud, Gärungsprodukte oder Destillate usw., wobei ein und dasselbe Genußmittel auch verschiedenen Anwendungsformen unterliegen kann (Opium, Haschisch, Tabak). Nationale, kulturelle (auch religiöse) und volkswirtschaftliche Einflüsse sind hierbei von größter Bedeutung.

Die spezifischen Bestandteile, die die hier zur Besprechung gelangenden Naturprodukte zu Genußmitteln stempeln, sind, wie schon erwähnt, zumeist wohl charakterisierte, chemische Stoffe, die zum Teil auch schon künstlich dargestellt werden konnten. Nur einige, erst durch die Zubereitung entstandenen Substanzen, z. B. die Röstprodukte des Kaffees, sowie die erregenden Stoffe auf kleine Gebiete beschränkter Genußmittel sind noch nicht in allen ihren Beziehungen erkannt. Als die meist verbreiteten Genußmittel der Gegenwart sind an erster Stelle die sogenannten geistigen Getränke (Wein, Bier, Branntwein) zu nennen, deren gemeinsamer spezifischer Bestandteil der Aethylalkohol ist. Von diesen ist hier abgesehen und der vorliegende Aufsatz behandelt nur die vegetabilischen Genußmittel:

a) Eine größere Anzahl derselben enthält das Alkaloid Koffein und dessen nächste Verwandten, das Theobromin und das Theophyllin. Diese Alkaloide gehören einer Gruppe chemischer Substanzen an, die als Purinkörper zusammengefaßt werden.

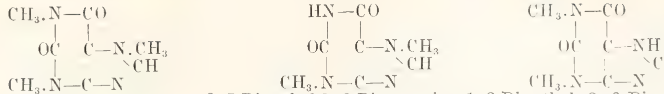
Das Purin, $C_5H_4N_4$, ist der Stammkörper stickstoffhaltiger Abbauprodukte des tierischen Leibes, wie der Harnsäure, des Guanins, Adenins, Hypoxanthins, Xanthins u. a. und es ist von hohem wissenschaftlichem Interesse, daß hierher auch Stoffe pflanzlicher Abstammung gehören, ein Beweis, daß in beiden Organismenreihen sich gleichwertige oder ähnliche Prozesse abspielen, die für die Einheit der Lebewesen Zeugnis ablegen.

Das Purin ist eine Kombination eines Pyrimidinkernes mit einem Glyoxalinkern:



Pyrimidin ($C_4H_4N_2$) + Glyoxalin (Imidazol, $C_3H_4N_2$) → Purin ($C_5H_4N_4$)

Treten zu dem N des Purinkernes Methylgruppen, so entstehen die Methyldioxypurine und zwar Trimethyldioxypurin d. i. Coffein, und zwei Dimethyldioxypurine, Theophyllin und Theobromin.

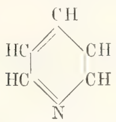


1,3,7-Trimethyl-2, 6 Dioxypurin Coffein. $C_7H_{10}N_4O_2 + H_2O$ — 3, 7-Dimethyl-2, 6 Dioxypurin Theobromin $C_7H_8N_4O_2$ — 1, 3-Dimethyl- 2, 6 Dioxypurin Theophyllin, $C_7H_8N_4O_2 + H_2O$.

2,6-Dioxypurin ($C_5H_4N_4O_2$) tritt auch als selbständiger Körper auf (Zersetzungsprodukt im menschlichen Harne, in einigen Guanosorten) und wird Xanthin genannt, daher man Coffein und Theobromin auch als Xanthinbasen bezeichnet.

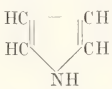
b) Eine zweite Gruppe von Genußmitteln enthält Nicotin, $C_{10}H_{14}N_2$, das Tabaksgift. Es gehört den Pyridinkörpern an und es ist gelungen, künstlich ein Nicotin (i-Nicotin) darzustellen, dessen physikalische Konstanten eine nahezu vollständige Uebereinstimmung mit dem natürlichen Nicotin der Tabakblätter zeigen.

Nicotin ist eine Kombination des Pyridinkerns mit dem methylierten fünfgliedrigen Pyrrolkern. Die von Körner aufgestellte Konstitutionsformel des Pyridins zeigt einen Benzolkern, in dem an Stelle einer CH-Gruppe ein N tritt:



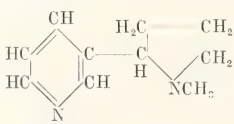
Pyridin (C_5H_5N)

Wird ein H durch den (fünfgliedrigen) Pyrrolkern ersetzt



Pyrrol (C_4H_5N)

und werden dem Pyrrolkerne Methylgruppen hinzugefügt, so gelangt man zu der Konstitutionsformel des Nicotins:



i-Nicotin ($C_{10}H_{14}N_2$)

Zu den Pyridinkörpern sind auch die Areca-Alkaloide zu zählen, von denen das einzige physiologisch wirksame, das Arecolin, $C_8H_{13}NO_2$, der Methylester der Nicotinsäure (Pyridinkarbonsäure) ist.

c) Die Koka-Blätter enthalten Kokain (Cocain, Benzoylekgoninmethylester), $C_{17}H_{11}NO_2$, das auch künstlich aus Ekgonin und dessen Verbindungen dargestellt wurde. Ekgonin ist eines der in der Koka enthaltenen, medizinisch unbrauchbaren Nebenalkaloide.

d) Eine besondere Gruppe bilden die narkotisch wirkenden Genußmittel, zu denen Opium und die Hanfpräparate gehören. Ersteres ist bezüglich seiner wirksamen Bestandteile in ausreichendem Maße aufgeklärt, die Hanfpräparate bedürfen noch weiteren Studiums (vgl. den Artikel „Alkaloide").

e) Schließlich sind noch einzelne, in ihrer Anwendung auf kleine Gebiete beschränkte Genußmittel zu erwähnen, wie Kawa-Kawa, Kat u. a., von denen unsere Kenntnisse über ihre spezifischen Bestandteile noch sehr gering sind.

II. Einzeldarstellungen.

A. Purinkörper enthaltende Genußmittel.

1. **Tee** (chinesischer, russischer, Karawanentee, Ziegeltee). Die in eigentümlicher Weise zubereiteten Blattknospen und jüngeren Blätter von Thea sinensis L. (Camellia sinensis Link, Fam. Theaceae; s. Bd. I S. 407, Fig. 67), liefern den Tee. Der Teestrauch hat seine Heimat wahrscheinlich in Oberassam und auf der südchinesischen Insel Hainan; von da soll er im Jahre 810 n. Chr. nach China und Japan gekommen sein. Botanisch werden zwei Hauptvarietäten unterschieden: a) viridis L., mit ausgebreiteten Zweigen, blaßgrünen, lanzettlichen Blättern und einzelstehenden Blüten, b) Bohea L., mit aufrechtstrebenden Zweigen, dunkelgrünen, elliptischen, kleineren Blättern und paarweise oder zu dreien gereihten Blüten. Die von diesen noch weiter unterschiedenen Rassen und Kulturformen lassen sich in der Handelsware nicht gut erkennen, da zu dieser nur die ersten, jugendlichen Blätter verwendet werden. Doch lassen sich zwei Formen auseinanderhalten, der chinesische und der Assamtee. Hartwich gibt von beiden folgende Beschreibung: Chinesischer Tee. „Die Blätter sind lanzettlich bis oval, gar nicht oder nur kurz zugespitzt, am Rande gesägt mit knorpelig zugespitzten Zähnen. Vom Mittelnerv gehen jederseits Seitennerven ab, die mit jenem einen Winkel von 50—60° bilden. Das Verhältnis der Breite des Blattes zu seiner Länge beträgt 1 : 3,5—4,0. Das Blatt ist selten länger als 12 cm (Fig. 1)." — Assamtee (Thea sinensis, var. assamica Sims). „Die Blätter sind oval, meist mit deutlich vorragender Spitze (sogenannte Träufelspitze). Der Winkel der Seitennerven mit dem Mittelnerven beträgt durchschnittlich 70°, das Verhältnis der Breite des Blattes zu seiner Länge beträgt 1 : 2,5, das Blatt wird bis 25 cm lang. Kultiviert in

Vorderindien, auf Ceylon, Japan und in Natal" (Fig. 2).

Der anatomische Bau des Blattes ist durch das Vorkommen bizarr gestalteter Idioblasten (Astrosklereiden) charakterisiert. Die Oberhaut der Oberseite ist frei von Spaltöffnungen, während die der Unterseite zahlreiche, breitelliptische oder



Fig. 1. Chinesischer Tee, a Kongosorte, vollständiges Blatt, b sehr junges Blatt aus derselben Sorte. Nach T. F. Hanausek.



Fig. 2. Die zwei typischen Blattformen: A Blatt von Thea sinensis L., B Blatt von Thea assamica Mast. Natürliche Größe. Nach Sadebeck.

rundliche Spaltöffnungen führt (Fig. 3). Außerdem sind daselbst einzellige, dickwandige, an der Blattoberfläche rechtwinklig abgebogene Haare eingeschaltet (h). Die jüngsten, noch nicht entfalteten Blättchen sind auf der Unterseite von feinen Haaren silbergrau. Das Blattmesophyll besteht aus dem meist zweireihigen, Chlorophyll führenden Palisadenparenchym und dem Schwammparenchym (p), dessen Zellen hier und da kleine Calciumoxalatdrusen enthalten. Solche Drusen sind auch in Kammerfaserzellen längs der Gefäßbündel vorhanden (kr). Die im Mesophyll eingeschalteten Idioblasten (id) besitzen, wofern sie in den Blattflanken vorkommen, Trägerform mit Gabelästen, in der Nähe des Mittelnerven sind sie unregelmäßig mehrästig. In sehr jungen Blättern sind sie noch wenig entwickelt und dünnwandig. Aehnliche Zellformen findet man auch in den Blättern der nächst verwandten Kamellie, verschiedener Capparidaceen und Marcgraviaceen (vgl. Solereder, Systematische Anatomie, S. 919).

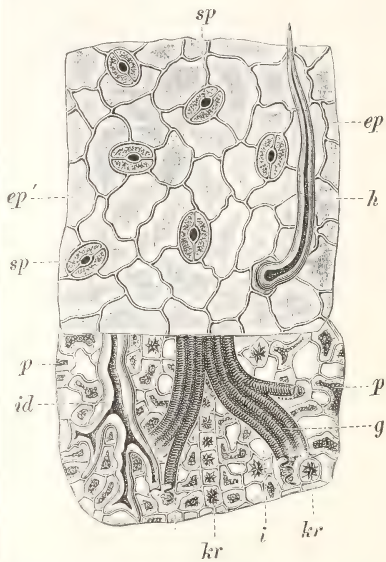


Fig. 3. Gewebe des Teeblattes, von der Unterseite gesehen. ep' Oberhaut mit Spaltöffnungen sp, h Haar, darunter Gewebe aus dem Mesophyll, p Schwammparenchym mit Interzellularräumen i, g Spiroiden, kr Kristallzellen, id Idioblast. Nach T. F. Hanausek.

Nach der Zubereitung unterscheidet man schwarzen und grünen Tee; die als gelber Tee bezeichneten Sorten können dem ersten zugerechnet werden. Die Zurichtung besteht im wesentlichen aus dem Welkenlassen der gepflückten Knospen und Blättchen, dem Kneten und Rollen der welken Blätter, worauf sie für grünen Tee einfach getrocknet werden, während zur Herstellung des schwarzen Tees die gerollten Blätter einer leichten Fermentierung unterworfen werden müssen; sie werden in mit Tüchern bedeckten Bambuskörben aufgeschichtet und während einiger Stunden sich selbst überlassen und hierauf getrocknet. Das Welkmachen der Blätter geschieht im Fabriksbetrieb durch künstliche Erwärmung, das Rollen mit eigenen Maschinen (Ausführliches

darüber bei Tichomirow, Tschirch, v. Vogl und Hartwich).

China ist das erste und älteste Produktionsland des Tees. Außer der chinesischen Provenienz gibt es noch japanischen, indischen (Ceylon- und Assamtee), Java-, Reunion- und brasilianischen Tee. Die alten Bezeichnungen der chinesischen Teesorten sind auch auf die übrigen Provenienzen übergegangen. Vom schwarzen Tee unterscheidet man Congu, Souchong, Oulong, Pecco. Diese gliedern sich wieder in verschiedene Feinheitsqualitäten, insbesondere Pecco, dessen feinste aus den jüngsten noch unentfalteten, unterseits seidenhaarigen Blättchen besteht und noch einige ältere schwärzliche Blätter enthält, daher zweifarbig, grau und schwarz aussieht. „Peccoblüten" ist nur die Bezeichnung für eine feine Qualität und enthält keine Blüten des Teestrauches, die überhaupt nicht in die Ware gelangen; wohl aber finden sich in geringen Sorten unreife Früchtchen und Stielchen.[1]) Die bekanntesten Sorten des grünen Tees sind Tonkay, Haysan, Oulong, Haysan, Haysan-Skyn, Imperial-(Perl-) Tee, Gunpowder (Schießpulvertee); vgl. meine „Nahrungs- und Genußmittel" (S. 373ff.). Haupthandels- und Ausfuhrplätze für chinesische Sorten sind Kiukiang und Hankeu, Shanghai, Canton, Futscheu und Amoy. „Shanghai liefert schwarzen Tee, besonders Congu und Souchong, und neben Kiukiang den besten grünen Tee, Futscheu und Amoy nur schwarzen, Canton schwarzen und grünen (Cantonmade) Tee" (Vogl).

Der von den asiatischen Nomadenvölkern konsumierte Ziegeltee wird aus älteren, zur Bereitung des eigentlichen Genußmittels nicht tauglichen Blättern, aus den Zweigspitzen und Abfällen dargestellt und stellt nach J. Moeller eine Art Gemüsekonserve vor. Den chinesischen Sorten macht gegenwärtig besonders der indische Tee große Konkurrenz, da er durch ganz vorzügliche Qualitäten auf dem europäischen Markt vertreten ist. Im Jahre 1910 exportierte Indien 236 094 700, Ceylon 191 860 000, China dagegen nur 196 193 700 engl. Pfund. Java sandte auf den Markt 37 000 000[2]), Japan (1906) 56 789 081, Natal 1 650 000 engl. Pfund. Der Gesamtexport betrug 681 828 571 engl. Pfd. gegen 576 741 493 engl. Pfund im Jahre 1896. In Europa sind London, Hamburg, Bremen und Marseille die wichtigsten Teemärkte.

Der wichtigste Inhaltskörper des Tees, das Coffein (Thein), ist darin zu 1,09 bis 4,67% enthalten. Außerdem enthält Tee noch Theophyllin, Gerbsäure und Boheasäure (4,48 bis 25,20%), mineralische Bestandteile (4,1 bis 8,03%, Spuren von Teeöl usw. Das Teeöl scheint nicht ursprünglich im Tee enthalten zu sein, sondern sich erst bei der Gärung zu entwickeln, sein Hauptbestandteil ist ein Alkohol von der Formel $C_6H_{12}O$.

Die Beurteilung der Qualität richtet sich vor allem nach den physiologischen Einwirkungen, Geruch und Geschmack sind die Hauptsache, chemische oder mikroskopische Prüfungen sind hierbei ohne Belang. Auch die sogenannte „Teekraft" nach Martin, d. i. der Gesamtgehalt an Extraktivstoffen, die durch Behandlung des Tees mit einer Mischung von 3 Raumteilen Aether und 1 Raumteil absoluter Alkohol erhalten werden, gibt nur eine beiläufige Orientierung.[1])

Teefälschungen bestehen entweder in der Verwendung von schon gebrauchtem Tee oder in der Substituierung durch Blätter fremder Pflanzen; erstere läßt sich leicht durch die Nestlersche Mikrosublimationsmethode nachweisen. Die Substitution ist selten, soll schon in China (früher wenigstens) mit den Blättern von Eurya japonica Thunb., von Weiden usw. geübt worden sein. Der „koporische" Tee (Rußland) stammt von Chamaenerium angustifolium Scop., der kaukasische oder Batumtee von Vaccinium Arctostaphylos L., der „böhmische" Tee von Lithospermum officinale L.

Die Kenntnis der Teepflanze in China ist schon von sehr alter Zeit her beglaubigt, ein chinesischer Schriftsteller erwähnt sie schon 2700 Jahre v. Chr.; nach Europa scheint Tee zuerst 1636 gekommen zu sein (nach Paris). In den Apotheken des 17. Jahrhunderts hieß die Ware Herba Schak, Herba Cha und Species Thea.

2. Mate (Paraguaytee). Paraguaytee ist ein aus den Blättern verschiedener Arten der Aquifoliaceengattung Ilex bereitetes Genußmittel. Hauptsächlich werden die Blätter von Ilex paraguayensis St. Hil. in Paraguay und Südbrasilien hierzu verwendet. Der Baum liefert vom 7. Jahre an jährlich 30 bis 40 kg Blätter. Die Zubereitung besteht in Durchziehen der beblätterten Zweige durch ein Feuer (analog dem Welkenlassen der Teeblätter), hierauf Rösten über einem offenen Feuer und schließlich Zerkleinern durch Zerstampfen mit säbelartigen Holzstücken. In neuerer Zeit wird das Absengen auch durch Eintauchen in heißes Wasser ersetzt; auch das Rösten und Zerkleinern wird zweckmäßiger besorgt. Die Ware erscheint als ein gröbliches Gemenge von Blatt- und Zweigstücken, oder auch nur als ein aus den Blättern entstandenes Pulver.

---

[1]) Parfümieren (Beduften) des Tees durch wohlriechende Blüten (von Jasminum, Aglaia, Gardenia usw.) findet bei der Exportware nicht statt.

[2]) Nach anderen Berichten aber nur 15 334 689 bezw. 18 472 357 engl. Pfd. Die obige Angabe entstammt dem Bericht des Generalkonsulates in Shanghai.

[1]) Die in vielen Teesorten vorkommenden „Stengel" beeinflussen die Qualität nach A. Besson (Chem. Ztg. 1911) in keiner Weise. Indische und Ceylon-Teesorten von hochgelegenen Plantagen stehen an Güte allen anderen voran.

Das Mateblatt ist bis 16 cm lang, eiförmig bis eiförmig-länglich, in den Blattstiel verschmälert, an der Spitze stumpf oder eingekerbt, am Rande entfernt kerbig-gesägt, kahl, lederig. Das Blattgewebe enthält zwei Palisadenreihen, nur in der Oberhaut der Unterseite Spaltöffnungen, in einzelnen Zellen des Schwammparenchyms finden sich große Kristallrosetten von Calciumoxalat. Der Gehalt an Coffein schwankt zwischen 0,2 und 3,335%, beträgt zumeist 1 bis 1,5%. — In Europa hat sich Mate nicht einbürgern können (Ausführliches s. bei Hartwich, Die menschlichen Genußmittel).

Verwandt mit Mate ist die Cassine, die von Ilex Cassine L. und anderen Arten stammt und von den Indianern im Südosten der Vereinigten Staaten (von Virginia bis zum Rio grande del Norte) wie Mate gebraucht wurde. Bei den Weißen hieß der Trank Black drink. Seine Anwendung ist gegenwärtig nicht mehr üblich.

3. **Kaffee** (die Samen von Coffea arabica L. Rubiaceae). Der Kaffeebaum kommt wild vor in Südabyssinien und in den Galläländern Enarea und Kaffa, wo er nach Schweinfurt mit anderen Gehölzen das als Woena Dega bezeichnete Vegetationsgebiet bildet. Die weiter südlich, am Njassa-See, in Uganda, in Njave aufgefundenen Kaffeesträucher gehören anderen Coffea-Arten an.

Im Habitus erinnert der Kaffeebaum an unsere Kirsche, wird aber gewöhnlich strauchartig gezogen; in der Blütezeit, aber auch mit Früchten beladen, bietet der Baum einen überraschend schönen Anblick (Fig. 4). Die Früchte sind kleinen Kirschen ähnliche Steinbeeren, anfänglich grün, dann gelb und rot und schließlich in Vollreife dunkelviolett. Durch die Kultur entstanden zahlreiche Varietäten, die sich besonders in der Größe, Form und Farbe der Früchte unterscheiden, z. B. var. amarella (café botucatu) mit gelben Früchten, var. Maragogipe (Brasilien) mit größeren Früchten und Samen (wie Liberia-Kaffee) u. a.

Von anderen Coffea-Arten hat nur C. liberica Bull., der Liberia- oder Monroviakaffee, eine größere Bedeutung gefunden. Der Bourbonkaffee (Café Marron) von C. Mauritiana Lam., der einigemal auf dem Markte erschien, ist kein Ersatz des arabischen Kaffees, da er kein Coffein enthält (vgl. Froehner, Die Gattung Coffea und ihre Arten, 1898; und T. F. Hanausek, Bourbonkaffee, Zeitschrift für Untersuchung der Nahrungs- und Genußmittel, 1899, S. 545).

Behufs Gewinnung der Kaffeebohnen sind zwei Methoden in Anwendung, die trockene und die nasse. Nach ersterer werden die zu meist an der Sonne getrockneten Früchte mit Keulen, Stampfen oder Walzen zertrümmert und die Hüllreste durch Schwingen entfernt. Die nasse (westindische, brasilianische) Methode zeigt nach den Produktionsländern einzelne Verschiedenheiten. In Venezuela werden nach A. Ernst die frischen Früchte mit dem Descerezador von der fleischigen Hülle befreit, indem sie durch keilförmige Spalte gegen einen mit vielen stumpfen Spitzen versehenen rotierenden Zylinder gedrängt werden. Darauf überläßt man sie in einem ausgemauerten



Fig. 4. Kaffeebaum, A blühender Zweig, B Zweig mit Früchten. Nach Sadebeck.

Teichbette durch kurze Zeit einer Gärung, und trocknet sie auf großen, mit Ziegeln gepflasterten Höfen. In der Trilla wird dann die den Samen umhüllende Pergamentschale durch ein in einem kreisförmigen Bett laufendes schweres Holz oder Steinrad zerquetscht und der Venteador trennt schließlich die Spreu von den Samen. Mitunter ist die Trilla auch ein Stampfwerk. Sehr zweckmäßig ist die Zubereitung in Indien und auf Java, worüber Tschirch ausführlich berichtet hat („Indische Heil- und Nutzpflanzen").

Die Kaffeefrucht ist zweifächerig. Das süß schmeckende Fruchtfleisch umschließt ein dünnes, sehr zähes und festes Samengehäuse (die innerste Fruchtschicht oder Endokarp), das zwei Fächer bildet, in denen je ein Same liegt. Mitunter (meist an alten Bäumen und an den Zweigspitzen) schlägt ein Same fehl, die Frucht enthält dann nur einen zylindrischen oder rundlichen Samen, den sogenannten Perlkaffee, der ausgelesen und als besonders gute Sorte geschätzt wird, was er aber nicht verdient.

Aus dem frischen Fruchtfleisch bereitet man in Arabien ein weinartiges Getränk, den Kischr oder Geschr. — Auch die bei der Bereitung abfallenden Hüllen werden zur Herstellung eines Extraktes verwendet, der beim Rösten der Kaffeebohnen als Zusatz dient.

Der Same besitzt eine dünne, glänzende Samenhaut, das „Silberhäutchen", die bei der Bereitung ebenfalls größtenteils entfernt wird. Somit ist die Kaffeebohne nur der Samenkern; er besitzt die bekannte plankonvexe Gestalt (plane Bauch- und gewölbte Rückenfläche), ist im Umriß eirund oder elliptisch und trägt auf der Bauchfläche eine Längsrinne (mit Resten der Samenhaut), entstanden durch die Faltung des hornigen, gelben, grünlichen, bläulichen oder braunen Nährgewebes, das die Hauptmasse des Samens ausmacht. In einem entsprechenden Hohlraume desselben am unteren Rande liegt der Keim. In betreff des anatomischen Baues mögen folgende Angaben genügen. Die in der Furche steckenden Reste der Samenhaut zeigen im Querschnitt drei Zellschichten, deren oberste sehr charakteristische, meist gestreckte, spindelförmige, schiefporöse Sklereiden enthält. Das Nährgewebe besteht aus polyedrischen Zellen, deren Wände von der Fläche grob netzleistenförmig verdickt, im Durchschnitt knotig erscheinen. Die Verdickungen sind Reservezellulose und werden bei der Keimung aufgelöst. Als Zellinhalt findet sich ölhaltiges Plasma, Gerbstoff, Zucker, mitunter auch feinkörnige Stärke in sehr geringer Menge.

Der Gehalt der Kaffeebohnen an Coffein schwankt zwischen 0,3 und 2,36%, das Mittel ist nach König 1,07%. Es ist nur gebunden vorhanden und zwar als chlorogensaures Kali-Coffein. Die Chlorogensäure ist dem Kaffee eigentümlich und kann in Kaffeesäure und Chinasäure gespalten werden; außerdem ist noch eine zweite Säure, die Coffalsäure enthalten. Der Fettgehalt beträgt 10 bis 13%, von Zucker sind 8,62, von Aschenbestandteilen 3,02% vorhanden.

Von der großen Anzahl der Provenienzsorten des Kaffees, die in ihren Qualitäten sehr bedeutende Unterschiede darbieten, mögen hier nur die Haupttypen genannt werden: Englisch-indische Sorten, die des Festlandes (die Nilaghiri) und die Ceylonsorten, die sich in Natives und in Plantations gliedern. Holländisch-indische mit Java an der Spitze, dann Sumatra und Celebes (Goldmenado). Nordamerikanische, wie Mexiko, und mittelamerikanische, Guatemala, San Salvador, Nikaragua und Costarica (eine vortreffliche Sorte); Antillenkaffee, wie Kuba, Jamaika, Puertorico (eine der besten, wird schon dort gefärbt und gibt ein haltbares, sich nicht „säuerndes" Getränk); Südamerikanische mit den guten Sorten von Venezuela und vor allem Brasilien, bezüglich der Quantität das erste Kultur- und Exportgebiet. Santos produziert allein 300 Mill. kg. Das ganze Brasilien 636, Holländisch-Indien 35,3, Venezuela 56, Guatemala 36,8 Mill. kg; die Gesamtproduktion betrug 1905 890, 1907 über 900 Mill. kg. Der Konsum in Europa und Nordamerika beträgt per Jahr und Kopf der Bevölkerung: Holland 5,65, Belgien 4,44, Nordamerika 3,90, Schweiz 3,02, Dänemark 2,80, Skandinavien 2,60, Deutschland 2,30, Frankreich 1,14, Oesterreich 0,90, England 0,48, Italien 0,47, Portugal 0,34, Spanien 0,16, Rußland 0,083 kg.

Der Kaffee wird bekanntlich nur im gerösteten Zustande verwendet. Durch das Rösten wird die chemische Zusammensetzung sehr bedeutend geändert, der Wassergehalt geht zurück, die Stickstoffsubstanzen werden durch Zersetzung vermindert, der Fettgehalt nimmt (relativ) zu, das Coffein ab, der Zucker wird in Karamel verwandelt. Außerdem entwickelt sich ein empyreumatisches Kaffeeöl, das Caffeol, das den bekannten, angenehmen, beim Rösten sich entwickelnden Geruch bedingt.

Ueber die Geschichte des Kaffees vgl. Hartwich, l. c. S. 307 ff.

Eine besondere volkswirtschaftliche und nationalökonomische Bedeutung kommt den Kaffeesurrogaten zu, von denen die Zichorie, die geröstete und zerkleinerte Wurzel des kultivierten Wegwartes, Cichorium Intybus L., der Feigenkaffee (Süddeutschland, Oesterreich) und die aus Cerealien und Malz bereiteten Surrogate eine umfangreiche Anwendung gefunden haben.

4. **Kolanuß** (die Samen und die einzelnen, auseinandergebrochenen Keimblätter der Sterculiacee Cola vera Schumann). Das Verbreitungsgebiet des Baumes reicht in Senegambien vom 11° n. Br. bis zum 5° s. Br. in Loango und im Kongogebiet. Diese Samen besitzen zwei Keimblätter. Südlich von diesem

Gebiet liefert eine Kolaart, die gegenwärtig als Cola acuminata var. Ballayi Schumann aufgefaßt wird, Samen mit 4 bis 6 Keimblättern. Die Samen von C. vera sind unregelmäßig eirund, die Keimblätter ungleich, dick, bald flach, bald nach außen gewölbt, an der Oberfläche rotbraun, im Innern zimtbraun, von herbem und etwas bitterem Geschmack (Fig. 5). Der Hauptinhalt besteht aus einfachen, vielgestaltigen und das nördliche Südamerika, also Columbien, Venezuela, Guayana, Nordbrasilien, Ecuador und Peru einschließt. Die sich stetig steigernde Anwendung dieses Genußmittels hat sein Kulturgebiet bedeutend erweitert und wir finden ausgedehnte Kulturen in Tropengebieten anderer Weltteile; in Afrika den Kongostaat, Kamerun, die Inseln Reunion, Mauritius, Madagaskar, in Asien Ceylon, Java, Celebes, die Molukken und Philippinen.

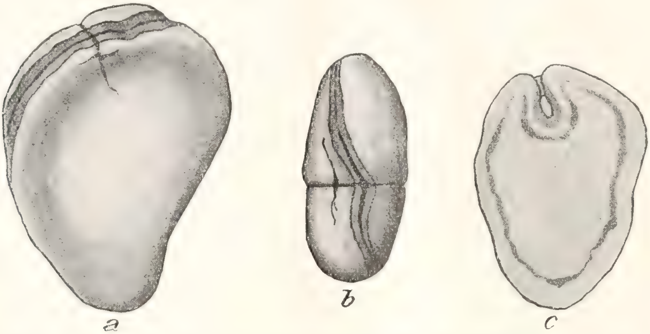


Fig. 5. Kolanuß von Cola vera K. Schumann. a von der Seite gesehen; b von oben, läßt die rechtwinklig zur Trennungslinie der beiden Keimblätter laufenden Keimungsspalten und die mit diesen sich kreuzenden sekundären Spalten erkennen; c Keimblatt von innen, am oberen Ende das Würzelchen und die Plumula. Natürliche Größe. Nach Hartwich.

Stärkekörnern. Die braune Färbung rührt von einem Glykosid, dem Kolanin her, das schon beim Erwärmen in Wasser sich in Coffein, Glykose und Kolarot spalten läßt. Außer Coffein (1,8 bis 2,35%) enthält die Kolanuß noch Theobromin (0,02 bis 0,04%). Sie ist ein hervorragendes Handelsobjekt von der Westküste Afrikas nach dem Flachsudan und spielt im Leben der Sudanesen eine sehr wichtige Rolle als unentbehrliches Genußmittel und als Wertmesser (v. Vogl). In Europa findet sie hauptsächlich nur Verwendung als coffeinhaltiges Heilmittel.

5. Guarana. Auch die Guarana, ein in Südamerika aus den Samen von Paullinia sorbilis Mart. (Sapindaceae) hergestellte Paste, in der Heimat ein coffeinhaltiges Genußmittel, wird bei uns nur als Heilmittel gebraucht. Die Guarana besitzt unter allen hierhergehörigen Drogen den größten Coffeingehalt, der bis 6,5% steigen kann. Sie enthält auch eine der Katechugerbsäure nahestehende Gerbsäure und Katechin.

6. Kakaobohnen, Kakao und Kakaopräparate. Die Kakaobohnen sind die Samen des echten Kakaobaumes, Theobroma Cacao L. (Ternstroemiaceae), dessen amerikanisches Verbreitungsgebiet vom 23° n. Br. bis zum 20° s. Br. reicht und Südmexiko, die zentralamerikanischen Republiken, die Antillen

Die Kakaofrucht ist eine bis 20 cm lange, eiförmige, zugespitzte, längsstreifige Beere von gelber oder roter Farbe, und enthält in weichem süßem Muß eingebettet zahlreiche, horizontal liegende Samen (Fig. 6 A, B).

Die Ernte erfolgt (in Ecuador) mit Hilfe langer Stangen, die am Ende ein mit der Schneide nach oben gekehrtes Quermesser tragen. Mit einem kurzen Schnitt wird die Frucht abgetrennt, wobei die Vorsicht zu gebrauchen ist, die übrigen Teile des Fruchtsprosses nicht zu verletzen. Hierauf wird die Frucht mit einem Holzstück oder mit dem Messer geöffnet und entkernt. Die Samen werden von der anhängenden Pulpa befreit, diese wird in Brasilien zu Gelees und zur Darstellung von Branntwein und Essig verwendet. Die weitere Zubereitung der Samen bestand früher in einem einfachen Trocknen, wobei der bittere und herbe Geschmack erhalten blieb. Um dies zu vermeiden, werden die Bohnen einem Gärungsprozeß, dem „Rotten", unterworfen, indem man sie in zementierte Gruben, in Fässer u. dgl. einlegt oder auf geeignete Unterlagen aufschichtet und mit Bananenblättern und Tüchern bedeckt. Hierbei erwärmen sie sich bis über 40° und schmecken nun angenehm milde. Schließlich werden sie sehr sorgfältig getrocknet. Gewisse Sorten werden mit roter Erde gefärbt (Venezuela).

Die Kakaobohnen (Fig. 6, C bis G) sind flach eiförmig, ziemlich unregelmäßig, bis 27 mm lang, 10 bis 15 mm breit und 5 bis 8 mm dick,

zeigen am breiten stumpferen Ende einen flachen glatten Nabel und besitzen eine dünne, zerbrechliche, rotbraune oder graubraune, mit dunkleren verwaschenen Flecken versehene Schale, die den Samenkern umschließt. Dieser ist noch von einem besonderen, sehr zarten, farblosen Häutchen bekleidet, das sich in den Kern stellenweise einstülpt und ihn in kantige Stücke zerklüftet. Dieses „Silberhäutchen" ist der Rest eines Nährgewebes und zwar nach Tschirch eines Perisperms. Der Kern besteht nur aus den beiden fleischigen Keimblättern, die an ihrem Grunde das fast stielrunde, sehr harte Würzelchen einschließen. Die Keimblätter sind an ihren Berührungsflächen gefaltet, uneben, von dunkelvioletter oder braunroter Farbe, im frischen Zustande teils weiß (farblos), teils schon gefärbt.

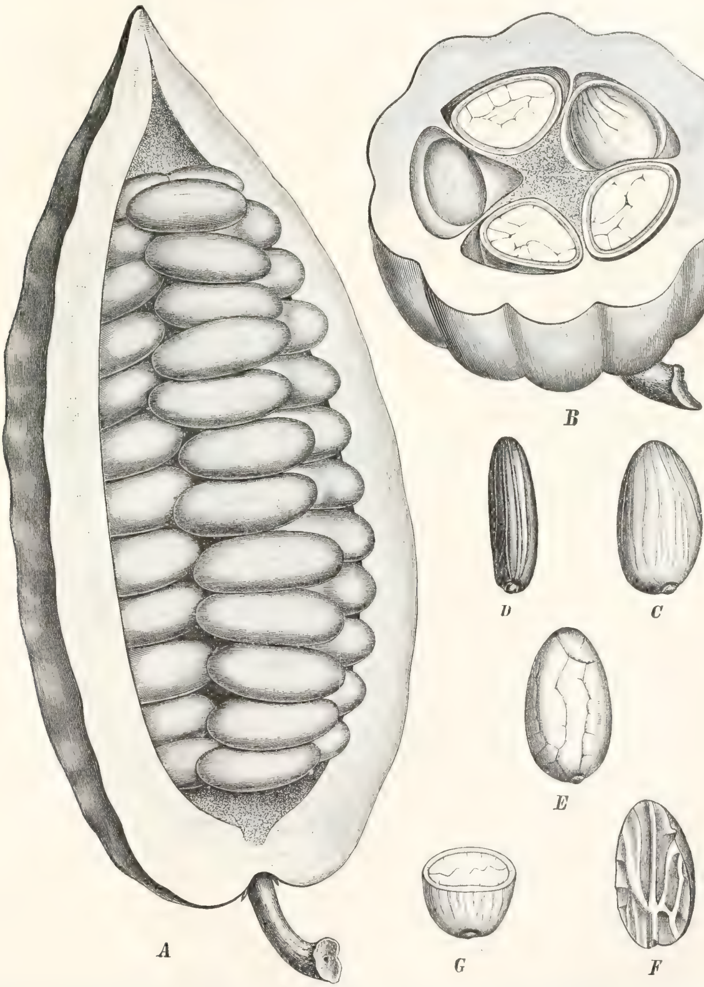


Fig. 6. Frucht und Samen des Kakaobaumes. A Frucht, von der eine Hälfte der Schale weggenommen ist, B Frucht im Querschnitt, C Same von der Seite, D derselbe von vorn, E Keim (Kakaobohne), F Keimblatt, G Same im Querschnitt. Nach K. Schumann.

Bezüglich ihres anatomischen Baues ist folgendes hervorzuheben. Die Epidermis der Keimblätter trägt keulenförmige, bis 120 μ lange Trichome, die aus einer Reihe tonnen- oder ringförmiger, dünnwandiger, mit feinkörnigem Inhalte erfüllter Zellen zusammengesetzt sind und am Scheitel abgerundet mit zwei oder drei Zellen abschließen. Sie werden nach ihrem ersten Beobachter Mitscherlichsche Körper genannt. Das von der Oberhaut umschlossene Gewebe der Keimblätter ist ein Parenchym, dessen dünnwandige Zellen Stärkekörner, Aleuronkörner, Oelplasma mit ausgeschiedenen Fettsäuren (in Form strahliger Büschel von Kristallnadeln) und Farbstoff enthalten. Die mit den Farbstoffklumpen erfüllten Zellen sind an ihrer violetten, roten oder gelbbraunen Farbe kenntlich.

Das anregende Prinzip der Kakaobohnen ist Theobromin, das zu 1,31 bis 1,66, im Mittel zu 1,49% enthalten ist. Außerdem sind 22,92% Kohlehydrate und 45,57% Fett vorhanden. Die Bohnen vereinigen demnach die Eigenschaften eines Genußmittels mit denen eines fettreichen Nahrungsmittels, wodurch sie sich von den übrigen Genußmitteln sehr vorteilhaft unterscheiden.

Die besten Sorten liefert Venezuela (Caracas, Puerto Cabello), die größten Quantitäten Ecuador; dessen Export betrug 1911 bei 39000000 kg, der Export von Venezuela etwa die Hälfte, der von Brasilien 3 277 000 kg (1908). Im Jahre 1911 betrug die Kakao-Welternte 244545000 kg. Nach Deutschland wurden 1911 50 855 000 kg eingeführt, um 11% mehr als im Vorjahre.

Kakaopräparate. Die Kakaobohnen werden nur geröstet verarbeitet. Durch das Rösten wird das Aroma erhöht, der Geschmack verbessert und das Stärkemehl teilweise dextriniert. Die hierauf von den Schalen und den harten Würzelchen befreiten Kerne werden vermahlen und bilden die Kakaomasse, die in Blockform in den Handel gebracht wird. Zur Herstellung des Kakaopulvers wird der Masse 25 bis 30%, oder sogar fast der ganze Gehalt von Fett entzogen, indem man dieses, die sogenannte Kakaobutter, mittels hydraulischer Pressen abpreßt. Bei der Fabrikation des „aufgeschlossenen" oder „löslichen" Kakaopulvers (Puder, holländischer Kakao) wird die Masse mit Natrium-, Kalium-, Magnesium-, Ammoniumkarbonat oder mit Dampf behandelt, was bezwecken soll, daß sich der Kakao beim Gebrauch in Wasser oder in Milch rasch verteilt und lange darin suspendiert bleibt. Ob er dadurch auch leichter verdaulich wird, wie man angibt, ist nicht ausgemacht. Ein weiteres ungemein verbreitetes Produkt ist die Schokolade, worunter man ein Fabrikat versteht, das aus geröstetem und enthülstem Kakao, feingemahlenem Konsumzucker, mit oder ohne Zusatz von Kakaobutter, Vanille, Vanillin, Zimt, Nelken oder anderen Gewürzen bereitet wird und mindestens 30% Kakao und Kakaobutter enthält (Codex alimentarius Austriacus). Schokolade zum Rohessen oder Fondantschokolade enthält noch Nüsse, Mandeln, Milch, Kaffee, Tee, Honig, Orangen u. dgl. Außerdem werden noch Ueberzugsmassen oder Couverturen und verschiedene Schokoladewaren erzeugt.

B. Pyridinkörper enthaltende Genußmittel.

1. Tabak. Tabak, wohl das universellste, auf der ganzen Erde verbreitete Genußmittel, besteht aus den zum Rauchen, Schnupfen oder Kauen zubereiteten Blättern mehrerer Arten der Solanaceengattung Nicotiana, die größtenteils in Amerika einheimisch sind, woher ja auch die Kenntnis und Anwendung dieses Genußmittels nach Europa gelangt ist. Die wichtigsten tabakliefernden Arten sind Nicotiana Tabacum L., virginischer Tabak, einheimisch im tropischen Amerika, und N. rustica L., Bauern-, Veilchen-, ungarischer, türkischer, gemeiner, asiatischer, mexikanischer, brasilianischer Tabak, einheimisch in Mexiko und Texas. Beide Arten, insbesondere die erste, enthalten zahlreiche Varietäten und Hybriden; hervorzuheben ist N. macrophylla Lehm. (N. latissima Miller), der Maryland- oder großblätterige Tabak, der in Maryland, Ohio, auf Kuba und Puertorico, in Ungarn und in der Türkei kultiviert wird. Diese Form wird übrigens auch als gute Art angesehen (Fig. 7).

Ich gebe hier (mit einigen Abkürzungen größtenteils wörtlich) eine vortreffliche Zusammenstellung der Arten und Formen von Nicotiana, die von Dr. K. Preißecker in den „Fachl. Mitteil. der k. k. österr. Tabakregie", Wien 1907, H. 3, veröffentlicht wurde; sie weicht in einigen Fällen von der bekannten Gruppierung von Comes ab. Die Einteilung nach Dunal in De Candolles Prodromus: A. Didiclya. Fruchtknoten zweifächerig. — I. Sektion. Tabacum. Rote oder rötliche Blumenkrone mit (nahezu) regelmäßigem Saume. 1. Nicotiana Tabacum L. Kronenzipfel spitzwinklig. a) Var. fruticosa Hook. fil., Blätter in den schmal geflügelten Blattstiel verschmälert. Südamerika. Hierher viele Sorten des südöstlichen Asiens, dann der Latakia in Syrien, Samsun und Bafra in Kleinasien, einige Dramavarietäten, der Sennaartabak in Afrika, Moro di Cori (Italien) und Szuloker (Ungarn). b) Var. chinensis Fisch. (N. petiolata Agdh.), Blätter eiförmig-lanzettlich, mit Ausnahme der obersten langgestielt, Stiele kaum merklich geflügelt. Brasilien. Hierher alle Tabake, die an der Süd- und Ostküste Asiens ursprünglich gebaut wurden, darunter auch der jetzige Fuji in Japan, dann der Tabac d'or in Persien (Tabak von Schiras, Tumbeki) und der Tabak von Sokotra. c) Var. lancifolia (W.) Com. Blätter lanzettlich, zugespitzt, am Rande gewellt. Ecuador. Hierher Domingo, Kentucky, Burley, der spitzblätterige Pfälzer, Cattaro und Brasile Beneventano (Italien) und einige indische Tabake d) Var. brasiliensis Com. Blätter langelliptisch, kurz zugespitzt. Brasilien. Hierher Brasil, Maryland, Ohio, Amersforter, Veliwe und Betuwe (Holland), Palatinat, Gundi (Deutschland), die

ungarischen Gartenblätter, Debröer, Verpeleter, Csetneker (Ungarn), Herzegowina und Idsumi (Japan). e) Var. virginica (Aghd) Com. Blätter sitzend, eiförmig-lanzettlich, etwas zugespitzt. Venezuela. Hierher der Virginier und eine große Anzahl anderer nordamerikanischer Tabake. f) Var. havanensis (Lag.) Com. Blätter breit-eiförmig-elliptisch, spitz. Mexiko. Hierher Havana aus den Vielta abajo-, Partido- und Remediosdistrikten, — III. Sektion Rustica. Blumenkrone grünlich bis gelb. α) Blätter herzförmig oder nahezu herzförmig. 1. Nicotiana rustica L. Blätter gestielt, herzförmig-oval, Blumenkrone breit-bauchig-röhrig mit kurzem Saume, Röhre zwei- bis dreimal länger als der Kelch. Mexiko. Hierher gehören Machorka panska und Bakun. a) Var. humilis Schr. In allen Teilen kleiner. Hierher: Lauskraut (Tirol), Veilchentabak, Bauerntabak



Fig. 7. Tabakpflanzen: A bis C Nicotiana rustica L., A Habitusbild, B Blüte, C dieselbe im Längsschnitt. D bis J Nicotiana Tabacum L., D Habitusbild, E Blüte, F Kapsel, G Same, H derselbe im Längsschnitt, J Narbe. — A und D verkleinert, B und E in natürlicher Größe, C und F etwas vergrößert, G bis J achtmal vergrößert. Nach v. Wettstein.

dann die meisten Seedleafs (Tabake aus Kubasamen in New-England, eingeführt im 17. Jahrhundert unter Karl I.), endlich Manila, Bezoeki auf Java, Deli auf Sumatra, Aya-Soluk (Kleinasien). — 2. Nicotiana macrophylla Spr. Blätter sehr groß, dicklich, breit-oval, am Grunde eng zusammengezogen, breit-wellig-geöhrlt, Seitennerven erster Ordnung fast rechtwinklig abzweigend. Blumenkrone purpurrot, Zipfel stumpfwinklig. Zentralamerika. Comes zieht in seine Var. macrophylla auch Kulturformen mit rosafarbenen Blüten und scheidet sie deshalb in zwei Formen: a) roseiflora; Comes zählt hierher: Kuba (aus dem Osten der Insel), Varinas, Xanthi (Türkei), Stolac (Herzegowina) u. a. m., b) rubriflora, das ist die als Zierpflanze verbreitete N. atropurpurea grandiflora der Gärtner. — II. Sektion. Sairanthus. Blüten in einfacher, endständiger, einseitswendiger Traube. Rötliche rachenförmige Blumenkrone. Einzige Art: Nicotiana glutinosa L. aus Peru. Soll ehemals auch zu Rauchtabak verarbeitet worden sein. Comes stellt diese Art unter die nächste Sektion. (Deutschland), Cserbel (Ungarn). b) Var. texana (Naud). Mit bläulich überlaufenen Blumenkronen. Hierher nach Comes der Kalkuttatabak (?). c) Var. senegalensis hort. Blumenkronen breiter, alle Teile stärker behaart. — 2. Nicotiana paniculata L. Kronenröhre sechsmal länger als der Kelch, Blätter herzförmig-rundlich, oben glänzend. Peru. Soll den echten Varinas liefern und der schwächste aller bekannten Tabake sein. — Nicotiana glauca Grah. Eine kahle, ausdauernde Art. Blätter graugrün, eiförmig-länglich. Buenos Aires. — β) Blätter länglich bis lanzettlich. Nicotiana Langsdorfii Weinm. Kronen so breit wie bei rustica, Zipfel undeutlich, Staubbeutel bläulich. Brasilien. Soll von den Eingeborenen geraucht werden. — IV. Sektion. Petunoides. Blumenkrone weiß, regelmäßig oder symmetrisch, oder rot, dann aber nie regelmäßig, sondern stets schief-stieltellerförmig mit ungleichen Zipfeln. Nicotiana alata Lk. et O. (N. affinis Moore). Große weiße Blumenkronen mit weiter Röhre. Brasilien. Die verbreitete Meinung, daß aus dieser Pflanze der Tumbeki-

oder Schirastabak erzeugt wird, ist irrig. — Die übrigen 21 Arten dieser Sektion wurden hier nicht übercksichtigt, da sie für die Tabakfabrikation ohne Bedeutung sind. — B. Polydiclya. Nicotiana quadrivalvis Pursh. Fruchtknoten vierfächerig. Missouri. Soll von den Rothäuten im Nordwesten der Union kultiviert worden sein und einen sehr aromatischen Tabak liefern.

Der anatomische Bau des Tabakblattes ist der eines bifacialen Blattes. Das Mesophyll besteht aus einem meist einreihigen Palissadengewebe und einem reich entwickelten Schwammparenchym, in dem zahlreiche Kristallsandschläuche enthalten sind. Diese finden sich auch in den Kollenchymsträngen, die die Gefäßbündel begleiten. Die Epidermen beider Blattseiten tragen Trichome und zwar lange, mehrzellige Deckhaare, kurze Drüsenhaare mit einzelligem Stiel und mehrzelligem Köpfchen und lange mit mehrzelligem Stiel. Die Oberhautzellen haben zumeist einen buchtig-lappigen Umriß, die Zahl der Spaltöffnungen, besonders an der Unterseite ist sehr groß. Nach Preißecker geben Form und Größe der Oberhautzellen gute Anhaltspunkte zur Erkennung der einzelnen Arten und Formen (l. c., 1908, H. 2).

Die chemische Zusammensetzung der Tabakblätter ist nach der Art und Form, nach den klimatischen und Kulturverhältnissen, was die Quantitäten der Stoffe betrifft, sehr verschieden. Tabak gehört zu den kali- und kalkreichsten Pflanzen und der Aschengehalt kann bis 30% steigen. Zigarren besitzen eine Aschenmenge von 16,3%. Neben den überhaupt in Blättern vorkommenden Substanzen, wie Chlorophyll, Fett, Stärke, Gummi, Eiweißstoffen u. a. enthält Tabak das sehr giftige Nicotin und drei Nebenalkaloide. Der Gehalt an Nicotin schwankt von 0,6 bis 6%; es enthält davon nach Kißling Virginia 4,50, Seedleaf 3,32, Havanna 2,5 (nach Neßler nur 0,62), Elsässer 1,50, Ohio 0,68%. — Für die Güte des Tabaks ist die Nicotinmenge nicht ausschlaggebend, wohl aber bedingt sie die „Stärke“ und „Schärfe“ des Tabaks. Von besonderer Bedeutung ist das längere Lagern des Rohtabaks und der verarbeiteten Ware, dessen Einfluß sich folgendermaßen dartun läßt: Ausgereifte, also gut ausgebildete Rohware verträgt ein mehrjähriges Lagern ohne Qualitätseinbuße. Die nordamerikanischen Tabake (Virginia, Kentucky) und die hocharomatischen türkischen (mazedonischen) Tabake werden durch längeres rationelles Lagern verbessert. Auch Zigarren gewinnen durch ein mehrmonatliches „Maturierungsverfahren“ (Lagern in gleichmäßig temperierten, gut ventilierten Räumen) an Güte und vertragen auch mehrjähriges Lagern, Rauchtabake und Zigaretten sollen nicht länger als 6 Monate auf Lager bleiben.

Die Rauchprodukte sind nach Thoms nebst dem schon vorhandenen Nicotin Pyridinbasen, Ammoniak, Kohlensäure, Kohlenoxyd, Buttersäure, Blausäure und ätherisches, nach Kamillenöl riechendes Oel, das Phenole enthält und sehr giftig ist; diesem und dem Nicotin sind die bekannten toxischen Wirkungen des Rauchtabakgenusses zuzuschreiben, diese Wirkungen werden auch auf Bakterien, wie auf Bacillus cholerae asiaticae, B. typhi abdominalis, ausgeübt, wonach dem Tabakrauch eine desinfizierende Eigenschaft nicht abgesprochen werden kann.

Nach Schlösing ist die Nicotinmenge einer Tabaksorte von bestimmten Kulturbedingungen abhängig. Diese sind die Abstände der Pflanzen voneinander, die Anzahl der Blätter einer Pflanze, die Stellung der Blätter und die Zeit des Wachstums. Der Nicotingehalt sinkt mit der Verringerung der Abstände der angebauten Pflanzen, er steigt mit der Verminderung der Blätter und beträgt in vollreifen Blättern 6 bis 7%, 14 Tage vor der Vollreife nur 3%. Zur gedeihlichen Entwickelung der Blätter werden Gipfelsproß und Seitentriebe (Geize) entfernt. Bei der Ernte werden die Blätter von der Pflanze abgenommen, an Schnüre gereiht und unter Dach getrocknet. Oder man erntet die ganzen Pflanzen und überläßt die Blätter an den Stämmen einer Nachreife. Die untersten Blätter geben das Erd- oder Sandgut (Sandblatt), die mittleren das Bestgut, die obersten als die wenigst reifen das Mittelgut. Mit dem Trocknen wird mitunter ein „Schwitzenlassen“ (in Haufen abwelken) oder auch eine Räucherung verbunden. Die wichtigste Veränderung erfahren die Blätter nach dem Trocknen. Die Bündel werden in Haufen zusammengelegt und einem unter Erwärmung eintretenden Gärungsprozeß unterworfen, bei dem sich Ammoniak entwickelt, Salpetersäure und Zucker verschwinden, der Nicotingehalt sich verringert (um ca. 28%), der Tabak an Schärfe verliert und an Wohlgeschmack gewinnt. Einzelne Länder haben ihre eigenen Methoden. Um feinsten Zigarrentabak zu erzeugen, wendet man in Kuba das „Petunieren“ an, das Besprengen der Blätter mit einem Wasser, in dem feine beschädigte Blätter faulen gelassen worden waren.

Die Tabakblätter werden zu Rauch-, Schneide- oder Pfeifentabak, zu Zigarren und Zigaretten, zu Schnupf- und Kautabak und zu Sauce oder Tabaklauge (als Reinigungsmittel für das Vieh, um es von Ungeziefer zu befreien, und gegen Pflanzenschädlinge in Obst- und Hopfenkulturen) verarbeitet. Der Rauchtabak kommt gesponnen als Roll- oder Krulltabak oder geschnitten in den Handel. Die ursprüngliche Zigarre bestand aus einem oder mehreren zusammengerollten Blättern (Pflanzerzigarre), wie sie noch heute die um ein Espartograsblatt gewickelte Virginiazigarre darstellt. Die Zigarre schlechtweg besteht aus der Einlage, ferner aus dem Wickel oder Umblatt und dem gewöhnlich einem viel feineren Blatte angehörigen Deckblatt. Dieses wird spiralig aufgerollt, in Manila der Länge nach um die Zigarre gelegt. — Zu Schnupftabak nimmt man schwere, dicke, dunkle Blätter (Kentucky, Virginia, Amersforter, russische, galizische, Südtiroler), ferner die Rippen und Abfälle feiner Rauchtabakblätter und unterwirft sie einer scharfen Gärung. Durch Zusatz wohlriechender Stoffe wird er aromatisiert;

solche sind Tonkabohnen, Blätter von Trilisa odoratissima, Prunus Cerasus (Weichselblätter), Steinkleeblüten, Krauseminze, Veilchenwurzel (Radix Iridis) u. a.

Die wichtigsten außereuropäischen Produktionsgebiete sind die Vereinigten Staaten von Nordamerika, Kuba, Brasilien, Sumatra und Java, diese besonders für Deck- und Wickelblätter.

In Europa besitzt Oesterreich-Ungarn die stärkste Produktion mit 77 Mill. kg, dann folgen Rußland, die Balkanhalbinsel und Deutschland. Gesamtproduktion der ganzen Erde: Europa 246, Asien 435, Afrika 50, Amerika 300, Australien und Polynesien 3 Mill. kg. Davon kommen etwa 224 Mill. zum Export.

Als Surrogate des Tabaks, die aber nur in Ländern verwendet werden können, in denen kein staatliches Tabakmonopol existiert, werden die Blätter verschiedener Pflanzen gebraucht, z. B. die Blätter der Runkelrübe, Kirsche, Weichsel, Linde, Walnuß a. u.

2. Pituri (Pitschuri, Bedgery). Pituri heißen die über Feuer getrockneten und zerriebenen Blätter der Solanacee Duboisia Hopwoodii F. v. Müller, eines in Zentralaustralien einheimischen Bäumchens. Sie sind linealisch, ganzrandig, kurzgestielt, bis 12 cm lang. Das Genußmittel wird zumeist gekaut, hier und da auch geraucht. Man formt mit Holzasche und einem Pflanzensaft aus dem Pituri Bissen oder man legt sie auf ein Gidgyablatt (Acacia homalophylla), verbrennt das Blatt und schiebt den Bissen in den Mund (Hartwich). Die Wirkungen sollen dem des Kokablattes ähnlich sein. Als erregendes Prinzip wird das Alkaloid Piturin genannt; dieses soll aber mit dem Nicotin identisch sein.

3. Betel- oder Sirihbissen. Dieses komplizierte Genußmittel wird aus der Arekanuß, dem Samen der Arekapalme, Areca Catechu L., aus dem Betelblatt vom Betelpfeffer, Piper Betle L., ferner aus Kalk und Gambir, dem Extrakt aus Blättern und Zweigen der Rubiacee Ourouparia Gambir Baill. (Uncaria Gambir Roxb.) oder Katechu, dem Kernholzextrakt von Acacia Catechu Willdenow, bereitet. In neuerer Zeit wird auch Tabak zugesetzt. Es wird vorzugsweise im südostasiatischen Archipel, auch in Vorderindien angewendet. Die Zubereitung geschieht folgendermaßen: Auf die Oberseite des frischen Betelblattes wird eine dünne Schichte Kalkbrei aufgetragen oder Kalkpulver aufgestreut, darauf ein Stück einer weichen halbreifen Arekanuß und ein Stück Gambir oder ein Gambirblatt aufgelegt und das Betelblatt länglich zusammengefaltet; der Betelbissen ist fertig. Er wird gekaut oder richtiger ausgesaugt, färbt den Speichel blutrot, und schädigt die Zähne durch starke Bildung von Zahnstein. Bezüglich der Wirkung läßt sich sagen: Von der Arekanuß kommen Gerbstoff und das giftige Arecolin in Betracht, dessen Wirkung mit der des Muscarins (aus dem Fliegenschwamm) übereinstimmen soll. An den Erregung erzeugenden Körpern haben auch das ätherische Oel (und harzartige Stoffe) des Betelblattes Anteil. Gambir wirkt nur durch seinen Gerbstoff, die Wirkung des Kalkes ist teils eine schleimhautreizende, teils aber auch diätetischer Art, indem er die Magensäure abstumpft und verstopfend wirkt (Ausführliches über Wirkung und Anwendung s. bei Hartwich, l. c.).

C. Ekgoninkörper enthaltende Genußmittel.

Kokablatt. Hierher gehört nur das Kokablatt, von Erythroxylon Coca Lam., einem an unseren Schwarzdorn erinnernden Strauche aus der Familie der Erythroxylaceae, der vornehmlich in Peru und Bolivia, aber auch noch nördlich in Ecuador und in Columbien kultiviert wird. Die Blätter erfahren keine weitere Zubereitung, als ein sorgfältiges Trocknen. Hier und da läßt man dieselben eine leichte Fermentierung durchmachen.

Das dünne, leicht zerbrechliche Blatt (Fig. 8) ist 3 bis 6 cm lang, 2 bis 3 cm breit, in ein 4 bis 5 mm langes Stielchen verschmälert, eirund, verkehrt-eiförmig oder länglich, stumpf, spitz oder abgerundet und mit einem Stachelspitzchen versehen, ganzrandig, einnervig, auf der Unterseite lichter gelbgrün als auf der Oberseite. Auf der Unterseite sieht man zwei bogenförmige, von der Basis zur Spitze verlaufende, Blattnerven sehr ähnlich sehende Falten oder Epidermisschwielen, ein vorzügliches Kennzeichen dieser Droge.

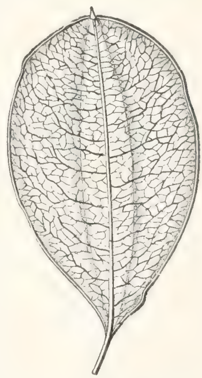


Fig. 8. Kokablatt, die typische Form in nat. Gr. Nach Hartwich.

Nach Vorkommen der Pflanze, Form und Größe der Blätter unterscheidet man drei Varietäten: var. bolivianum Bruck, var. Spruceanum Burck und var. novogranatense Burck.

Das erregende Prinzip ist das gegenwärtig in der Heilkunde einen hervorragenden Platz einnehmende Kokain, dessen Ausbeute nach der Sorte der Blätter, nach Standorts- und Kulturverhältnissen sehr verschieden groß ist. Sie beträgt 0,78 bis 1,22%, es werden aber auch höhere Zahlen angegeben. Die Koka enthält außerdem Kokagerbsäure und ätherisches Oel.

Die Koka wird gekaut, meist mit Zusatz von etwas Pflanzenasche (von Chenopodium

Quinoa L.) oder Kalk. Sie erweist sich als ein sehr wirksames Stärkungsmittel bei Ermüdung und vermag auch das Hungergefühl in auffallender Weise abzuschwächen. Ihre Verwendung in den Ländern ihrer Kultur ist uralt.

D. Narkotische Genußmittel.

1. Opium. Der eingetrocknete Milchsaft der noch grünen, unreifen Kapselfrucht des kultivierten Mohnes, Papaver somniferum L. (Papaveraceae), wird in Kleinasien, Persien, Indien, China, in Aegypten (und in Nordamerika) in großen Mengen gewonnen und stellt das Opium dar, das kostbare und unentbehrliche Heilmittel enthält und in dieser Hinsicht ein überaus wertvolles Naturprodukt genannt werden muß. Andererseits übt es aber als Genußmittel, dem die Bewohner eines großen Teiles von Asien frönen, einen sehr schädlichen Einfluß aus.

Das von Kleinasien stammende „Smyrnaer" Opium kommt von den Städten Boghatitsch, Ballikessri, Affjun-Karahissar u. a. in Gestalt flachrundlicher Brote zu 100 bis 500 g, die in ein Mohnblatt eingehüllt sind. Das Hauptgebiet der indischen Opiumproduktion ist die mittlere Gangesregion. Hier schneidet man die Mohnkapseln mit einem mehrkantigen Messer an, sammelt den austretenden Saft in einem Gefäße und formt Kugeln von ca. 2 kg, die mit Mohnblumenblättern eingehüllt werden, nachdem man diese mit dem flüssig gebliebenen Anteil des Milchsaftes zusammengeklebt hat. Außerdem gibt es noch persisches und chinesisches Opium, die übrigen Produktionsstätten sind von geringer Bedeutung.

Frische Opiummasse ist weich, knetbar, im Innern noch feucht, zähe, klebrig, gelbbraun; ausgetrocknet erscheint sie hart, am Bruche körnig und dunkelrotbraun. Sie riecht sehr unangenehm kräftig narkotisch und schmeckt stark bitter, nachträglich etwas scharf.

Opium enthält 17 Alkaloide, die an Mekonsäure und an Schwefelsäure gebunden sind. Von diesen haben das Morphin (bis zu 14% enthalten) und das Codein die größte Bedeutung als Heilmittel erlangt. Als Genußmittel wird es gegessen oder geraucht. Das Opiumessen wird hauptsächlich in mohammedanischen Ländern geübt, also besonders in Vorderasien. Man genießt es in Pillenform, nicht selten mit süßschmeckenden Substanzen und mit Gewürzen in verschiedenen Zubereitungen. In Ostasien wird ein aus Opium bereitetes Extrakt, der Tschandu geraucht.

Vogl beschreibt die Wirkung des Opiumgenusses folgendermaßen: Das Opiumrauchen versetzt den Genießenden in einen angenehmen Zustand, in einen Zustand der Glückseligkeit. Der Raucher ist anfangs aufgeweckt, heiter, gesprächig, oft lachlustig, sein Gesicht ist gerötet, die Augen sind glänzend, Kreislauf und Atmung beschleunigt. Ein Gefühl von Wärme und Wohlbehagen verbreitet sich über den ganzen Körper, alle Empfindungen sind lebhafter, die Einbildungskraft ist tätiger, alle Sorgen schwinden. Oft tauchen aus dem früheren Leben angenehme Erinnerungen auf, die Zukunft stellt sich im rosigsten Lichte dar, alle Pläne erscheinen gelungen, alle Wünsche leicht erreichbar usw. Allmählich stellt sich ein Zustand der Betäubung ein, das Gesicht wird blaß, die Haut kühl, mit Schweiß bedeckt, es tritt unwiderstehlicher Drang nach Schlaf auf. Dieser dauert mehrere Stunden. Nach dem Erwachen zeigen sich anfänglich nur geringe Nachwehen, die in Mattigkeit und Abgespanntheit bestehen, bei fortdauerndem Genuß aber werden diese immer heftiger und lassen sich nur durch neuerliches Rauchen und steigende Mengen zurückdrängen.

Der Opiumgenuß hat sich auch in Europa (Frankreich, England) und in Nordamerika eingeschlichen.

Ueber die Geschichte dieses merkwürdigen Genußmittels vgl. Hartwich l. c. S. 144 ff. Ob das Homerische νηπενϑης „ein Mittel gegen Kummer und Groll und aller Leiden Gedächtnis", das Helena ihren Gästen mit Wein gemischt kredenzt, sich auf den Mohnsaft oder auf eine Zubereitung des Hanfes bezieht, ist nicht ausgemacht. Helena erhielt ihr Mittel von Thons Gemahlin Polydamna in Aegyptos, „wo die fruchtbare Erde mancherlei Säfte hervorbringt zu guter und schädlicher Mischung". Es ist nach Tschirch (Handbuch der Pharmacie, I, 2, 463 bis 464) die Verwendung sowohl des Mohns als auch des Hanfes in Aegypten bekannt gewesen.

2. Hanf (Haschisch). Die in Indien kultivierte Hanfpflanze ist eine durch besonders großen Harzgehalt ausgezeichnete Rasse des gemeinen Hanfes, Cannabis sativa L.[1]) Die Hochblätter und die harzreichen Blütenstände der weiblichen Pflanze stellen ein sehr altes Genußmittel dar, das mit allen seinen Zubereitungen als Haschisch bezeichnet wird. Die Genußformen sind das Rauchen oder Essen. Zur Verwendung gelangen die Ganjah oder Gunjah, das sind die durch Harz verklebten Blüten- und Fruchtstände mit stark narkotischem Geruche, und Bhang oder Bheng, ein weniger harzreiches Gemenge von zerschnittenen Blättern, Blüten- und Fruchtästen, ferner das auf verschiedene Weise gewonnene Harz. Das indische Haschischpräparat besteht aus kleinen, mit Zucker, Mehl und Milch versetzten Kuchen, ägyptische und Herater Präparate sind schwarzgrün, starkbetäubend und von unangenehmem Geruch. Dem durch Absieden der Blütenstandspitzen in Butter und Wasser gewonnenen Extrakt werden Konfitüren und aromatisierende Stoffe, wie Vanille, Moschus u. ä. beigemischt, das ganze wird zu Kuchen oder Pillen verarbeitet. Die indischen „Churus" oder „Charas" sind nach Hartwich fast reines

[1]) Vgl. Ascherson und Gräbner, Synopsis usw. IV. Bd., S. 600.

Harz, in Kugeln geformt. Auch Stengelchen werden erzeugt, „die man zu Spiralscheiben aufrollt und dann zu einer größeren Platte von 6 cm Durchmesser vereinigt“ (Hartwich).

Von den wirksamen Bestandteilen ist das durch Destillation des Harzes gewonnene Cannabinol zu nennen, ein schwachgelber Sirup von der Zusammensetzung $C_{21}H_{30}O_2$ und von phenol- und aldehydartigem Charakter.

Die durch den Haschischgenuß erzeugten Wirkungen äußern sich in großer Heiterkeit, Lebhaftigkeit und Ueberschwenglichkeit der Phantasie, Angst, Zeit- und Raumausdehnungsgefühl und schließlich in Schlaf. Nach v. Vincenti gilt der Genuß in Persien als entehrend.

E. Auf kleine Gebiete beschränkte Genußmittel.

Kawa-Kawa. Der Kawa-Kawatrank wird als berauschendes Mittel in der ganzen polynesischen Inselwelt gebraucht. Er wird aus der Wurzel des Rauschpfeffers, Piper methysticum Forst., bereitet, indem die zerkleinerte Wurzel von jungen Leuten gekaut und das Feingekaute mit dem Speichel in ein Gefäß ausgespien wird. Dieses von den Pflanzenteilen befreite Ausgespieene bildet den Trank. Das berauschende Prinzip ist in einem Harz enthalten, aus dem neuerlich zwei Glykoside dargestellt worden sind, denen man vielleicht die Wirkung zuschreiben kann.

Kath. Catha edulis Forskal (Celastraceae) in Abessinien, liefert in den Blättern ein daselbst beliebtes Genußmittel. Die Blätter werden frisch oder auch getrocknet gekaut, mitunter wird auch ein Aufguß daraus bereitet. Die Wirkung ist eine anregende, schlafverscheuchende, die Arbeitsleistungen erhöhende. Der erregende Bestandteil soll ein Alkaloid sein.

Fliegenschwamm. Der Fliegenschwamm (Amanita muscaria (L.) Pers.), dieser in Mittel- und Nordeuropa und in Nordasien weit verbreitete, sehr giftige Pilz, wird in ganz Sibirien im frischen Zustande (in Suppen und Saucen) oder getrocknet als Genußmittel verwendet. Der durch den Genuß erzeugte tiefe Rausch ist mit den schönsten Träumen erfüllt. Merkwürdig ist, daß auch der Harn des Berauschten diese Wirkung erhält und selbst auch wieder genossen wird. Das Gift, Muskarin, ist als ein Oxycholin aufzufassen, es sind aber noch andere toxische Stoffe im Fliegenpilz enthalten, da sich die Muskarinvergiftung sofort durch Atropin aufheben läßt, was aber bei der Vergiftung durch den Pilz selbst nicht der Fall ist. Auch genügen vier frische Pilze für eine tödliche Vergiftung des Menschen.

Literatur. *Aus der überreichen Literatur können hier nur einige zusammenfassende Werke angeführt werden, in denen ohnedies die Einzelarbeiten enthalten sind:* ***T. F. Hanausek,*** *Nahrungs- und Genußmittel. Kassel 1884.* — ***A. v. Vogl,*** *Die wichtigsten Nahrungs- und Genußmittel. Wien 1899.* — ***Dammer,*** *Lexikon der Verfälschungen. Leipzig 1887.* — ***König,*** *Chemie der menschlichen Nahrungs- und Genußmittel, 4. Aufl. Berlin 1903 ff.* — ***Moeller,*** *Mikroskopie der Nahrungs- und Genußmittel, 2. Aufl. Berlin 1905.* — ***Moeller-Thoms,*** *Realenzyklopädie der gesamten Pharmazie, 2. Aufl. Wien-Berlin.* — *Codex alimentarius Austriacus.* — ***R. Sadebeck,*** *Die Kulturgewächse der deutschen Kolonien und ihre Erzeugnisse. Jena 1899.* — ***Tschirch,*** *Handbuch der Pharmakognosie, Leipzig 1911 ff.* — ***C. Hartwich,*** *Die menschlichen Genußmittel, ihre Herkunft, Verbreitung, Geschichte, Anwendung, Bestandteile und Wirkung, Leipzig 1911, das umfassendste und inhaltsreichste Werk über Genußmittel.*

T. F. Hanausek.

Geoden.

Im besonderen syn. mit Mandeln (s. d.) im allgemeinen unregelmäßige mit Kristallen ausgekleidete Hohlräume.

Geoffroy-St. Hilaire
Etienne.

Geboren am 15. April 1772 zu Étampes, gestorben am 19. Juni 1844 in Paris. Er begab sich, nachdem er zuerst chirurgische Studien betrieben hatte, nach Paris, um sich unter Brisson, Haüy, Daubenton naturwissenschaftlichen Studien zu widmen. Nach dem Rücktritt von Lacepèdes wurde er Assistent. Im gleichen Jahre 1793 erhielt er einen Lehrstuhl für Zoologie der Wirbeltiere und hielt die ersten Vorlesungen in Frankreich über dieses Gebiet. Im selben Jahre übernahm er auch die Organisation einer Menagerie im jardin des plants und hat dann mit Cuvier zusammen die geistige Führung an diesem Institut inne gehabt. Von 1798 bis 1804 begleitete er die Expedition Napoleons nach Aegypten. Er entwickelte hier eine emsige Tätigkeit im Forschen und Sammeln und wußte die dortigen reichen Sammlungsschätze seinem Vaterlande zu retten. Nach seiner Rückkehr übernahm er wieder sein voriges Amt und wurde 1807 zum Mitgliede des Instituts und 1809 zum Professor der Zoologie an der medizinischen Fakultät ernannt. 1808 war er von der Regierung als wissenschaftlicher Kommissar auf die Pyrenäenhalbinsel geschickt worden, auch von hier kehrte er mit reichen Sammlungen zurück. In das Jahr 1830 und die folgenden fällt der epochemachende Streit mit Cuvier, mit dem er anfangs in bestem Einvernehmen gelebt hatte. Der Streit, der in der berühmten

Sitzung der Akademie zu Paris zum Ausbruch kam, hatte seinen Grund darin, daß Cuvier in der Konstanz der Arten das Ideal der Wissenschaft sah, während Geoffroy die Umwandlung der Art für möglich hielt. Cuvier behielt hier allerdings infolge seiner Autorität die Oberhand. Die weittragenden Ideen Geoffroys haben aber in der Folgezeit mit dazu beigetragen, den Deszendenzgedanken ins Leben zu rufen und ihm zum Siege zu verhelfen. Geoffroy hat während der Dauer seines ganzen Lebens alle Zweige der Zoologie mit einer großen Fülle von streng wissenschaftlich gehaltenen Monographien beschenkt. Er legte den Grund zur Anatomie der Säugetiere und erschloß die Fauna Aegyptens, wo er den Polypterus entdeckte. Die vergleichende Anatomie führte ihn zur Entwickelungsgeschichte und weiter zu der Lehre von den Mißbildungen, als deren Begründer er genannt werden muß. Er betrachtete diese im vollen Umfange als Entwickelungsstörungen im Gegensatz zu Haller, der im wesentlichen eine Präformation mißgebildeter Keime als die Ursache angenommen hatte. Er suchte sogar schon experimentell Mißbildungen herzustellen durch Schüttelversuche, Luftabschluß usw. Die Umwandlung der Arten erklärte er sich hauptsächlich als eine Einwirkung der Außenwelt auf den Organismus. Sein Ideal war, Tiere unter ganz veränderte Lebensbedingungen zu bringen und dadurch konstante Varietäten zu erzeugen. Er ließ sogar schon durch einen seiner Schüler neotenische Larven der Wassersalamander auf experimentellem Wege herstellen. Geoffroy war einer der vielseitigsten und freiesten Forscher seiner Zeit. Seine Werke sind auch heute noch in jeder Hinsicht anregend und lesenswert. Außer Hunderten von Monographien sind als Hauptwerke hervorzuheben: „Philosophie anatomique", Paris 1818; „Sur le principe de l'unité de composition organique", Paris 1828; „Principes de Philosophie zoologique", Paris 1830.

Literatur. **Carus**, *Geschichte der Zoologie, München 1872.* — **Burckhardt**, *Geschichte der Zoologie, Leipzig 1907.* — *Biographie von seinem Sohn Isidore G. Saint-Hilaire. Paris 1847.*

W. Harms.

Geographie der Pflanzen.

a) Florenreiche. b) Oekologische Pflanzengeographie. c) Genetische Pflanzengeographie.

a) Florenreiche.

A. Allgemeiner Teil. Einteilungsprinzipien. I. Klimatologie. 1. Die Temperatur: Arktische Glazial- oder Tundrenzone; Die Zone der winterharten Zapfen- und sommergrünen Laubbäume, der Moore und Wiesen; Nördliche Zone der wärmeliebenden, immergrünen Holzpflanzen und der sommerheißen Steppen und Wüsten; Die Tropenzone; Südliche Zone immergrüner und periodisch-belaubter Wipfel- und Zapfenbäume, immergrüner Gebüsche, Dornsträucher und sommerdürrer Steppen; Antarktische Zone immergrüner Buschsträucher, periodischer Gras- und Staudenvegetationen. 2. Die Feuchtigkeit: humides Klima; nivales Klima; arides Klima. 3. Kombination des Wärme- und Feuchtigkeitsfaktors: Hydromegathermen; Xerophytengebiete; Mesothermen; Mikrothermen; Hekistothermen. II. Systematik, Physiognomik und Formationslehre. III. Biologie: Phanerophyten; Chamäphyten; Hemikryptophyten; Kryptophyten; Therophyten. IV. Florengeschichte. 1. Entwickelungszentren: Das holarktische Florenreich (Holarktis); Das paläotropische Florenreich (Paläotropis); Das neotropische Florenreich (Neotropis); Das kapländische Florenreich (Capensis); Das australische Florenreich (Australis); Das antarktische Florenreich (Antarktis). 2. Florenelemente: a) Geographisches Element. b) Genetisches Element. c) Historisches Element. d) Einwanderungselement (Anthropochoren; Apophyten).

B. Spezieller Teil. I. Holarktisches Florenreich. 1. Arktis. a) Strauchformationen. α) Birkengehölze. β) Weidengebüsche. γ) Zwergstrauchheiden. b) Hochstaudenfloren. c) Arktische Matten. d) Die Sumpfformationen. α) Sphagneten. β) Moossümpfe. γ) Sumpfwiesen. e) Geröll- und Felsfluren. f) Die Fjeldformation. g) Strandformation. 2. Eurasisch-silvestres Vegetationsreich. 3. Makaronesien. 4. Mediterraneis. 5. Pontisch-zentralasiatisches Vegetationsreich. 6. Nordafrikanisch-indisches Vegetationsreich. a) Die Sahara. b) Die ägyptisch-arabische Wüste. c) Die südpersisch-sindische Provinz. 7. Ostasiatisches Vegetationsreich. A. Auf dem Kontinent. B. Japanische Inselwelt. 8. Nordamerikanisches Vegetationsreich. A. Subarktisches Nordamerika. B. Pazifisches Nordamerika. C. Atlantisches Nordamerika. II. Neotropisches Florenreich (Neotropis). 1. Zentralamerikanisches Xerophytenvegetationsreich. 2. Neuweltliche Tropen- und Subtropengebiete. a) Karibische Provinz. b) Cisäquatoriale Savannenprovinz. c) Hyläea. d) Pampasregion. e) Andines Vegetationsreich. III. Paläotropisches Florenreich (Paläotropis). 1. Das indoafrikanische Vegetationsreich. 2. Malesisches Vegetationsreich. IV. Kapländisches Florenreich (Capensis). A. Südafrikanisches Mesophytengebiet. 1. Die südostafrikanische subtropische Waldprovinz. 2. Die kapländische Hartlaubgehölzprovinz. B. Südafrikanisches Xerophytengebiet. 3. Die Karroowüstensteppe oder die kapländische Sukkulentenprovinz. 4. Das Roggevelde- oder karroide Hochland. V. Australisches Florenreich (Australis). 1. Das nördliche tropische Australien. 2. Die Eremäa, das zentrale Wüstengebiet. 3. Südwestaustralien. 4. Südaustralien (mit Tasmanien). VI. Antarktisches Florenreich (Antarktis).

A. Allgemeiner Teil.

Einteilungsprinzipien. Eine der Hauptaufgaben der Pflanzengeographie besteht in der Darstellung des höchst wechselvollen Pflanzenkleides der Erde. Die ver-

schiedene Verteilung von Feuchtigkeit, Wärme, Licht, Wind und Bodenbeschaffenheit, die Beziehungen zu anderen Organismen, verbunden mit der ungemein vielseitig abgestuften Anpassungsfähigkeit der Pflanzen an ihre Umgebung (individuelle Veranlagung, spezifische Konstitution), die durch die Gestaltung des ursprünglichen und der späteren Wohngebiete bedingten Relationen zu anderen Erdräumen, sowie der Zusammenhang der jetzigen Pflanzenwelt mit derjenigen früherer Erdepochen, bedingen eine große Mannigfaltigkeit von Vegetationsbildern, welche zur Unterscheidung von Florenreichen, Florenprovinzen und Florenbezirken geführt hat. In den außerordentlich auffallenden Verschiedenheiten im Vegetationscharakter der einzelnen Länder kommen die mannigfachen Beziehungen zwischen der Pflanzenwelt und der Erde, die sie bewohnt, zum sichtbaren Ausdruck.

Die Zahl der Arten, welche annähernd über die ganze Erde verbreitet sind, ist sehr beschränkt. Zu solchen Kosmopoliten oder Ubiquisten können nur Species mit sehr wenig spezialisierten Wärme- („eurytherm“) und Feuchtigkeitsbedürfnissen werden, oder Pflanzen, die durch alle Zonen ihnen zusagende Standortsverhältnisse antreffen.

So sind z. B. viele Planktonalgen über ungemein große Strecken verbreitet, ähnlich verhält sich die Wasserflora. Bei Colomb-Béschar am Nordrand der Sahara findet sich längs des Oued eine Vegetation von durchaus nordischem Charakter, indessen die Landflora ganz verschieden ist. Die landbewohnenden Ubiquisten, deren Zahl sehr beschränkt ist, sind meistens Schuttpflanzen oder Unkräuter und haben wahrscheinlich erst durch den Weltverkehr diese große Verbreitung erreicht, so Poa annua L., Erigeron canadensis L.

Größer ist die Zahl der eurytopen Gewächse, die durch eine ganze Vegetationszone verbreitet sind. Warburg hat als Pantropisten einige nahezu durch die gesamten Tropen verbreitete Arten bezeichnet, so z. B. Asplenium Nidus L., Pistia stratiotes L., Colocasia antiquorum Schott., Veronica javanica Bl.

Bei der Auslese und Sonderung der Arten auf der Erdoberfläche sind somit biologisch-physiologische und genetische Faktoren tätig. Das Studium all dieser Erscheinungen muß daher einerseits zu einer Vertiefung unserer Erkenntnis der Pflanzen überhaupt führen, andererseits aber auch Wesen, Werden und Vergehen der pflanzengeographischen Einheiten in ihren tieferen Ursachen und Wechselbeziehungen erfassen lehren.

Die Einteilung der Erde in verschiedene pflanzengeographische Gebiete ist übrigens eine recht schwierige Aufgabe, indem der Wechsel der Floren fast immer ein ganz allmählicher ist, so daß die sichere Umgrenzung der Florenreiche und ihrer Unterabteilungen viel Erfahrung erfordert und bei den einzelnen Autoren, je nach der Beurteilung der Tatsachen, oft nicht unerhebliche Abweichungen zu verzeichnen sind. Ein zweites Moment der Unsicherheit liegt in den Einteilungsprinzipien, die nach verschiedenen Gesichtspunkten gewählt werden können und dementsprechend andere Umgrenzungen zur Folge haben müssen.

Die Einteilung der Erde in Florengebiete verschiedener Rangordnung kann nach vier Richtungen erfolgen. Als Grundlage dienen: Klimatologie, Systematik und Formationslehre, Biologie oder Florengeschichte.

I. Klimatologie.

Wärme und Feuchtigkeit sind die beiden für die Pflanzengeographie am meisten entscheidenden Faktoren. Während aber die Wärme vom Aequator zu den Polen allmählig abnimmt, folgt die Verteilung der Niederschläge und der Luftfeuchtigkeit keinem so einfachen, regelmäßigen Gesetze. In allen Teilen der Erde gibt es trockene und feuchte Länderstrecken.

1. Die Temperatur. Da für jeden Ort der Erde die mittlere Jahrestemperatur eine ziemlich konstante Größe ist, so hat man zuerst gehofft in den Jahresisothermen wertvolle Anhaltspunkte für die Verbreitungsgesetze der Pflanzen zu haben. Doch schon ein flüchtiger Blick auf die Jahresisothermenkarte der Erde lehrt, wie unhaltbar dieser Standpunkt ist.

Welche Gegensätze zeigt nicht schon in Europa die Jahresisotherme von $+10^0$ C. Sie durchzieht Irland und berührt Wien und Odessa. Dort treffen wir mehrere Vertreter der Mittelmeerflora, wie den Erdbeerbaum (Arbutus Unedo L.), die mediterrane Heide (Erica mediterranea L.). Die Myrte hält im Freien aus, aber der Sommer ist so kühl, daß die Weinrebe ihre Frucht nicht reift. In Südrußland dagegen bringt der Winter große Kälte, doch im Sommer reift die Melone.

Die Jahresisotherme von 0^0 erreicht ihren Südpunkt bei $49^0\ 40'$ N. im kontinentalen Ostasien, ihren Nordpunkt nördlich vom Nordkap bei $72^0\ 40'$ N. Es ergibt sich somit eine Differenz von reichlich 23 Breitegraden.

Viel wichtiger als die Jahresisotherme ist die mittlere jährliche Schwankung der extremen Monatsmittel, sie führt zur Unterscheidung von ozeanischen Gebieten mit geringen Wärmeschwankungen und von Ländern mit kontinentalem Klima, in denen diese Temperaturamplituden ungleich größer sind. Die mittlere Temperaturschwankung Odessas übertrifft diejenige von Valentia in

West-Irland um mehr als den dreifachen Betrag. Die Temperaturdifferenz der extremen Monate der Färörinseln (ca. 62° N.) erreicht sogar nur 7,7° C; bei Werchojansk, dem Kältepol Ostsibiriens (67° 33′ N.), aber mit 62,8° C mehr als das Achtfache.

Noch entscheidender ist die Wärmemenge und ihre Verteilung während der Vegetationsperiode. Für den Haushalt der Pflanze fallen diejenigen Zeiten, in denen die Lebenstätigkeit durch Kälte oder Trockenheit periodisch unterbrochen wird außer Betracht. In diesen Zeiten befinden sich die Gewächse in einem latenten Lebensstadium.

Die Pflanzengeographie muß übrigens immer mehr darauf ausgehen, sich klimatische Daten zu verschaffen, die den tatsächlichen Lebensverhältnissen der Pflanzen besser entsprechen, als die von der Meteorologie gelieferten Werte. Im hohen Norden und in den höheren Lagen der Hochgebirge dauert die Vegetationsperiode meistens nur 2 bis 3 Monate, die mittleren Monatstemperaturen dieser Zeit liegen wenig über dem Nullpunkt. Auf Grund dieser Daten ist das ziemlich reiche Pflanzenleben dieser Gebiete geradezu unverständlich. Berücksichtigt man aber, daß die Temperatur derjenigen Luftschicht, in der die assimilierenden Organe der Pflanzen leben, den drei- bis sechsfachen Betrag der gleichzeitigen Lufttemperaturen erreicht, so ergibt sich, daß die Pflanzen gewissermaßen in einem ganz anderen Klima leben, als es die Temperaturen der meteorologischen Stationen angeben.

Als Beispiel seien die Beobachtungen von G. Andersson (am 7. Juli) vom Bel-Sund auf Spitzbergen aufgeführt.

Lufttemperatur 1 m über dem Boden + 4,7° C. Temperatur an der Oberfläche eines Polsters von Silene acaulis L. + 15,5° C. Temperatur des Bodens in einer Tiefe von 8 cm, wo sich die Hauptmasse der Wurzeln befand, + 9,3° C.

In einer Tiefe von 30 bis 35 cm lag schon das Bodeneis. Diese Verhältnisse erklären den Zwerg-, Spalier- und Polsterwuchs der arktischen Pflanzenwelt und die oberflächliche Entwickelung ihrer Wurzeln.

In vielen Fällen ist somit nicht das Klima, wie wir es aus den Annalen der meteorologischen Stationen kennen, sondern das Lokalklima unter dem die Pflanze tatsächlich lebt, entscheidend. Dies erklärt auch den oft gewaltigen Gegensatz der Vegetation zwischen Nord- und Südlage, den man nicht selten in einer Entfernung von wenigen Schritten beobachten kann. Unter denselben Gesichtspunkt fällt die verspätete Entwickelung der Sumpfflora, das Auftreten von weit nach Norden vorgeschobenen Inseln südlicher Florenbestandteile, die südlichen Einstrahlungen vieler Kalkgebiete, wie auch das Vorkommen der letzten Vorposten der Wälder und der äußersten Pioniere des Baumwuchses.

Mit diesen Einwendungen soll gesagt sein, daß die ausschließliche Berücksichtigung der Wärme bei der Umgrenzung pflanzengeographischer Gebiete nicht zu einem völlig befriedigenden Ergebnis führen wird, sie kann nur zur Unterscheidung von Vegetationszonen dienen, d. h. zur Aufstellung von Erdgürteln mit mehr oder weniger übereinstimmenden Vegetationsformen.

W. Koeppen gebührt das Verdienst auf bestimmte Wärmelinien, die für die Abgrenzung der wichtigsten Lebensbezirke der Pflanzenwelt von besonderer Bedeutung sind, zuerst aufmerksam gemacht zu haben. Die Isotherme des kältesten Monates von 18° C begrenzt am besten die tropischen Tieflandsgebiete, zu deren Charakterzug neben der gleichmäßig hohen Wärme deren geringe jährliche Schwankung gehört. Die Isotherme des wärmsten Monates über 22° ist die Nord- bezw. Südgrenze der Mesothermengebiete, in denen der kälteste Monat ein Mittel hat, das zwischen 6 und 18° C liegt. Eine besonders wichtige Scheidelinie ist die Isotherme des wärmsten Monates von 10° C, welche ziemlich genau mit der arktischen Baumgrenze zusammenfällt.

Unter Berücksichtigung dieser Koeppenschen Wärmezonen kommt man zur Unterscheidung von sechs ziemlich scharf geschiedenen Vegetationszonen:

I. Arktische Glazial- und Tundrenzone (= nördliche Polarzone Koeppens). Sie entspricht der Polar- und arktischen Zone der älteren Pflanzengeographen.

Neben Flechten und Moosen ist das Vorwiegen von Kleinsträuchern und Stauden mit kurzer Vegetationszeit bezeichnend. Die Hauptentfaltung der Flora fällt in den Juli. Baumwuchs fehlt, ein- und zweijährige Pflanzen sind sehr spärlich vertreten. Die Vegetationszeit dauert höchstens 3 Monate.

II. Die Zone der winterharten Zapfen- und sommergrünen Laubbäume, der Moore und Wiesen (= nördlicher kalter Gürtel Koeppens). Die Südgrenze wird bestimmt durch die Zunahme immergrüner Laubhölzer und baumloser Grasländer, mit Sommerdürre, die im Hochsommer zu einem Unterbruch der Vegetationstätigkeit führt.

In dieser Zone ist der Stillstand nur durch die winterlichen, niederen Temperaturen mit anhaltender oder rasch vorübergehender Schneedecke bedingt. Die Vegetationsperiode dauert 3 bis 7 Monate, ihren Höhepunkt erreicht sie im Sommer. Ein- und zweijährige Gewächse werden häufiger, ebenso phanerogame Süßwassergewächse.

III. Nördliche Zone der wärmeliebenden, immergrünen Holzpflanzen und der sommerheißen Steppen und Wüsten (= konstant gemäßigter Gürtel Koeppens). Die Zeit der meist auf den Januar fallenden Winterruhe ist kurz oder fehlt ganz, dagegen tritt eine mehr oder weniger lang andauernde Hochsommerdürre ein. Tropische Sommerregen fehlen.

Je nach den Niederschlagsverhältnissen lassen sich ein relativ feuchter Abschnitt mit vorwiegend immergrünen Buschpflanzen und exzessive Trockengebiete (Sahara, Arabien, Inneres von Persien) unterscheiden. Tonangebend sind Hartlaubgehölze; verbreitet Dornsträucher, Rutenpflanzen, Filzgewächse, Sukkulenten. Starker Prozentsatz von ein- und zweijährigen Pflanzen. Nadelhölzer vorhanden, aber zurücktretend, zumeist nicht mehr frosthart. Spärlich sind immergrüne Schopfbäume, dagegen oft vorherrschend Zwiebel-, Knollen- und Rhizomgewächse.

IV. Die Tropenzone mit immergrünen oder je nach der Regenzeit mit periodisch belaubten Vegetationsformen (= tropischer Gürtel Koeppens). Gleichmäßig hohe Temperaturen, meist verbunden mit intensiven Sommerregen, gewährleisten eine ununterbrochene Vegetationsperiode.

Es läßt sich eine feuchte Urwaldzone und eine trockene Savannenzone unterscheiden Die Hauptmasse der Wälder wird von immergrünen Wipfelbäumen und periodisch regengrünen Holzarten gebildet, verbreitet sind auch immergrüne, großblätterige Schopfbäume (Palmen, Pandanus, Baumfarne) und vieljährige baumartige Stauden (Musa). Gewaltige Formenfülle an Bäumen und Epiphyten; reiche Entfaltung von Holzparasiten und Saprophyten. An den Meeresküsten Mangroven.

V. Südliche Zone immergrüner und periodisch-belaubter Wipfel- und Zapfenbäume, immergrüner Gebüsche, Dornsträucher und sommerdürrer Steppen. Umfaßt Südafrika, das südliche Australien, Tasmanien, Neuseeland, Südamerika von der Südgrenze der Tropen etwa bis zum 46° S.

Die Vegetation ist im südlichen Teil durch eine mehr oder weniger ausgedehnte Winterruhe (Juli) und nahe der Tropenzone durch eine sommerliche Trockenperiode (Januar) ausgezeichnet; dementsprechend zeigt dieser Gürtel analoge Vegetationsformen wie Zone III.

VI. Antarktische Zone immergrüner Buschsträucher, periodischer Gras- und Staudenvegetationen (= südlicher kalter Gürtel Koeppens). Hierher gehört das südlichste Amerika südlich von 46° S., die andinen Hochlagen, die Kerguelen, die Bergländer Tasmaniens und Neuseelands und der antarktische Kontinent.

Es herrschen immergrüne, niedere Sträucher. Die Inseln und das antarktische Festland sind baumlos, letzteres ist sogar ohne phanerogame Gewächse. Wie im hohen Norden spielen Moose, Erd- und Steinflechten eine wichtige Rolle.

2. Die Feuchtigkeit. Die der Pflanze zur Verfügung stehende Feuchtigkeit hängt zunächst von der mittleren jährlichen Regenhöhe der einzelnen Florenbezirke ab. Diese schwankt von 0 mm in exzessiven Wüstengebieten bis zu 12 m 70 in den feuchten Tropen von Cherrapunji (1250 m) der Khasia Hills Ostindiens.

Wie bei der Wärme, so ist auch bei der Feuchtigkeit die Verteilung der jährlichen Niederschlagsmenge von größter Wichtigkeit. Von Interesse ist in dieser Hinsicht ein Vergleich von Mitteleuropa mit dem Mittelmeergebiet. Nach Berechnungen von Theobald Fischer hat die Mediterraneïs sogar ein erheblich höheres, jährliches Niederschlagsmittel (759,4 mm) als Deutschland (708,9 mm). Trotzdem trägt die Flora ein viel xerophytischeres Gepräge. Die Erklärung dieser auffallenden Erscheinung liegt in der Tatsache, daß zur Zeit der größten Betriebswärme dem Mittelmeerbecken das nötige Betriebswasser fehlt. Die größte Wärme und die ausgiebigste vegetative Tätigkeit fallen mithin nicht, wie in dem in dieser Hinsicht entschieden bevorzugten Mitteleuropa zusammen. Die ganze Xerophilie der Mittelmeerflora ist eine Folgeerscheinung dieses Mißverhältnisses.

Für die Pflanze kommt aber noch ein anderes Moment in Betracht, auf das F. W. Schimper zuerst mit Nachdruck hingewiesen hat. Was nützt ihr das Vorhandensein reichlicher Wassermengen, wenn sie nicht in der Lage ist, dieselben aufzunehmen und zu verwerten? Die Wasserabsorptionsfähigkeit des Wurzelsystems wird bekanntlich durch niedere Bodentemperaturen, durch Salz- und Humussäuregehalt stark beeinträchtigt. So kann für die Pflanzen ein nasses Substrat vollständig trocken sein, während andererseits ein Boden, der uns vollkommen trocken erscheint, für manche Art noch hinreichend Wasser enthält. Ein physikalisch trockener Boden braucht daher nicht physiologisch trocken zu sein und umgekehrt.

Während die Wärmebedürfnisse einer Pflanze in ihrem Bau nicht zum Ausdruck kommen, macht sich die Wasserökonomie jeder Art im Habitus und in der feineren äußeren und inneren Struktur mehr oder weniger bemerkbar. So unterscheidet man Hygrophyten: Gewächse deren Existenzbedingungen die Gefahr des Austrocknens ausschließen und die daher allerlei Verrichtungen zur Beschleunigung der Wasserabgabe aufweisen. Xerophyten sind Pflanzen

mit erschwerter Wasserversorgung und dementsprechend mit Einrichtungen zur Herabsetzung der Transpiration. Tropophyten (F. W. Schimper) endlich zeichnen sich durch einen periodischen Wechsel von Zeiten mit Wassermangel und Wasserreichtum aus, wie dies beispielsweise bei den Laubhölzern der nördlich temperierten Zone der Fall ist. Aehnliche Typen gibt es auch in den periodischen Trockengebieten der Tropen und Subtropen.

Die große Mannigfaltigkeit der Vegetationsbilder der verschiedenen Länder der Erde beruht hauptsächlich auf der Ausbildung von Hygrophyten-, Tropophyten- und Xerophytenklimatas.

Auf Grund des Verhältnisses vom Niederschlag zur Verdunstung kommt A. Penk (1910) zur Aufstellung dreier Hauptklimareiche:

I. Das humide Klima: in welchem mehr Niederschlag fällt, als durch die Verdunstung entfernt werden kann, so daß ein Ueberfluß in Form von Flüssen abfließt.

II. Das nivale Klima: in dem mehr schneeiger Niederschlag fällt, als die Ablation an Ort und Stelle entfernen kann, so daß eine Abfuhr durch Gletscher erfolgen muß.

III. Das aride Klima: in dem die Verdunstung allen gefallenen Niederschlag aufzehrt und noch mehr aufzehren könnte, also auch einströmendes Flußwasser zu entfernen vermag. — Die Grenze des nivalen Klimas bildet die Schneegrenze, d. h. die Linie, in der schneeiger Niederschlag und Ablation sich im Gleichgewicht befinden; an der Trockengrenze herrscht Gleichgewicht zwischen Niederschlag und Verdunstung.

3. Kombination des Wärme- und Feuchtigkeitsfaktors. Alphonse de Candolle hat zuerst eine klimatologische Einteilung der Erde durchgeführt, in der zugleich die Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnisse berücksichtigt sind und welche Gebiete umfaßt, die in ihrem botanischen Gesamtcharakter, wenigstens in den Hauptzügen, Uebereinstimmung zeigen. Er unterscheidet:

I. Hydromegathermen: Gebiete mit viel Feuchtigkeit und hoher Wärme (Jahrestemperatur wenigstens 20° C), sie umfassen die tropischen Urwaldgebiete, so die Antillen, den größten Teil Zentralamerikas, das nördliche Südamerika, den Osten Brasiliens, ferner die Aequatorialzone Afrikas von der südlichen Sahara bis zur Kalahari, die Küsten Südasiens, besonders Hinterindiens, den Südabfall des Himalaja, die Sundainseln, endlich Polynesien und Nordostaustralien. Bezeichnend ist der Reichtum an Bäumen, die hauptsächlich den Familien der Palmen, Anonaceen, Melastomaceen, Apocynaceen, Asclepiadaceen, Rubiaceen usw. angehören. Groß ist auch die Zahl der Lianen und Epiphyten, so besonders aus den Familien der Farne, der Orchideen, Araceen und Piperaceen.

II. Xerothermen (Xerophytengebiete): Dies sind regenarme bis regenlose, warme oder heiße subtropische Trockengebiete; sie begleiten die Hydromegathermen im Norden und Süden in einer breiten, nur wenig unterbrochenen Zone. Es sind Prärien, Savannen, Pampas, Steppen und Wüsten. Baumarmut ist die Signatur dieser Länder, Wälder treten nur in den Flußtälern (Galleriewälder) in den Gebirgen oder in Depressionen mit oberflächlichem Grundwasser auf. In der Trockenzeit erfolgt gewöhnlich Laubfall. Zwiebel-, Knollen- und Rhizompflanzen sind sehr verbreitet, ebenso Therophyten. Ungemein häufig und in den verschiedensten Familien wiederkehrend sind Verdornung der Triebe, Sukkulenz, Drüsenreichtum, Trichophyllie. Von Schlingpflanzen treten besonders die Cucurbitaceen und in Amerika die Bromeliaceen auf. — Yucca, Agaven, Cacteen sind für die „Xerophyten“ Amerikas charakteristisch, für Afrika die Aloës, die Drachenbäume und baumartige sukkulente Euphorbiaceen; für Australien die genera Kingia, Xanthorrhoea, Phormium. Auf Salzboden treten Aizoaceen, Chenopodiaceen, Portulacaceen und Zygophyllaceen auf.

III. Mesothermen: Sie umfassen die Länder der wärmeren, gemäßigten und der subtropischen Zonen. Es herrschen warme Sommer und milde Winter. Die mittlere Jahrestemperatur schwankt zwischen 15 und 20° C. Bezeichnend ist der Wechsel von Trocken- und Regenzeiten, letztere fallen gewöhnlich zusammen mit der Zeit niedrigster Jahrestemperaturen, doch zeigen die südöstlichen Vereinigten Staaten, China und Japan Sommerregen. Die Mesothermengebiete sind von ziemlich beschränkter Ausdehnung. Der nördlichen Hemisphäre gehören an: Kalifornien, südöstliche Union, Mediterraneïs, Ostasien. In Südamerika (Chile zum Teil) und Afrika (Kapland) sind die Mesophyten spärlich entwickelt, besser wieder in Australien (S. W. und S. E., Tasmanien, Neuseeland). In den feuchten Teilen sind die Wälder noch reichlich vertreten, es herrschen Mischwaldungen aus immer- und sommergrünen Arten, besonders bezeichnend sind immergrüne Buschgehölze. Für die südliche Hemisphäre kommen in erster Linie in Betracht die Restionaceen und Proteaceen, vielfach auch Arten aus den Familien der Rutaceen, Thymelaeaceen, Lobeliaceen, Selaginellaceen, für Australien die Epacridaceen. Von

weiteren Familien, die in sämtlichen Mesothermengebieten mehr oder weniger reichlich vorhanden sind, seien noch erwähnt: Liliaceen, Amaryllidaceen, Iridaceen, Magnoliaceen, Berberidaceen, Cistaceen, Rhamnaceen, Ericaceen und die Labiaten.

IV. Mikrothermen: Sie werden von Pflanzen bewohnt, die eine mittlere Jahrestemperatur von 0 bis 15° C verlangen; die Sommer sind mäßig warm, die Vegetationsperiode wird durch eine winterliche Ruhezeit unterbrochen. Diese Bedingungen sind auf der nördlichen Hemisphäre über ungemein ausgedehnte Länderstrecken, quer durch den ganzen eurasischen Doppelkontinent und durch Nordamerika, etwa vom 45° bis gegen den 70° N. Br. gegeben. Infolge des außerordentlich starken Vorherrschens des Ozeans zeigen die Mikrothermen auf der südlichen Halbkugel eine sehr beschränkte Verbreitung. Ihr gehören an das südliche Chile, Feuerland und einige Inselgruppen zwischen Südafrika und Australien. Coniferen und sommergrüne Laubwälder sind tonangebend, daneben herrschen Moore und Wiesen. Cupuliferen, Cruciferen, Ranunculaceen, Alsineen, Saxifragaceen, Primulaceen und Gräser sind besonders reichlich vertreten.

V. Hekistothermen: Dies sind Gebiete, die von Pflanzen mit den bescheidensten Wärmeansprüchen besiedelt werden. Die mittlere Jahrestemperatur ist unter dem Nullpunkt gelegen, die Mitteltemperatur des wärmsten Monats unter 10° C. Die Vegetationsperiode dauert 1 bis 3 Monate. Baumwuchs und Pflanzenkultur fehlen. Der Holzwuchs wird nur noch durch Zwergsträucher vertreten; besonders zahlreich sind Cyperaceen, Gramineen, Ericaceen, Saxifraga-Arten, sowie Moose und Flechten vorhanden. Tundren bedecken weite Gebiete; die farbenprächtigen, arktischen Matten sind dagegen von recht beschränkter Verbreitung.

II. Systematik, Physiognomik und Formationslehre.

Andere Einteilungsprinzipien sind der Systematik und Formationslehre entnommen. Leit- und Charakterpflanzen einzelner Vegetationszonen erweisen sich zur Abgrenzung natürlicher Florengebiete mehr oder weniger brauchbar. Verbindet man die äußersten Vorposten einer Art durch eine Linie, so umschreibt diese Verbreitungs- oder Vegetationslinie das Areal der betreffenden Art. So wird z. B. das mediterrane Florenreich von der Vegetationslinie des Oelbaumes (Olea europaea L.) begrenzt. Das nordafrikanisch-indische Wüstengebiet deckt sich annähernd mit dem Verlauf der nördlichen und südlichen Vegetationslinie der Dattelpalme (Phoenix dactylifera L.), dasjenige der Sahara mit dem Vorkommen von Gummiakazien (Acacia arabica Willd. und A. torilis Willd). Weitere Vegetationslinien von größerer Bedeutung werden bestimmt durch das Genus Elaeïs, die das zentralafrikanische Urwaldgebiet begrenzt. Die Nord- und Südgrenze des afrikanischen Savannen- und Steppengebietes wird durch Adansonia digitata L. markiert. Die Vegetationslinien der Buche und Stechpalme bezeichnen die Ostgrenze des atlantischen Europas.

Vielfach glaubte man auch Kulturpflanzen zur Umgrenzung der Florengebiete verwenden zu können, so z. B. den Weinbau, die Kultur von Sommer- und Wintergetreide, von Mais, Reis, Tabak, Baumwolle, Kaffee, Tee, Pfeffer usw. Doch ist gegen eine pflanzengeographische Verwendung von Kulturzonen manches einzuwenden: Heimat und Kulturzentren der wichtigsten Nahrungs- und Genußmittelpflanzen decken sich nur ausnahmsweise, die Kulturpflanzen sind außerhalb des Wettbewerbes der Arten gestellt, finden sich daher vielfach auch noch in Gebieten, wo ihre weitere Existenz sonst unmöglich wäre, die Kulturareale der Nutzpflanzen zeigen öfters innerhalb verhältnismäßig kurzer Zeit recht erhebliche Veränderungen, die Anpflanzung bestimmter Arten geht in einzelnen Ländern rasch zurück oder wird sogar ganz aufgegeben, dafür kann dieselbe Art anderwärts an Boden gewinnen. Verschiebungen in den Konkurrenzverhältnissen des Welthandels und in den wirtschaftlichen Existenzbedingungen der einzelnen Länder, die Einführung neuer, wertvollerer Nutzpflanzen, durch welche die minderwertigeren verdrängt werden, neue Züchtungen, veränderte Bedürfnisse der Bevölkerung oder auch die Vernichtung der Kulturen durch epidemische Krankheiten können in kurzer Zeit zu solchen Arealverschiebungen führen. Ein lehrreiches Beispiel für einen raschen Kulturenwechsel bieten die kanarischen Inseln.

Gegenüber der Wildflora steht eben jede Kulturpflanze unter Ausnahmebedingungen; so kommt es, daß dieselben zu pflanzengeographischen Einteilungen nur von sekundärer Bedeutung sein können.

Sehr gebräuchlich sind Bezeichnungen wie Tundren, Wüsten, Steppen, Savannen, Prärien, Pampas usw., es sind dies jedoch vorwiegend geographische Begriffe, ihr pflanzengeographischer Wert wird durch die große Mannigfaltigkeit dieser Bildungen sehr beeinträchtigt.

Tundra nennt der Geograph alle Gebiete nördlich von der arktischen Baumgrenze, der Phytogeograph dagegen nur eine ganz bestimmte Formation (Fjeldformation), die je nach den vorherrschenden Leitpflanzen — in erster Linie kommen Flechten und Moose in Betracht, — wiederum verschiedene Facies unterscheiden läßt. Auch der Begriff „Steppe" ist recht schwankend. Der Geograph bezeichnet jedes, nicht zu ausgesprochene Trockengebiet mit

lockerer Vegetation als Steppe; demnach sind auch Prärien und Pampas der Steppe zuzuzählen. Vom Botaniker werden unter dem Begriff „Steppe“ recht heterogene Gebilde zusammengefaßt: Strauchsteppen, Grassteppen, oder nach einzelnen Leitpflanzen: Wermutsteppen, Mohnsteppen, Distelsteppen; nach der Bodenbeschaffenheit: Sand-, Fels-, Salzsteppen; nach dem allgemeinen Aussehen: Hunger- und Wüstensteppen. So läßt sich eine ganze Stufenleiter von Vergesellschaftungen von typischen Wiesen bis zu echten Wüsten aufstellen. Die Grassteppen mit ihrem Humusgehalt und dichtem Bestandsschluß sind eher zu den Trockenwiesen zu rechnen (C. Schröter), indessen typische Steppen zweckmäßig den Halbwüsten zuzuzählen sind, es sind mehr oder weniger offene Vegetationen arider Böden oder Trockengebiete auf humusarmer, öfters salzhaltiger Unterlage.

In dieser physiognomischen Klassifikation schlummert, wie L. Diels ganz richtig hervorhebt, bereits eine Gliederung der Pflanzendecke der Erde nach ökologischen Gesichtspunkten. Darauf weist auch G. Grisebach hin, wenn er sagt, die physiognomische Gliederung wolle die klimatologische Seite der Pflanzengeographie widerspiegeln, während die verwandtschaftliche (systematische) Gruppierung die Entwickelungsgeschichte aufzuhellen strebe.

Praktisch hat aber die physiognomische Klassifikation seit deren Begründung durch Alexander v. Humboldt immer bedeutende Schwierigkeiten verursacht, an ihre Stelle tritt nun mehr und mehr die Formationslehre, d. h. die Erkenntnis der Vergesellschaftung der Pflanzen zu ökologisch bedingten Verbänden. Der Ausbau der Formationslehre über sämtliche Festländer und Inseln wird für eine möglichst natürliche Umgrenzung der Florenreiche und ihrer Unterabteilungen von großem Nutzen sein (ökologische Pflanzengeographie; vgl. den folgenden Artikel).

III. Biologie.

Vor einigen Jahren hat der dänische Biologe C. Raunkiaer den Begriff der Lebensformen schärfer gefaßt. Es sind biologische Typen, die auf Grund des Grades und der Art der Anpassung der Knospen oder der jüngsten Sproßenden an die Ueberdauerung der ungünstigen Jahreszeit aufgestellt wurden. C. Raunkiaer hat fünf Hauptlebensformen unterschieden und eine größere Anzahl von Untertypen, so daß im ganzen 30 Fälle zu verzeichnen sind. Die Hauptlebensformen sind:

I. Phanerophyten: Die höchst entwickelte Lebensform; sie umfaßt alle Pflanzen mit aufrechten, mehr oder weniger hohen Sprossen, an denen die Erneuerungsknospen frei oder unter dem Schutz von Knospenschuppen die ungünstige Jahreszeit überdauern. Der Knospenschutz ist mithin recht dürftig. Dieser Typus zeigt die größte Mannigfaltigkeit, es kommen nicht weniger als 15 Untertypen zur Unterscheidung, von denen einzelne die Fähigkeit haben, bei eintretender Ruheperiode die Blätter abzuwerfen oder sonst ihre Oberfläche zu verkleinern.

II. Chamäphyten: Die Erneuerungsknospen befinden sich nur wenig über dem Boden, so sind die nachteiligen Windwirkungen stark abgeschwächt; während der ungünstigen Jahreszeit werden die Knospen von Schnee oder abgefallenem Laube geschützt. Hierher gehören vier Untertypen (z. B. Polsterpflanzen).

III. Hemikryptophyten: Sie erzeugen, wie z. B. die Rosettenpflanzen, ihre Erneuerungsknospen unmittelbar an der Erdoberfläche. Der ganze übrige Teil der Pflanze stirbt periodisch ab (3 Fälle).

IV. Kryptophyten: Bei dieser sieben Untertypen umfassenden Lebensform sind die Knospen in der Erde oder am Grunde eines Gewässers geborgen (Zwiebelpflanzen, Rhizompflanzen z. T.). Alle oberirdischen Teile gehen bei Eintritt der durch Kälte oder Trockenheit bedingten Ruheperiode ein.

V. Therophyten: Sie besitzen keine Erneuerungsknospen; nach der kurzen Vegetationsperiode sterben sie völlig ab und erneuern sich nur durch ihre resistenten Samen.

So sehr diese Betrachtungsweise in mehrfacher Hinsicht einen wesentlichen Fortschritt bedeutet, so muß doch zugegeben werden, daß diese Gruppen noch keine idealen Lebensformen umfassen, indem sie eben nur einen Teil aller Anpassungserscheinungen berücksichtigen. Raunkiaer ist aber noch einen Schritt weiter gegangen. Durch statistische Erhebungen versuchte er, den prozentualen Anteil dieser biologischen Typen innerhalb der einzelnen Florengebiete festzustellen. So kam er zu einer Zahlenreihe, dem biologischen Spektrum, das als Ausdruck für das Klima gelten darf. Ob dieses biologische Spektrum ein richtiges Bild für ein Pflanzenklima liefern kann, ergibt sich daraus, inwieweit analoge Klimata, aber in verschiedenen Erdteilen und trotz einer in floristisch-systematischer Hinsicht ganz anderen Zusammensetzung der Flora dieselben biologischen Spektren aufweisen, indessen verschiedene Klimata differente Spektren haben.

Auf Grund dieser Studien stellte C. Raunkiaer vier pflanzengeographische Hauptklimagebiete auf.

I. Das Phanerophytenklima: umfaßt die tropischen Gebiete mit nicht zu geringen Niederschlägen.

II. Das Therophytenklima: umfaßt das Winterregengebiet der subtropischen Zone.

III. Das Hemikryptophytenklima:

umfaßt den größten Teil der kälteren gemäßigten Zone.

IV. Das Chamäphytenklima: umfaßt die kalte Zone.

Diese Hauptklimata lassen sich durch biologische Grenzlinien, sogenannte Biochoren voneinander trennen. Dieselben bauen sich auf exakten Zahlen auf, ganz wie die klimatischen Grenzlinien, z. B. die Isothermen. So kommt man auf Grund der Statistik der Lebensformen dazu, nicht nur eine biologische Pflanzengeographie aufzubauen, sondern auch die Florengebiete naturgemäßer zu umgrenzen. Die 20% Chamäphyten-Biochore bestimmt ziemlich gut die Südgrenze des arktischen Florenreiches und verläuft nur wenig nördlicher als die Baumgrenze und als die Juli-Isotherme von 10° C.

In anderer Weise gingen die Amerikaner vor. Transeau hat versucht, die Verdunstungskraft zur kartographischen Begrenzung der ariden Regionen zu verwerten. Er drückte den Regenfall in Prozenten der Verdunstungsgröße aus und fand in der Tat deutliche Beziehungen zwischen dieser Größe und seinen Wald- und Prärienzentren: der Regen bildet 20 bis 60% die Verdunstung in den „Great Plains", 60 bis 80% in der Prärienregion mit Wäldern in den Tälern, 80 bis 100% mit lichten Eichenwäldern auf den Höhen und dichten Wäldern im Tal, 100 bis 110% entspricht dem Laubwaldzentrum, über 110% dem südöstlichen Nadelholzzentrum.

IV. Florengeschichte.

Bei der Verteilung der Pflanzen über die Erdoberfläche kommen aber nicht nur Klimatologie und Biologie in Betracht, ohne Berücksichtigung des Zeitfaktors würden viele Verhältnisse unverständlich bleiben. Die Pflanzengeographie der Gegenwart ist zum guten Teil ein historisches Problem und zwar nach zwei Seiten: 1. erdgeschichtlich, indem im Verlauf der Zeit alte Landverbindungen zerstört, neue geschaffen werden. So wurde die Pflanzenwanderung unterbunden oder in neue Bahnen geleitet; 2. pflanzengeschichtlich, denn auch die Gewächse entwickeln sich, Arten sterben aus, neue entstehen in bestimmten Bildungsherden, breiten sich von dort aus, um vielfach auf ihren oft recht verwickelten Wanderungsbahnen sich selbst wiederum zu verändern. In weit voneinander entfernten Ländern können vikarisierende Arten auftreten, die auf eine gemeinsame, vielleicht gar nicht mehr vorhandene Stammart hinweisen. So sind Länder und Pflanzen in beständigem Fluß begriffen. Geo- und phylogenetische Vorgänge müssen sich daher in mannigfacher Weise auf die derzeitigen Vegetationsverhältnisse der Erde geltend machen.

1. Entwickelungszentren. Auf Grund dieser Studien ist man zur Aufstellung von sechs, schon in der Tertiärzeit vorhandenen, florengeschichtlichen Entwickelungszentren oder, wie ich sie bezeichnen möchte, Florenreichen erster Ordnung gekommen. Es sind:

I. Das holarktische Florenreich (Holarktis): weitaus das größte Gebiet, umfaßt es doch den subtropischen, gemäßigten und kalten Gürtel der ganzen nördlichen Hemisphäre. Nach seiner Lage kann es daher auch als nördliches extratropisches Florenreich bezeichnet werden. Tonangebend ist das arktotertiäre Florenelement, dasselbe entspricht der miocänen Flora des nordischen und zirkumpolaren Gebietes. Zahlreiche Holzpflanzen desselben sind noch heute, besonders im extratropischen Ostasien und in Nordamerika, erhalten geblieben. Besonders reichlich vertreten sind die Familien: Cupuliferen, Ranunculaceen, Cruciferen, Caryophyllaceen, Papilionaceen, Saxifragaceen, Valerianaceen, Compositen usw.

II. Das paläotropische Florenreich (Palaeotropis): umfaßt die Tropen der alten Welt und ihre pflanzengeographischen Abkömmlinge. Vorherrschend ist das paläotropische Florenelement, hauptsächlich charakterisiert durch das massenhafte Auftreten von Arten aus den Familien der Palmen, Pandanaceen, Dracaenen, Urticaceen, Myricaceen, Araliaceen, Myrtaceen, Mimosen, Sterculiaceen usw., und durch das starke Zurücktreten oder Fehlen der herrschenden Familien der Holarktis. In den höheren Gebirgslagen treten in größerer Menge arktotertiäre Elemente, und im südlichen Grenzgebiet australische, bezw. kapländische Florenbestandteile auf. Die Stammformen dieses Elementes gehören dem eigentlichen altweltlichen Tropengürtel an.

III. Das neotropische Florenreich (Neotropis): umfaßt Mittel- und den größten Teil von Südamerika. Die beiden Hauptzentren sind das tropische Brasilien und die Inselwelt Westindiens. Aehnlich wie das paläotropische Element erstreckte sich auch das neotropische Florenreich zur Tertiärzeit bedeutend weiter nach Norden und beherrschte vor der Erhebung der Anden das ganze tropische Amerika. Erst nach dieser Zeit dürfte die Einwanderung arktotertiärer Typen (Abietineen, Cupuliferen erfolgt sein; sie sind in der Hauptsache auf die Hochgebirge und Hochländer beschränkt.

IV. Das kapländische Florenreich (Capensis): das kleinste Florenreich, doch rechtfertigt die große Selbständigkeit seiner Planzenwelt diese Rangstellung. Bestimmend sind zahlreiche Familien und Gattungen, die nur oder doch vorwiegend Südafrika angehören, wie z. B. die Proteaceen, bestimmte

Gruppen der Ericaceen und die Genera Oxalis, Pelargonium, Mesembryanthemum; dazu kommen zahlreiche, oft stark veränderte tropisch-afrikanische Typen (sukkulente Euphorbien).

V. Das australische Florenreich (Australis): umfaßt den größten Teil Australiens mit Tasmanien. Pflanzengeographisch besitzt es eine ähnliche Sonderstellung wie das Kapland. In dem Auftreten vieler Arten von isolierter systematischer Stellung dokumentiert sich der durchaus antike Charakter der Flora, es sei nur erinnert an das Vorkommen zahlreicher Arten von Eucalypten (ca. 400 Species), Banksien, Acacien, Casuarinen, Leptospermen, an die Proteaceen, Epacridaceen, Restionaceen usw.

A. Engler hat das kapländische und australische Florenreich mit Einschluß der Inseln der Südsee und des südlichsten Südamerika als altozeanisches Florenreich zusammengefaßt. Obwohl gewisse gemeinsame Züge nicht zu bestreiten sind, ist die Selbständigkeit der Gebiete doch so weit vorgeschritten, daß eine Trennung immerhin durchaus gerechtfertigt erscheint.

VI. Das antarktische Florenreich (Antarktis): umfaßt den Südwesten von Südamerika, die Inselwelt südlich von 50° S. und den antarktischen Kontinent. Die Genera Nothofagus, Azorella, Pringlea, Donatia usw. sind antarktisch. Die Beziehungen zu den angrenzenden Florenreichen sind recht dürftig, doch lassen sich in der Vegetation des südlichsten Afrika und in derjenigen von Australien vereinzelte antarktische Anklänge erkennen.

2. Florenelemente. Die Pflanzengeographie gliedert das Pflanzenkleid der einzelnen Länder in Florenbestandteile oder Florenelemente. Im weitesten Sinn des Wortes versteht man unter Florenelementen Gruppen von Pflanzen, die jeweilen nach einem einheitlichen Gesichtspunkt ausgewählt worden sind. Das Einteilungsprinzip entstammt der Oekologie oder der Pflanzengeographie. Die Oekologie unterscheidet biologische und Formationselemente. In der Pflanzengeographie kann das Wort, wie M. Jerosch hervorgehoben hat, vier Bedeutungen haben.

a) Geographisches Element: durch dasselbe wird die jetzige geographische Verbreitung der Arten kurz charakterisiert. Demnach sind Dryas octopetala L. und Loiseleuria procumbens (L.) Desv. als arktisch-alpin zu bezeichnen, Stipa tenacissima (L.) Kth., das Halfagras, als iberisch-mauritanisch. Neben Arten mit sehr großen Arealen gibt es auch Endemismen, Species von mehr oder weniger engbegrenzter Verbreitung. Längere Zeit andauernde Florenisolierung, bedingt durch Wanderungshindernisse, führen zur Sonderentwickelung der Floren einzelner Erdräume. Inseln, besonders ozeanische Archipele, Gebirge, hauptsächlich die höheren Gebirgslagen und einzelstehende Gebirgsstöcke und Wüstensteppen sind daher reich an Endemismen, indessen ausgedehnte Tief- und Hügelländer fast nur Arten von großer Verbreitung aufweisen. Von den 935 einheimischen Arten Neuseelands sind 677 Species endemisch, also 72%. Der Prozentsatz der Endemismen der kanarischen Inseln beträgt 45%, Tristan da Cunha 50%, der Sandwichinseln 78%, St. Helena 84%.

Der Begriff des Endemismus ist sowohl nach seiner systematischen wie nach seiner geographischen Seite starken Schwankungen unterworfen. Geographisch gibt es Endemismen, die nur von einem einzigen Standorte bekannt sind; so z. B. Alyssum corsicum Duby, eine sehr gute Art, die nur bei Bastia auftritt. Genista murcica Coss., ein ephedroider Ginster, wird einzig von der Sierra bei Orihuela (Südostspanien) angegeben. Neben Endemismen, wie die soeben aufgeführten, die nur einem einzigen größeren oder kleineren Areale angehören, gibt es auch disjunkte Endemismen, indem dieselbe Art in zwei bis mehreren, meist kleinen, mehr oder weniger auseinander gelegenen Arealen auftritt. Als Beispiel diene Rhododendron ponticum L., heute einerseits auf den Südwesten der iberischen Halbinsel, anderseits auf die Kolchis beschränkt. Ziemlich groß ist die Zahl iberisch-orientalischer Arten, sie zeigen zwei Verbreitungszentren, einerseits die iberische Halbinsel und ihre Umgebung und andererseits den Orient, fehlen aber im Zwischengebiet. Hierher z. B. Geum umbrosum Boiss., Eurotia ferruginea Boiss.

Systematisch kann der Endemismus von ganz isolierter Stellung, beispielsweise eine monotypische Sippe oder gar ein monotypisches Genus sein. Solche Endemismen bezeichnet man als Relikten- oder Paläoendemismen. Lafuenta rotundifolia Lag. ist eine monotypische Scrophulariacee von der Tracht einer Labiate, also ein sogenannter Kollektivtypus. Berühmt ist die Wellwitschia mirabilis Hook. f. der steinigen Einöden der Damaraländer, ein monotypisches Gnetaceengenus. Die meisten Reliktenendemismen sind konservativ, d. h. in ihren Formen erstarrt, gewissermaßen auf den Aussterbeetat gesetzt. Doch gibt es auch aktive Paläoendemen, d. h. in regem Fluß befindliche Formenkreise alter Typen. Berühmt ist in dieser Hinsicht die Flora der kanarischen Inseln. Für solche Gruppen von Pflanzen hat L. Diels (1903) die Bezeichnung progressiver Endemismus eingeführt. Die neueren systematischen Arbeiten haben dargetan, daß er auf der Erde fast überall tätig ist, gewöhnlich ist aber sein äußerer Effekt nicht so augenscheinlich wie bei der Kanarenflora, oder bei der Gattung Hieracium. Daher ist das Auffinden der von ihm geprägten Formen meistens erst nach eingehenden monographischen Studien möglich, denn entsprechend dem jungen Alter dieser Bildungen ist ihre Differenzierung oft erst zu schwer systematisch faßbaren, elementaren Arten

(petites espèces) vorgeschritten. Es ist klar, daß das Vorhandensein von Endemismen, ihre Zahl, ihre geographisch und systematisch mehr oder weniger isolierte Stellung innerhalb ihres Florengebietes wichtige Anhaltspunkte zur Beurteilung der Florengeschichte ergeben werden.

b) Genetisches Element: es frägt nach der Heimat der Arten. Auf die Gesamtflora eines Landes angewandt will es die wichtigsten Stämme aufdecken, aus denen ihre Bestandteile hervorgegangen sind. Zur Feststellung des Bildungszentrums einer Art ist nicht nur die genaue Kenntnis ihrer jetzigen Verbreitung erforderlich, diese Studien müssen auf die gesamte Sippe, ja öfters auf Vertreter der Gattung und der nächst verwandten Genera erweitert werden, und zwar nicht nur geographisch, sondern auch systematisch. Zudem sind auch die fossilen und subfossilen Funde zu berücksichtigen. Nur bei einer verhältnismäßig kleinen Anzahl von Arten ist diese große Arbeit schon durchgeführt worden. So ist es für den größeren Teil unserer Flora heute noch unmöglich, ihre Urheimat anzugeben. In vielen Fällen ergibt sich auch die Frage, ob der nachgewiesene Ursprungsort der wirkliche Schöpfungsherd der Art oder nur als sekundäre Heimat aufzufassen sei. Auf Grund der derzeitigen Verbreitungsverhältnisse müssen für die Alpen Ranunculus pygmaeus Wahlbg. und Carex capitata L. genetisch als arktische Elemente bezeichnet werden.

Die Großzahl der Pflanzengeographen hält auch heute noch an der monotopen Entstehung der Arten fest, der zufolge jede Species nur einmal an einer Stelle entstanden sein soll. Dieser Auffassung diametral entgegengesetzt ist die Theorie von der simultanen oder polytopen Entstehung der gleichen Art an verschiedenen Orten, wobei die neue Species überall ungefähr gleichzeitig oder zu verschiedenen Zeiten aus der Stammart hervorgegangen sein kann. Eine ganze Reihe Botaniker haben sich für diese 1872 von Wetterhan zuerst vertretene Anschauung erklärt.

Das Artbildungsproblem läßt sich aber nicht auf ein einziges Schema zurückführen. Wenn einzig die äußeren Faktoren maßgebend wären, so müßten in jedem bestimmten klimatisch-edaphischen Bezirk alle Arten nach demselben Schema (biologischen Typus) ausgebildet sein. Das ist aber bekanntlich nicht der Fall. Daraus ergibt sich, daß die spezifische Konstitution, d. h. die innere Veranlagung der einzelnen Arten in diesen Fragen nicht vernachlässigt werden darf.

Auch heute noch sehen wir Arten, oder doch wenigstens Unterarten und Varietäten polytop entstehen. Der als Subspecies aufgefaßte Zwergwacholder ist einerseits eine Niederungspflanze des Nordens, andererseits ein Oreophyt südlicher Gebirge. An beiden Orten kann man aber von Juniperus communis L. ausgehend zur Unterart Uebergänge feststellen. Man kann bei dieser Pflanze direkt beobachten, wie aus derselben Grundform an verschiedenen Stellen des Areals die Unterart hervorgeht.

Wenn einzelne Autoren zugeben, daß leichte Abänderungen polytop entstanden sein können, daß aber Arten wohl durchweg monotopen Ursprungs sind, so ist dagegen einzuwenden, daß es zwischen leichten Abänderungen und guten Arten keinen prinzipiellen Unterschied gibt, sondern alle denkbaren Uebergänge vorkommen, so daß nicht einzusehen ist, warum nur elementare Arten polytop entstehen sollten.

Von dem durch das ganze Mittelmeergebiet verbreiteten Ruscus aculeatus L. fand ich bei Gagri am Ostufer des Schwarzen Meeres eine Abart mit auffallend schmal-lanzettlichen Phyllokladien, die ich als f. angustifolia bezeichnete. Die Durchsicht der Literatur ergab, daß diese Variante unter dem gleichen Namen bereits von Edm. Boissier beschrieben auch in Kleinasien beobachtet worden ist. In unseren Sammlungen fand sich eine analoge Pflanze vom Comersee. Es wird gewiß niemandem einfallen anzunehmen, diese Varietät sei einmal an einer bestimmten Stelle entstanden, habe sich von dort ausgebreitet und sich nun nur noch in diesen drei Stationen erhalten. Den tatsächlichen Verhältnissen entsprechender ist die Annahme, daß diese Varietät durch Mutation polytop aus der Stammart hervorgegangen ist. Uebrigens wird auch der extremste Polytopist andererseits nie leugnen, daß viele Pflanzen monotop entstanden sind und daß ein disjunktes Areal durch Pflanzenwanderungen mit nachträglichem Aussterben in den Zwischengebieten seine Erklärung finden kann.

c) Historisches Element: es gibt Aufschluß über die Zeit der Einwanderung der Arten in bestimmte Florenbezirke. Unter diesem Gesichtspunkt sind Fumana vulgaris Spach in Nordzürich und Dorycnium germanicum (Gremli) Rouy in der bündnerischen Herrschaft als aquilonares Element, Ranunculus pygmaeus Wahlbg. und Thalictrum alpinum L. in den Alpen als Glazialpflanzen aufzufassen.

d) Einwanderungselement: es orientiert über den Weg der Einwanderung. Es ist aber nicht gesagt, daß das Vordringen einer Art in allen Teilen eines bestimmten Florenbezirkes immer nur längs einer Route erfolgt ist. Aus den Verbreitungsverhältnissen von Cytisus sagittalis (L.) Koch in der nördlichen Schweiz kommt man zur Ueberzeugung, daß diese Art einerseits von E., andererseits von S. W. in das schweizerische Mittelland gelangt sein muß.

Die Tatsache, daß einzelne Gebiete der Erde eine sehr reiche, andere eine mehr oder weniger verarmte Flora aufweisen, hat zur

Aufstellung von Florenentwickelungszentren geführt. Die Erklärung dieser Erscheinung ist durchaus nicht einfach und läßt sich wohl auch nicht auf einen Grundgedanken zurückführen. Verschiedene Theorien, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, so die Refugien-, die Ueberdauerungs-, die Pendulationstheorie usw. haben versucht der Frage näher zu treten (vgl. den folgenden Artikel „Genetische Pflanzengeographie").

In unserer Zeit des Weltverkehrs macht sich, ganz abgesehen vom Kulturland, auch in der Wildflora der Einfluß des Menschen immer mehr bemerkbar. Es gibt viele Pflanzen, die sich an die Fersen des Menschen heften und stets in der Nähe seiner Wohnplätze und Verkehrslinien auftreten. Solche Gewächse hat man als Schutt-, Ruderalpflanzen oder auch als Anthropochoren bezeichnet. Zuweilen vermehren sich diese Eindringlinge so stark, daß die zu sehr spezialisierten einheimischen Pflanzen völlig verdrängt werden oder sogar aussterben. Das war bei mehreren ozeanischen Inseln der Fall (St. Helena!).

Genetisch ist das anthropophile Element der jüngste Bestandteil unserer Flora. Die Anthropophyten (Ruderal- oder Adventivflora, Flora adventiva) umfassen mithin sämtliche Arten der Kunstbestände und die nicht ursprünglich wilden der natürlichen Standorte. Daneben läßt sich aber auch ein umgekehrter Prozeß feststellen. Arten, die ursprünglich in der Gegend heimisch waren, verlassen mit einem Teil ihrer Individuen die natürlichen Standorte und gehen auf Kunstbestände über. Das sind die Apophyten (Rikli). So tritt z. B. Satureja Acinos (L.) Scheele gelegentlich apophytisch auf.

Neuerdings sind von O. Nägeli und A. Thellung die Anthropophyten in folgende neun Kategorien gegliedert worden:

A. **Anthropochoren**, durch Menschen eingeführt:

a) Absichtlich.

1. Ergasiophyten: ausländische (einschließlich Heil- und Zierpflanzen), vom Menschen gepflegte Kulturpflanzen, Arzneipflanzen, Zierpflanzen.

2. Ergasiolipophyten, Kulturrelikte: sie wurden ehemals angepflanzt, haben sich aber auch ohne Pflege des Menschen in der Wildflora erhalten.

3. Ergasiophygophyten, Kulturflüchtlinge, sogenannte verwilderte Pflanzen: sind ohne Absicht des Menschen den Kulturen entsprungen. Hierher: Silene Ameria L., eine Zierpflanze, im Getreide; Juglans und Robinia pseudacacia L., Nutz- und Zierpflanzen, verwildert in Wäldern.

b) Unabsichtlich.

4. Archäophyten: schon seit prähistorischer Zeit bei uns beständig auftretend, nirgends wild wachsende Acker- und Gartenunkräuter Agrostemma, Lolium temulentum L., Centaurea Cyanus L.

5. Neophyten, Neubürger: ziemlich häufig und beständig an natürlichen Standorten, oft mit der einheimischen Flora vergesellschaftet, so z. B. Erigeron annuus (L.) Pers., Solidago serotina Ait.

6. Epökophyten, Ansiedler: sind neuere Ankömmlinge, ziemlich verbreitet und beständig in der Gegend, aber nur auf künstlichen Standorten (Lepidium ruderale L.).

7. Ephemerophyten, Passanten: sie treten nur vereinzelt, vorübergehend, und fast nur in Kulturbeständen auf. Beispiele sind: Centaurea solstitialis L., Potentilla norvegica L.

B. **Apophyten**, Auswanderer:

a) Absichtlich.

8. Oekiophyten: Kulturpflanzen, die der einheimischen Wildflora entnommen sind, Fragaria vesca L., Rubus idaeus L. als Nutzpflanzen, Convallaria majalis L. und Scilla bifolia L. als Zierpflanzen.

b) Unabsichtlich.

9. Spontane Apophyten, Abtrünnlinge: Cerastien, von trockenen, sonnigen Abhängen sich auf Aeckern ansiedelnd; Saxifraga tridactylites L., von kalkig-felsigen Standorten auf Ruderalstellen übergehend.

Vertikale Gliederung. Neben der horizontalen Gliederung der Flora über die verschiedenen Zonen der Erde kommt es in den Gebirgsländern auch noch zu einer vertikalen Gliederung. Da in vielen pflanzengeographischen Schilderungen für die Höhengliederung verschiedene Bezeichnungen (Regionen, Zonen, Gürtel) angewendet worden sind und diese Namen auch für horizontal umgrenzte Gebiete gebraucht werden, hat der internationale Botanikerkongreß in Brüssel (1910) auf Antrag von Chr. Flahault und C. Schröter beschlossen, für die Höhengliederung die unzweideutige Bezeichnung „Höhenstufe" oder kurzweg „Stufe" (étage) zu empfehlen.

In jedem Hochgebirge kann man mit zunehmender Höhenlage, als Ausdruck der veränderten klimatischen Bedingungen, einen Wechsel im ökologischen Charakter der Pflanzenwelt beobachten. Je nach der Klimazone, der das Gebirge angehört, sind verschiedene Höhenstufen zu unterscheiden. Der Wechsel ganzer Formationen, bestimmter wichtiger Leitpflanzen oder das Zusammentreffen einer größeren Zahl von Pflanzengrenzen (Sendtner) gibt jeweilen Anhaltspunkte zur Abgrenzung der Stufenfolge. Der wichtigste Schritt ist immer der Uebergang vom Waldgebiet zu den höheren baumlosen Teilen der Hochgebirge. In Steppen- und Wüstenländern hat der Wald aber auch eine untere Grenze, so daß dann drei Höhenstufen zu unterscheiden sind: die Steppenwüstenstufe, die Waldstufe und die Hochgebirgsstufe. Als Beispiel mag der Sahara-Atlas dienen. Ausnahmsweise kann der Wald auch fehlen, so daß die Steppenwüstenstufe allmählich in die Hochgebirgs-

stufe übergeht, das ist in den exzessiven Trockengebieten des westandinen Südamerikas (Atacama) der Fall.

Wo, wie in der gemäßigten Zone und in den Hydromegathermen, eine Zweigliederung genügt, da kann man durch Aufstellung von Unterstufen (Substufen) weitere Unterabteilungen voneinander unterscheiden.

Für die Alpen gelangt man demnach etwa zu folgender Gliederung:

A. Waldstufe: reicht bis zur oberen Waldgrenze, mithin in den Zentralalpen bis ca. 2200 bis 2300 m, in den Nordalpen nur bis 1800 bis 1900 m.

a) Basale oder kolline Substufe (ehemals Hügelregion, Kulturregion): geht bis zur oberen Grenze der Weinkultur, in den Nordalpen bis 600 m, in den Zentralalpen (Wallis) bis 800 m, im Maximum bis 1210 m. Weitere Charakterpflanzen dieser durch das Vorherrschen des Kulturlandes ausgezeichneten Höhenstufe sind die zahme Kastanie und der Nußbaum.

b) Montane Substufe (Bergstufe, montane Region): umfaßt die Höhenlage von der oberen Grenze des Weinstockes bis zur oberen Buchengrenze, also den Laubholzgürtel. Je nach den lokalen Verhältnissen reicht derselbe von 600 bezw. 800 m bis zu ca. 1300 bis 1500 m.

c) Subalpine Unterstufe: sie entspricht der Höhenlage des Nadelholzgürtels, und reicht mithin von der oberen Buchengrenze bis zur mittleren Baumgrenze, von 1300 bezw. 1500 m bis ca. 1800 m in den Nordalpen und bis 2200 bis 2300 m in den Zentralalpen.

B. Hochgebirgsstufe: alle Gebietsteile oberhalb der mittleren Baumgrenze einschließend.

d) Alpine Substufe (ehemals alpine Region): von der oberen Baum- bis zur Schneegrenze, also bis 2400 bis 2500 m in den nördlichen Voralpen und bis 2700 bezw. 3000 m (Maximum 3200 m) in den Zentralalpen. Es ist das eigentliche Gebiet der Alpenflora. Als Alpenpflanzen werden alle Arten bezeichnet, die ihre Hauptverbreitung in dieser Höhenstufe haben. L. Diels hat neuerdings (1910) um die oft störend empfundene Zweideutigkeit des Wortes „alpin“ zu beseitigen, die Bezeichnung Oreophyten eingeführt, und versteht darunter alle Pflanzen, die den Schwerpunkt ihrer Verbreitung oberhalb der Baumgrenze besitzen. Solche Arten gelangen durch die Wildbäche zuweilen in tiefere Lagen, ja bis zur Meeresküste. Die auf diese Weise herabgeschwemmten Alpenpflanzen sind von C. Schröter als Schwemmlinge bezeichnet worden. Zwischen der Baumgrenze und den völlig baumlosen alpinen Matten schiebt sich öfters ein Gürtel von Krummholz (Krummholzregion, Strauchgürtel) ein; er wird gebildet von ausgebreitet niederliegenden Sträuchern, die keinen Hauptstamm ausgebildet haben. Auf Kalk ist es die Legföhre (Pinus montana Mill.), auf Schiefer und Urgebirge die Alpenerle (Alnus viridis [Chaix] DC.). Auch die alpinen Alpenrosen gehören vorzugsweise dieser Höhenstufe an.

e) Nivale Substufe: betrifft alle Gebiete oberhalb der örtlichen unteren Schneegrenze und gewährt als Ansiedelungsmöglichkeiten nur noch kleine Rasenplätze, Geröllfluren und Felsbänder. Die Zahl der Arten ist sehr gering. Polsterpflanzen und Spalierwuchs sind vorherrschend.

Der einheitliche ökologische Gesamtcharakter, der den Pflanzen der höheren Lagen sämtlicher Hochgebirge eigen ist, hat einzelne Autoren (Flahault, Schimper) veranlaßt, die gesamten Gebirgsfloren als besonders Florenreich zusammenzufassen. Wenn auch zugegeben werden muß, daß infolge der Höhenlage das Klima und damit auch die Lebensformen der Pflanzenwelt im Hochgebirge von denjenigen der benachbarten Tief- und Hügelländer durchaus verschieden sind, so scheint uns ein solches Ablösen der Gebirge von ihrer pflanzengeographischen Umgebung doch nicht zulässig, denn floristisch und genetisch bestehen zwischen beiden Gebieten jeweilen recht nahe Beziehungen.

Zusammenfassung: Florenreiche und ihre Unterabteilungen. Aus diesen Ausführungen ergibt sich, daß die Florenreiche in sehr verschiedener Weise umgrenzt werden, ebenso mannigfaltig sind die Vorschläge einer Terminologie der Unterabteilungen verschiedenen Grades.

Ursprünglich erfolgte die Schilderung der Vegetationsverhältnisse der Erde nach geographisch-physiognomischen Gesichtspunkten, ohne daß dabei die Beziehungen der so aufgestellten Gruppen zueinander, noch die weitere Gliederung innerhalb der einzelnen Abteilungen erörtert wurden. Aus dieser Zeit stammt die indifferente Bezeichnung „Florengebiete“.

A. Grisebach unterschied (1872) 24 Florengebiete. O. Drude folgte (1890) in der Hauptsache der Grisebachschen Einteilung, doch mit dem Unterschied, daß er seine Gebiete zu Gruppen höherer Ordnung, sogenannten Florenreichen vereinigte. So werden unterschieden: die borealen, tropischen, australen Florenreiche und das ozeanische Florenreich. Diese Einteilung entspricht den Hauptvegetationszonen. A. F. W. Schimper (1898) greift sogar direkt auf die Wärmezonen zurück (tropische, temperierte und arktische Zone). Wenn sich diese Einteilung unter dem Gesichtspunkt einer physiologischen Pflanzengeographie durchaus rechtfertigt, so doch nicht vom Standpunkt der floristischen und genetischen Phytogeographie. Von weiteren Autoren seien noch erwähnt:

a) Ch. Flahault (1900): er kommt zur Aufstellung folgender Einheiten: Groupe de Régions, Régions (Schouw 1820), Domaine, Secteur, district (sous-district, station).

b) A. Engler: er unterscheidet Florenreiche (genetisch gefaßt), Gebiete (vorwiegend physiognomisch umgrenzt), Provinzen (bestimmt nach Klimacharakter und einzelnen Leitpflanzen bezw. Vergesellschaftungen), Unterprovinzen (Zonen).

c) L. Adamovič: er hat für die Pflanzenwelt der Balkanländer folgende Gliederung durchgeführt: Vegetationsgebiete (mediterranes, mitteleuropäisches). Als Unterabteilungen werden unterschieden: Provinzen, Bezirke, Zonen, Unterzonen, Sprengel.

Mit A. Engler, L. Diels usw. geben wir dem genetischen Prinzip den Vorrang. Damit kommt man zur Aufstellung von 6 (5) Hauptflorenreichen (s. S. 783—784) oder Florenreichen erster Ordnung, die ebenso vielen selbständigen Florenentwickelungsgebieten entsprechen. Als erste Unterabteilungen werden von vielen Pflanzengeographen Einheiten unterschieden, die als „Gebiete" bezeichnet werden: Mittelmeergebiet, Steppengebiet, Waldgebiet des östlichen Kontinents, andere Autoren wenden dafür auch Bezeichnungen an wie arktisches oder mediterranes Florenreich. Es sind gewissermaßen Florenreiche zweiter Ordnung, bei deren Umgrenzung der allgemeine Vegetationscharakter in erster Linie maßgebend war. Da die Bezeichnung Gebiet zu unbestimmt ist und auch ganz nicht in die übrige Rangordnung hineinpaßt, möchte ich für diese Einheiten die Bezeichnung „Vegetationsreich" vorschlagen. Demnach würden das arktische, das mediterrane und das temperiert-ostasiatische Vegetationsreich Teile des großen holarktischen Florenreiches bilden. Bei detaillierterer Darstellung wird man innerhalb der Vegetationsreiche immer kleiner werdende pflanzengeographische Gebiete unterscheiden, die man in folgender Reihenfolge als Provinzen, Unterprovinzen, Bezirke, Unterbezirke, als Region, Unterregion, Zone, Unterzone und Sprengel, Untersprengel bezeichnen kann.

B. Spezieller Teil.[1])

I. Holarktisches Florenreich.

Holarktis, nördliches extratropisches Florenreich.[2])

1. Arktis (Arktisches Vegetationsreich). Das arktische Florenreich umfaßt alle Gebiete nördlich von der arktischen Wald- und Baumgrenze. Diese so überaus wichtige Vegetationslinie beginnt an der Nordwestküste von Europa bei 70° 30′ N., in der Gegend von Hammerfest, durchzieht die Halbinsel Kola etwa im nördlichen Drittel. Der Norden von Kanin und das Mündungsgebiet der Petschora sind der baumlosen arktischen Tundra zuzuzählen. Im Ural fällt die Linie bis zum Polarkreis, um alsdann jenseits des eurasischen Scheidegebirges der Obmündung zuzustreben; südlich vom Taß-Busen wird der 65° N. erreicht. Von diesem Punkt an wendet sich die arktische Baumgrenze ziemlich rasch nach N., die Jenisseimündung wird unter dem 70° N. durchquert. In zahlreichen Ausbuchtungen, längs der großen Flußtäler jeweilen erfolgreiche Vorstöße gegen Norden machend, zieht sie sich zu den Mündungsgebieten der Indigirka und Kolyma, wobei sie in wechselnder Entfernung, aber doch in der Hauptsache parallel zur asiatischen Eismeerküste verläuft. Auf dieser Strecke erreicht die arktische Baumgrenze unter 72° 40′ N., an der unteren Chatanga ihren absoluten Polarpunkt.

Von der Kolyma wendet sich die Vegetationslinie nach Südosten zur Mündung des Anadyr (ca. 65° N.). Die nördlichen Teile von Kamtschatka und die nordöstlichen Uferländer des ochotskischen Meeres sind auch noch größtenteils wald- und baumlos, so daß die Waldgrenze an der Ostküste Kamtschatkas ungefähr beim 60° N. zu suchen ist. In Alaska durchschneidet sie in mannigfachen Windungen die Halbinsel von Süden nach Norden, annähernd parallel zum 160° w. L. Für Amerika wird bereits an der Mackenziemündung bei ca. 69° N. der Polarpunkt erreicht. Von hier verläuft die Grenzlinie beständig nach Südosten, bei 59° N. wird die Hudsonbay erreicht und nach dem 57° N. durchschnitten. Zum letztenmal zieht sie sich nun nordwärts bis zur Ungavabai (ca. 60° N.), um endlich parallel zur atlantischen Küstenlinie Labradors bis ins nördliche Neufundland zurückzuweichen. Hier wird bei kaum 51° N. der absolute Südpunkt der polaren Baumgrenze erreicht.

Zwischen dem absoluten Süd- und Nordpunkt der arktischen Wald- und Baumgrenze ergibt sich somit eine Differenz von beinahe 22 Breitegraden, dies entspricht etwa der Entfernung Köln—Hammerfest.

Alphonse de Candolle hat für den thermischen Charakter der Polargebiete den Begriff der Hekistothermen aufgestellt. Ausgezeichnet sind diese Länder durch die niedrigsten mittleren Jahrestemperaturen der Erde, wie sie außer in den Polargebieten nur noch in den Hochlagen einzelner Hochgebirge annähernd erreicht werden. Strenge, sehr lange Winter und kurze, aber ebenfalls relativ kühle Sommer sind für sie bezeichnend.

In den nördlichen Teilen der Polarzone werden mittlere Jahrestemperaturen von —10° bis —20° C und wohl noch darunter

[1]) Außer Betracht fallen das Kulturland und die Kulturpflanzen.

[2]) Vgl. S. 783.

notiert. Diese auffallend niederen Werte sind weniger auf die abnorme Winterkälte als auf die niederen Sommertemperaturen zurückzuführen. Der eigentliche Kältepol der nördlichen Hemisphäre liegt bekanntlich im Waldgebiet. Selbst mitten im Sommer kann die mittlere Monatstemperatur unter den Gefrierpunkt fallen, und nur im südlichen Grönland und auf Island wird in der Vegetationsperiode (Juni-August) eine mittlere Temperatur von 4° C überschritten.

Sehen wir ab von dem schon recht südlich gelegenen Godthaab, sowie von Spitzbergen und Nowaja Semlja, die noch unter dem Einfluß des Golfstromes stehen und deren sommerliche Temperaturmittel (3,6 bis 3,7°) etwa der mittleren Märztemperatur von Zürich (+ 3,8° C) entsprechen, so schwanken die Sommertemperaturen der meisten arktischen Stationen von + 0,36° bis 3,5° C, das sind Temperaturmittel, die in Mitteleuropa schon im Februar, ja an den maritimen Stationen bereits im Januar nicht nur erreicht, sondern sogar vielfach überschritten werden, zu einer Zeit, wo die Vegetation noch völlig im Winterschlaf verharrt. Zum Vergleich bringen wir hier mittlere Januartemperaturen einiger westeuropäischen Stationen in C°: Stuttgart 0,8; Heidelberg 1,3; London 3,5.

Pflanzenbiologisch ist das arktische Florengebiet zunächst durch die kurze Vegetationsperiode ausgezeichnet, die Vegetationszeit dauert selten mehr als drei Monate. Die arktische Pflanze muß aber befähigt sein mit einer noch erheblich kürzeren Zeit auszukommen. Eine eigentümliche Erscheinung ist die starke Verlängerung des Winters in die Frühjahrsmonate hinein, so daß gewöhnlich erst der Februar oder März, im nordeuropäischen Polargebiet sogar gelegentlich erst der April die größte Kälte bringt. So verzögert sich das Erwachen der Vegetation oft so sehr, daß der Wanderer daran zweifelt, daß die Flora überhaupt noch mit ihrem bunten Sommerkleide sich zu schmücken vermag. Der ununterbrochene Sommertag hat bereits einige Zeit begonnen, doch noch immer ist kaum eine Spur wiedererwachender Vegetationstätigkeit zu sehen.

Als Folge der Vorherrschaft des Meeres über das Land zeigt das Polargebiet ein ausgesprochen ozeanisches Klima, daher denn auch die kühlen Sommer und die im Verhältnis zur Breitenlage immerhin milden Winter. Die Ueppigkeit der Flora hängt in erster Linie von der während der kurzen Vegetationsperiode zur Verfügung stehenden Wärmemenge ab. In diesen Breiten bedeutet daher eine kleine sommerliche Wärmesteigerung für das Pflanzenleben einen ganz gewaltigen Vorteil. Die reichste Entwicklung der Pflanzenwelt der Arktis werden wir somit in deren kontinentaleren Gebieten zu erwarten haben: auf dem Taimyrland, im nördlichen Mackenziebecken, in Grönland, im Hintergrund der tief einschneidenden Fjorde Spitzbergens; die auch im Sommer stets vom Nebel umwallten und von kaltem Wasser umspülten Außenküsten weisen dagegen die trostlosesten, einförmigsten und dürftigsten Vegetationsbilder auf. Die genannten Wärmeoasen sind nicht nur durch eine verhältnismäßig reiche und üppige Flora ausgezeichnet, sondern sehr oft auch durch das Vorkommen südlicherer Arten. An solchen Stellen findet die sogenannte „Südflora“ ihre letzten natürlichen Zufluchtsstätten, hier erreicht dieselbe ihre höchsten Breitengrade; auch der Baumwuchs und die Gebüschformationen machen in ihnen ihre erfolgreichsten polaren Vorstöße.

In der ökologischen Beurteilung der arktischen Flora hat sich in den letzten vier Dezennien ein bemerkenswerter Wechsel vollzogen. Noch 1872 hat Grisebach alle Eigentümlichkeiten der arktischen Flora auf den Einfluß der großen Kälte zurückgeführt. Heute wissen wir, daß die arktische Pflanzenwelt ohne jegliche in die Augen fallenden Schutzmittel oft monatelang ohne Schneeschutz, bei heftigen kalten Winden den tiefsten Temperaturen ausgesetzt ist. Wie außerordentlich frosthart wenigstens ein Teil dieser Gewächse sind, dafür ist die von F. R. Kjellman beobachtete Ueberwinterung von Cochlearia fenestrata R. Br. an der Nordküste vom Tschuktschenland ein sprechendes Beispiel. Aus solchen Tatsachen ergibt sich, daß die Schutzmittel der arktischen Flora gegen Kälte nur in der molekularen Struktur des Protoplasmas zu suchen sind. Eine solche Unempfindlichkeit des Plasmas macht natürlich als vollkommenstes und durchschlagendstes Schutzmittel allen weiteren Kälteschutz vollkommen überflüssig.

Nächst der Kälte ist es aber der Wassermangel, der am nachhaltigsten in den Haushalt der arktischen Pflanze eingreift, und der sich auch im Habitus und in ihren Anpassungsmerkmalen am deutlichsten fühlbar macht.

In der Arktis sind die Niederschläge nicht bedeutend, sie nehmen von Süden nach Norden ab. In dieser Beziehung sind die Daten von der Westküste Grönlands besonders lehrreich. Ivigtut, ganz im Süden (ca. 61° N.) hat noch 124,1 cm, Godthaab (64° 10′ N.) nur noch 65,4 cm, Jakobshavn am Diskofjord (69° 15′ N.) 22 cm, Upernivik (72° 45′ N.) 21 cm und Fort Conger an der Lady-Franklin-Bai (81° 44′ N.) sogar nur 10 cm.

Diese geringen Wassermengen, verbunden mit einer ganzen Reihe teils die Transpiration beschleunigender, teils die Wasseraufnahme herabsetzender Faktoren, bedingen den ausgesprochen xerophilen Gesamtcharakter der arktischen Flora, einer Flora, die in hohem Maße den Stempel des Transpirationsschutzes gegen Vertrocknungsgefahr aufweist.

Unter dem Gesichtspunkt des Transpirationsschutzes ist die Großzahl der Eigentümlichkeiten der arktischen Flora in ihrer kausalen Abhängigkeit von den Lebensbedingungen, die das arktische Klima zu bieten vermag, verständlich. Diese Anpassungen erstrecken sich auf sämtliche Vegetationsorgane, am weitesten gehend bei den Blättern. Die Mikrophyllie, d. h. die Verkleinerung der Blattflächen ist eine allgemein verbreitete und bei vielen Arten wiederkehrende Erscheinung. Nicht nur sind zahlreiche arktische Species auffallend kleinblätterig; Arten, die vom Süden in die Arktis eingewandert sind, treten im hohen Norden in mikrophyllen Abarten auf: Vaccinium uliginosum L. v. microphyllum Lge., Ledum palustre L. v. decumbens Ait. Auch vikarisierende nordische Arten sind kleinblätteriger als ihre nächsten Verwandten, so Dryas integrifolia Vahl. gegenüber Dryas octopetala L. — Rhododendron lapponicum (L.) Wahlb. hat die kleinsten Blätter der Gattung. Die Blätter sind ferner sehr oft lederartig immergrün, wie bei den meisten Vertretern der arktischen Zwergstrauchheide; öfters liegen die Nadeln oder Schuppenblätter den Sproßachsen dachziegelartig an. Die Stomata finden sich auf der Blattoberseite und sind an windgeschützten Stellen vor zu weit gehender Wasserabgabe geschützt. So verhalten sich die zierliche Cassiope tetragona Don., Lycopodium annotinum L. f. pungens Desv. Andere Arten wieder besitzen Rollblätter, die bei vermindertem Turgor durch Einrollen die Blattoberfläche und damit auch die Transpirationsgröße verringern. Rollblätter besitzen viel Ericaceen: Ledum, Loiseleuria, Phyllodoce, Empetrum und eine Reihe von Gramineen und Carices, die in ihrem Bau eine große Uebereinstimmung mit Steppengräsern zeigen. Die Ausbildung einer Wachsschicht Salix glauca L.) und dichter Haarfilz (mehrere Draben, Antennarien) sind weitere Möglichkeiten, über die das Blatt verfügt, um denselben Endzweck, Verminderung der Austrocknungsgefahr zu erreichen.

Aber auch der Stengel zeigt mehrere xerophile Anpassungsmerkmale. Das Aufsuchen der Bodenwärme führt zur Spalierstrauchform oder zur Polsterpflanze. Beide Typen sind im hohen Norden sehr verbreitet. Kjellman berichtet, daß von 23 am Cap Tscheljuskin, der Nordspitze Asiens gesammelten Blütenpflanzen 13, d. h. mehr als 56% polsterbildend waren. Sehr häufig wird eine Verkürzung der Internodien beobachtet, so wird der Pflanze der Eintritt in die kälteren höheren Luftschichten unmöglich gemacht, sie bleibt klein, zwerghaft: sie kommt nicht aus dem Bereich der rückstrahlenden Bodenwärme. Zur größeren Sicherheit wird zudem der Vegetationskegel von den dürren, abgestorbenen alten Blattresten mit einer schützenden Hülle umgeben. Schon C. E. v. Baer und Middendorff haben auf diesen Schutz hingewiesen. Bei Diapensia lapponica L. und vielen Polsterpflanzen ist dies der Fall.

Ja selbst in der Ausbildung des Wurzelsystems lassen sich xerophile Züge erkennen. Die Wurzeln zeigen sehr oft relativ große Dimensionen, besonders im Vergleich zur Kleinheit der oberirdischen Teile. Es zeigt sich in dieser Hinsicht ein großer Parallelismus zu den Steppen- und Wüstenpflanzen, immerhin mit dem Unterschied, daß die Wurzeln nach der Tiefe entwickelt sind, indessen bei der xerophilen arktischen Vegetation dieselben häufig unmittelbar unter der Bodenoberfläche flachsöhlig - horizontal sich ausbreiten. Eine solche Entwickelung ist natürlich gleichbedeutend mit einer vermehrten Wasserabsorptionsfähigkeit.

So verfügt die Polarpflanze über eine sehr stattliche Zahl von Mitteln um einen möglichst ausgiebigen Schutz vor zu weit gehendem Wasserverlust zu erzielen. Bald genügt die Anwendung einer Möglichkeit; in extremen Fällen sieht man aber sehr oft gleichzeitig mehrere Schutzvorrichtungen durchgeführt. Wie sehr wir aber all diese Anpassungserscheinungen in ihrer Zweckmäßigkeit und vollendeten Ausbildung bewundern mögen, so muß doch zugegeben werden, daß das arktische Klima auf die Gesamtheit der Vegetationsorgane von sehr ungünstigem Einfluß ist, indem es dieselben zu möglichst größter Materialersparnis und damit zu weitestgehenden Reduktionen nötigt.

Je nach den lokalen Verhältnissen, je nach Bodenbeschaffenheit und Breitenlage ändert sich auch das Bild der arktischen Pflanzenwelt. Trotz der verhältnismäßig beschränkten Zahl von Blütenpflanzen ergeben sich daher doch noch recht verschiedenartige Vegetationsbilder. An Hand ihrer natürlichen Vergesellschaftungen geben wir einen kurzen Ueberblick über die arktische Flora, und zwar in der Weise, daß diejenigen Formationsgruppen, welche hauptsächlich den südlichen Breiten angehören, vorausgestellt werden; so kommt in der Darstellung das allmähliche Verarmen der Flora nach höheren Breiten einigermaßen zum Ausdruck.

1a) **Strauchformationen.** α) Birkengehölze. Vom subarktischen Island abgesehen, gibt es Birkengehölze nur noch im äußersten Südwesten von Grönland, im Hintergrund einiger der tief einschneidenden Fjorde. Ihre Nordgrenze liegt etwa beim 62° N., ihre Höhengrenze ist schon bei etwa 150 m Meereshöhe erreicht. Die üppigste Entfaltung wird am Fuß der Berge in voller Südlage erreicht. Diese meist lichten Bestände werden gebildet von 3 bis 6 m hohen und bis 20 cm dicken Stämmen der Betula tomentosa Reitt. u. Abel v. tortuosa Regel und von Betula intermedia Thom. Dazu gesellt sich das Kleingebüsch des Unterholzes: Salix glauca L., Alnus ovata (Schr.) v. repens Wormskj., sowie amerikanische Arten: Betula glandulosa Michx., Sorbus americana L. Der Zwergwacholder (Juniperus communis L. v. nana Willd.) geht sowohl vertikal (bis 300 m) als horizontal weit über die Birkenregion hinaus. Von den 377 Gefäßpflanzen Grönlands gehören 50 Arten (13,2%) nur dieser Formation an.

β) Weidengebüsche. Ueberall da, wo ein größerer Windschutz gesichert ist und im Winter

der Schnee sich anhäuft, stellen sich bis weit nach Norden Gebüsche ein, in denen die Weiden die führende Rolle behaupten. In Westgrönland erreicht die Formation erst unter dem 73° N. ihre Nordgrenze. Im Süden nehmen diese Vergesellschaftungen öfters den Charakter von Auenwäldern an und die einzelnen Stämme erreichen noch 2,5 m Höhe; im Norden dagegen nur noch 50 bis 66 cm. Das nördliche Eurasien ist dadurch ausgezeichnet, daß eine ganz stattliche Zahl von Weidenarten dort vertreten ist, so Salix bicolor, Salix hastata L., Salix lanata L., Salix lapponum L. usw.

Anders in Grönland. Mit Ausnahme des äußersten Südens bestehen die Saliceten nur aus der sehr veränderlichen Salix glauca L. An der Südküste von Disko sah ich noch Stämme von über 2 m Höhe und von einer Dicke von 4,4 cm. Die Oberfläche ist oft sehr kompakt, wie mit einer Schere abgeschnitten. Jedes Jahr bildet das Gebüsch neue aufrechte Sprosse, die, soweit sie über die winterliche Schneedecke emporragen, wieder eingehen.

Die Saliceten bilden den letzten Zufluchtsort einer ganzen Reihe von Pflanzen des tiefen Waldesschattens, besonders von Farnen (Dryopteris Linnaeana C. Christ., Cystopteris fragilis [L.] Bernh.) und Waldhumuspflanzen (Listera cordata [L.] R. Br., Coralliorrhiza innata R. Br.); eine große Seltenheit ist die zierliche Linnaea borealis L.

γ) Zwergstrauchheiden. Sie machen geringere Ansprüche an den Windschutz und an die Schneebedeckung. Am Fuß oder an den Abhängen der Berge und Hügel, auf weiten Ebenen, besonders auf Sand-, Lehm- und Tonboden sind die Bedingungen zur Ansiedelung dieser Formation gegeben. Diese Heiden bestehen aus etwa 20 Erdsträuchern. Den Hauptanteil beanspruchen die Ericaceen mit Phyllodoce coerulea (L.) Balb., Ledum palustre L. v. decumbens Ait., Loiseleuria, Rhododendron lapponicum (L.) Wahlbg., Cassiope tetragona Don., die Vaccinien, besonders V. uliginosum L. v. microphyllum Lge., ferner einige Kleinweiden, zuweilen auch Juniperus nana Willd., häufiger sind Zwergbirke (Betula nana L.) und Rauschbeere (Empetrum nigrum L.). Die Großzahl dieser Arten besitzt immergrüne Blätter von Nadel- oder Schuppenform. Der Grundton der „Lyngheiden“ ist ein unansehnliches Bräunlichgrün. Zur Blütezeit dagegen entbehrt die Heide nicht eines gewissen bescheidenen Reizes. Gemischte Heiden bilden dann wahre Blütengärtchen. Sehr monoton ist das in offenen Küstenlagen eine führende Rolle beanspruchende Empetretum; auch die Zwergbirke bildet zuweilen ausgedehnte, fast reine Bestände. Diese Heiden sind nicht durch die ganze Arktis verbreitet; sie scheinen dem nordsibirischen Küstensaum zu fehlen. Auch Spitzbergen kennt „Heiden“ von größerer Ausdehnung nicht; die meisten ihrer Leitpflanzen fehlen der Inselgruppe ganz oder sind doch selten. In Westgrönland gehen die Heiden nicht weit über den 73° N. hinaus, doch findet man noch dürftige Reste am Smith-Sund.

1b) Hochstaudenfloren. Stattliche über mannshohe Stauden, meist mit großen Blättern und weit ausladenden Blütenständen, welche auf humusreichen frischen Böden mehr oder weniger offene Verbände bilden. Es ist eigentlich eine Begleitformation des Waldes, die in der Arktis hauptsächlich der Uebergangstundra angehört und nach Norden rasch verarmt. Trümmer derselben finden sich noch in den Archangelicafluren bis 69° 49′ N an den Küsten von Süddisko. Besonders reichhaltig ist diese Formation im nördlichen Eurasien entwickelt. Wenig nördlicher schrumpft die Artenzahl stark zusammen. In Nordwestgrönland kann man kaum mehr von einer selbständigen Formation sprechen. Ihre dürftigen Reste haben zumeist in wasserzügigen, offeneren Saliceten eine letzte Zufluchtsstätte gefunden.

1c) Arktische Matten. Es sind, wie bereits C. E. v. Bär hervorhebt, die „Wärmeoasen der Arktis“, die lieblichsten Vegetationsbilder, die der hohe Norden hervorzuzaubern vermag, doch sie sind meistens nur von lokaler Bedeutung und verschwinden gegenüber der Tundra, der unendlichen, monotonen Charakterformation dieser Zone. Die arktischen Matten sind im Besitz der schwach geneigten Abhänge oder kleiner, nach Süden offener, nach Norden geschützter Tälchen. Diese Stellen werden gewöhnlich zuerst schneefrei, infolge ihrer geneigten Lage zeigen sie auch die günstigsten Insolationsverhältnisse. Unter solchen Bedingungen gelangen die einzelnen Individuen zu außerordentlich kräftiger Entwickelung und fast immer zur Samenreife. Auf engem Raum von wenigen Quadratmetern lassen sich da 40 bis 60 Arten pflücken; für arktische Gebiete ein ungewöhnlicher Reichtum. Hierher z. B. mehrere Taraxacum-Arten, Erigeron uniflorus L., Bartsia alpina L., Veronica alpina L., Gnaphalium norvegicum Gun., Campanula uniflora L., Sibbaldia procumbens L., Thalictrum alpinum L., Polygonum viviparum L., Potentilla maculata Pourr., Gymnadenia albida (L). Rich., Platanthera hyperborea Lindl. Im Winter liegen die arktischen Matten immer unter einer mächtigen Schneedecke. Dank diesem winterlichen Schutz und ihren ausnahmsweise günstigen Besiedelungsverhältnissen ist dieser Formation polwärts eigentlich keine Grenze gesetzt. Reste arktischer Matten trifft man selbst noch im höchsten Norden Grönlands.

1d) Die Sumpfformationen. α) Sphagneten. Sie gehören vorwiegend der Uebergangstundra an. Die Hochmoore der Subarktis werden mit zunehmendem Wachstum gewöhnlich von Trockenheit liebenden Moosen oder Flechten überwuchert.

β) Moossümpfe. Sie bedecken weite Gebiete, besonders auf ebenem Boden mit stagnierendem Wasser. Der Boden ist kalt und feucht. Im Sommer sind die Moossümpfe wahre Mückenhöllen. Die Vegetationsdecke ist nur ausnahmsweise kontinuierlich. Das Schmelzwasser schafft zahlreiche, sich durchkreuzende Furchen, so, aber auch auf andere Weise, entstehen einzelne Vegetationsinselchen. Die Leitpflanzen bilden Moose wie: Aulacomium turgidum (Wahlb.) Schw., Aulacomium palustre (L.) Schw., Hypnum, Bryum und Polytrichium spec. Dazu kommen kleinere Salices, zahlreiche

Carices, Cobresia, Trichophorum caespitosum (L.) Hartm., sowie einige farbenprächtige Blütenpflanzen: Ranunculus lapponicus L. und Ranunculus nivalis L., Pedicularis flammea L., Pedicularis hirsuta L. und Pedicularis lanata (Willd.) Cham. Wenn die Vegetationshöcker 20 bis 30 cm hoch geworden sind, werden sie trockener, damit ist das Zeichen zur Aenderung ihres Florenbestandes gegeben; die hygrophilen Arten gehen ein, an ihrer Stelle treten die Kleinsträucher der arktischen Zwergstrauchheide auf.

γ) Sumpfwiesen. Sie finden sich im Mündungsgebiet größerer oder kleinerer Flüsse und Bäche. Der Boden ist grob bis feinsandig oder lehmig, und wird wenigstens zeitweise berieselt. Die Zahl der leitenden Arten ist gering, dafür treten dieselben in größter Menge auf. Hierher gehören einige hochnordische Gräser: Dupontia Fisheri R. Br. Arctophila fulva (Trin.) Rupr., Arctagrostis latifolia (R. Br.) Gris., ferner Juncus biglumis L. und Juncus triglumis L., Carex aquatilis Wg. v. stans Drej., Carex rigida Good.

1e) **Geröll- und Felsfluren.** Die Geröll- und Felsfluren umfassen meistens offene Vergesellschaftungen, es sind die ersten Ansiedler der gewaltigen Schutt- und Felstrümmermassen, die einen großen Teil des eisfreien arktischen Landes einnehmen. Diese Pflanzen haben tiefe Pfahlwurzeln oder weit ausladende unterirdische Kriechtriebe; groß ist die Zahl der Polsterpflanzen und der spalierartig dem Boden angepreßten Erdsträucher. Dort erhebt sich gelber nordischer Mohn (Papaver radicatum Rottb., mehrere Steinbrecharten stehen in den vordersten Reihen (Saxifraga oppositifolia L., die amerikanische Saxifraga tricuspidata Rottb., die gelbe Saxifraga flagellaris Willd. mit ihren fadenförmigen Stolonen, Saxifraga cernua L.), ferner die roten Flächen der Silene acaulis L., die Kugelbälle mehrerer Draben (Draba nivalis Lilj.), sattgelbe Potentillen (Potent. Vahliana Lehm.); Cerastium alpinum L., die Silberwurz. Auch einige xerophile Cyperaceen stellen sich ein (Carex rupestris Bell. mit langen Kriechtrieben und Carex nardina Fr., ein Massenwurzler); von Gräsern besonders die Poa glauca M. Vahl mit graugrünem Wachsüberzug. Dazwischen bemerkt man zahlreiche Flechten, wie die orangegelbe Xanthoria elegans Link, die weiße Cetraria nivalis L., die wurmartigen Thallome der Thamnolia vermicularis Ach., die schwarzen Flecken der Gyrophora hyperborea Hoffm., die düster grünlichschwarzen Bärte der Usnea melaxantha Ach.; die Moose treten sehr zurück.

1f) **Die Fjeldformation.** Wenn der Forschungsreisende von der Tundra spricht, so denkt er in erster Linie an diese Formation, die in einer Reihe recht verschiedenartiger Facies wohl den größten Teil der eisfreien Gebiete der Arktis mit einer äußerst dürftigen Vegetation bedeckt. Besonders im nördlichsten Sibirien und im kontinentalen arktischen Amerika sind diese Fjelde allgemein verbreitet. Ebener flachgründiger Boden, allen Winden ausgesetzt, daher im Winter größtenteils schneefrei; das sind die Standorts- und Existenzbedingungen dieser ungemein monotonen Pflanzenwelt. Die unbeschränkten Herrscher sind Moose und Flechten. Demnach unterscheidet man zwischen Moos- und Flechtentundren. Doch selbst innerhalb dieser anspruchlosesten aller Gewächse gibt es Abstufungen. Das Polytrichetum gehört den südlicheren Ländern der Arktis an, indessen nach Norden das Dicranetum in den Vordergrund tritt. Bei den Flechtentundren kann man eine analoge Stufenleiter aufstellen, Typen, die ein allmählich sich verschlechterndes, kälter und windoffener werdendes Klima repräsentieren. Die Endglieder dieser Reihe sind das Cladonietum im Süden, mit Cladonia rangiferina Hoffm. als Leitpflanze, und im Norden das Lecanoretum mit Lecanora tartarea L., einer alles überziehenden und gleich einem Leichentuch bedeckenden Krustenflechte. Phanerogamen fehlen auch nicht völlig, doch treten sie stets in den Hintergrund.

1g) **Strandformation.** Sehr einförmig ist die Flora des Strandes, sie besteht vorwiegend aus Gräsern, Halbgräsern und Sukkulenten. Die Flachküste läßt zwei Facies unterscheiden:

α) Sandflora. Besonders auffallend sind die breiten Blätter und kräftigen Halme des Strandhafers (Elymus arenarius L. f. villosa E. Mey.), die blauen Blütchen der Mertensia maritima Don., wie auch Halianthus peploides Fr. Dies die drei Leitpflanzen.

β) Marschflora. Sie hat lehmig-tonigen, meistens salzhaltigen Boden, mit Carex ursina Dew., Carex subspathacea Wormsk., Carex salina Wg., öfters auch Phippsia algida (Sol.) R. Br., ferner eine größere Zahl von Glyceriaarten, Stellaria humifusa Rottb., Triglochin palustre L.; auch mehrere Cochlearien und die einjährige Königia islandica L. trifft man öfter an solchen Stellen.

Eine absolute Grenze der Phanerogamenflora gibt es im hohen Norden nicht. Noch auf Grinnelland, Grantland, Nares- und Peary-Land, also zwischen 80 und 83° 15′ N. findet sich eine verhältnismäßig reiche Flora. In meinem Verzeichnisse habe ich aus diesen Gegenden noch 51 Blütenpflanzen notiert, die Liste ist damit aber sicher nicht abgeschlossen. Und selbst auf Nunatakkern, steilen Felspyramiden, die sich in größerer Entfernung vom Rande des Inlandeises aus der allgemeinen Vereisung erheben, fehlt es nicht an vegetativen Leben. Jensens Nunatak bei 62° 50′ N. im südlichen Grönland, ca. 75 km vom Rande des Inlandeises hat bei ca. 1400 m noch 26 Gefäßpflanzen geliefert. Ymers Nunatak in Nordostgrönland, bei 77° 24′ N. und ca. 40 km vom Rande des Inlandeises ergab noch 17 Blütenpflanzen, das sind 18,5% sämtlicher Arten, welche die Danmark-Expedition 1908 aus Nordostgrönland mit nach Hause brachte.

Die Zahl der durch das ganze Polargebiet verbreiteten Arten ist verhältnismäßig sehr groß, immerhin muß man sich hüten, alle arktischen Pflanzen kurzweg als zirkum-

polar zu bezeichnen. Die Verteilung der Arten in der Polarzone läßt hauptsächlich zwei südliche Einwanderungsbahnen erkennen. So gelangt man dazu, innerhalb des arktischen Florenreiches zwei Gebiete zu unterscheiden: a) die arktoamerikanische Provinz, mit zahlreichen amerikanischen Typen, wie Pedicularis lanata Cham., Saxifraga tricuspidata Rottb., Sibbaldiopsis tridentata Sol., Arabis Holboellii Horn., Erigeron compositus Pursh., b) die arktoeurasische Provinz, die das ganze polare Eurasien, ferner Spitzbergen, Island, Franz Joseph Land umfaßt. Merkwürdigerweise nimmt Grönland eine Mittelstellung ein, indem es, obwohl Amerika viel näher gelegen, eine größere Anzahl eurasischer Typen aufweist. Eine ähnliche Sonderstellung beansprucht das nordpazifische Gebiet, zu beiden Seiten der Beringstraße. Nicht nur, daß zahlreiche amerikanische und eurasische Typen durcheinander auftreten, diese Länder erweisen sich als ungewöhnlich reich an Arten, die sonst der Arktis fehlen, und die offenbar auf eine südliche Einwanderung, sei es auf die zentralasiatischen Gebirgssysteme, sei es auf die nördlichen Teile der Rocky Mountains, hinweisen. Als eurasische Typen können gelten: Ranunculus glacialis L., Saxifraga flagellaris Willd., Pedicularis hirsuta L., Gnaphalium supinum L., Viscaria alpina (L.) Don.

Neben allgemein verbreiteten arktischen Pflanzen wie z. B. Ranunculus pygmaeus Wg., Papaver radicatum Rottb., Silene acaulis L. und Cassiope tetragona Don. gibt es jedoch auch Species von sehr lokalem engbegrenztem Vorkommen, so z. B. Pleuropogon Sabinii R. Br., die bis 1901 nur von 8 weit voneinander entfernten hocharktischen Stationen bekannt war, 1902 aber durch P. Krylow auch im östlichen Altai nachgewiesen wurde. Saxifraga Nathorsti Dusén aus der Gruppe Porphyrion ist endemisch in Nordostgrönland, Potentilla Ranunculus Lge. in Disko und Nordlabrador, das merkwürdige Rhododendron Vanhoeffeni Abr. am Karajak-Nunatak beim Umanakfjord usw. Es sind auch eine Reihe lokaler arktischer Varietäten verbreiteter nordischer Arten aufgestellt worden: Draba nivalis Ligh. v. Panschi, Juncus triglumis v. Copelandi Buchen., beide aus Ostgrönland; Potentilla pulchella R. Br. var. Friesii (Take) Th. W. scheint auf Spitzbergen die Hauptart zu vertreten.

Verweisen wir endlich noch auf die Tatsache, daß eine größere Zahl nordischer Arten auch in den Alpen auftritt, im Zwischengebiet aber fehlt, oder nur wenige Reliktenstationen aufweist, so z. B. Saxifraga aizoides L., S. Aizoon, L., S. oppositifolia L., Thalictrum alpinum L., Loiseleuria, Veronica alpina L., Salix herbacea L. usw. Mehrere dieser Arten finden sich noch in den Pyrenäen; umgekehrt gibt es auch Pflanzen, die im hohen Norden und in den Pyrenäen auftreten, den Alpen aber fehlen (Phyllodoce coerulea (L.) Balb.).

2. Eurasisch-silvestres Vegetationsreich.

Eurasiaticum, Eurasisches Waldgebiet.

Das eurasische Waldgebiet erstreckt sich über die ganze nördliche Breite des Doppelkontinents. Die Nordgrenze bildet die arktische Wald- und Baumgrenze. Die Südgrenze wird zum Teil durch Gebirge bestimmt (Pyrenäen, Alpen, Altaisystem) oder aber durch Tiefländer, die infolge ihrer geringen Niederschläge oder edaphischer Verhältnisse wegen (Salzgehalt des Bodens) dem Baumwuchse feindlich sind, und daher Steppen oder selbst Steppenwüstencharakter tragen. Die südlichen Gebirge besitzen in ihren höheren Stufen eine Hekistothermenvegetation, die nicht nur nach ihrem Gesamtfazit, sondern zum Teil auch nach ihrem Florenbestand Anklänge an die Arktis zeigt.

Dieses so umschriebene, gewaltige Gebiet entspricht ziemlich genau den altweltlichen Mikrothermen De Candolle's. Bezeichnend sind mäßig warme Sommer und die winterliche Unterbrechung der Vegetationstätigkeit. Die Niederschläge sind zu allen Jahreszeiten genügend und erreichen meistens im Sommer ihren Höhepunkt. Innerhalb dieser weitgezogenen Grenzen gibt es je nach den örtlichen Lagen ganz gewaltige Unterschiede, schwankt doch bereits die mittlere Jahrestemperatur zwischen 0 und 25° C. Im allgemeinen hat der äußerste Westen und Osten infolge des Einflusses des atlantischen, beziehungsweise pazifischen Ozeans ein ozeanisches Klima. Gegen die Nordgrenze macht sich die Nähe des Polarmeeres ebenfalls in relativ milden Wintern und kühlen Sommern geltend. Die größten klimatischen Gegensätze zeigen einerseits das kontinentale Nordostasien, andererseits die südlichen Tieflandstationen. Erstere fallen durch ihre ungemein niederen winterlichen Monatsmittel und ihre tiefen Minima (—67,8° C, Kältepol!), letztere durch hohe Sommertemperaturen bei abnehmender Niederschlagsmenge auf. Aber auch die jährliche Regenhöhe zeigt gewaltige Unterschiede. Im Norden und in den Tiefländern des Südens schwankt dieselbe zwischen 10 und 15 cm, im äußersten Osten und Westen erreicht sie mit 100 bis 120 cm den zehnfachen Betrag.

Beinahe im ganzen Gebiet werden die oberirdisch überwinternden Teile wochenlang Temperaturen, die unter dem Nullpunkt liegen, ausgesetzt. In Ostsibirien verharrt das Thermometer sogar jedes Jahr längere Zeit unter dem Gefrierpunkt des Quecksilbers. Sämtliche Arten sind durch einen hohen Grad „konstitutioneller Frosthärte" ausgezeichnet, ihr verdanken sie in erster Linie, daß sie diese Erdräume zu besiedeln vermochten und sich in ihnen halten können. Unter diesen Umständen ist die Winterkälte für diese Pflanzenwelt ohne Bedeutung. Wichtig dagegen ist, daß die Sommerwärme nicht unter eine bestimmte Grenze geht. L. Diels hat darauf hingewiesen, daß der Juli von Jakutsk (19,0° C) so heiß ist, als der von Berlin (18,1° C), und das durch seine enorme Winterkälte bekannte Werchojansk wird im Sommer so warm wie London (Greenwich = 16,3° C).

Aus diesen Angaben ergibt sich mithin, daß trotz aller sonstiger Gegensätze, das nordeurasische Waldgebiet dem Pflanzenleben drei annähernd übereinstimmende Züge gewährt: die Hochsommerwärmen, das sommerliche Maximum der Niederschläge und die winterliche Unterbrechung der Vegetationstätigkeit.

Dank diesen gemeinsamen Lebensbedingungen bleibt, innerhalb der ausgedehnten Ländermassen, der Gesamtcharakter der Pflanzenwelt ziemlich gleich. Tonangebend sind tropophytische Laubhölzer und xerophytische Nadelhölzer. Es läßt sich in großen Zügen eine nördliche Nadelholz- und eine südliche Laubholzregion unterscheiden. Doch auch diese Gliederung ist durchaus nicht durchgreifend. Laubhölzer (Birken, Espen, Weiden, Erlen) gehen wiederholt bis zur arktischen Waldgrenze und sogar noch nördlicher, und auf weite Gebiete, besonders auf Sandboden, durchsetzen Nadelhölzer (z. B. Kiefer) die Laubholzwaldungen. Oft werden die Wälder nur aus einer einzigen Art gebildet. Sind mehrere Species vorhanden, so ist fast stets eine Holzart herrschend. Gegenüber der starken Mischung der tropischen und subtropischen Wälder ist die Einförmigkeit dieser Waldungen sehr bezeichnend. Schlinggewächse fehlen nahezu ganz.

Im größten Teile Europas ist übrigens das ursprüngliche Vegetationsbild so sehr verändert, daß man sich nur noch mit Hilfe der Aufzeichnungen der ältesten Schriftsteller und unter Berücksichtigung der vom Menschen noch unberührten oder doch nur wenig beeinflußten Verhältnisse im Waldgebiete Nordasiens einigermaßen eine Vorstellung vom einstigen Zustande des Landes machen kann. Wenn auch in jenen entlegenen Zeiten der Urwald große Strecken Mitteleuropas bedeckte, so fehlte es damals doch auch nicht an mehr oder weniger waldfreien Gebieten; sie werden wohl in erster Linie durch eine zu große Trockenheit (Felsfluren, Heide) oder eine zu große Feuchtigkeit (Moore, Sümpfe) bedingt gewesen sein. Hoops hat ferner darauf hingewiesen, daß die periodischen Ueberschwemmungsgebiete der Flüsse natürliches Grasland aufgewiesen haben, und Rob. Gradmann hat besonders für Ostdeutschland wahrscheinlich gemacht, daß zur Zeit der ersten Ansiedelung „Waldsteppen" geherrscht haben, d. h. das Gelände wurde abwechselnd eingenommen von Wäldern und steppenartigem Grasland. Hier gab es für ein einwanderndes Volk den wohnlichsten Aufenthalt, Raum zur freien Bewegung, üppige Weide und einen viel reicheren Wildstand als in den Tiefen des Urwaldes.

Reste von all diesen Vergesellschaftungen sind jetzt noch vorhanden, doch kaum mehr in ihrer vollen Ursprünglichkeit; sie sind alle einer mehr oder weniger intensiven Bewirtschaftung unterworfen, wodurch der ursprüngliche natürliche Gleichgewichtszustand der Arten untereinander gestört wurde. So haftet auch dem sogenannten Naturland Mitteleuropas stets einigermaßen der Charakter von Halbkulturen an.

Das Ausklingen des Waldes gegen die arktische Tundra erfolgt nicht in einer einzigen Holzart, es läßt sich vielmehr ein ziemlich lebhafter Wechsel feststellen. In der boreal-europäischen Provinz, die sich östlich bis zum Ural erstreckt, treten an die Baumgrenze Kiefer (Pinus silvestris L.), Birke (Betula tomentosa Reit. et Abel), Fichte (Picea excelsa [Lam. et DC.] Link) und im Osten die Lärche (Larix sibirica Ledeb.). Die sibirische Provinz, vom Ural bis zum Werchojansker Meridiangebirge sich erstreckend, ist das einförmigste Gebiet. Einzig die Lärche erreicht die Waldgrenze. Kiefer, Fichte, Birke bleiben zurück und entfernen sich von ihr nach Osten immer mehr. Nur die Grünerle und einige Weiden vermögen, wenigstens in Strauchform, bis zur arktischen Baumgrenze vorzudringen. Größere Mannigfaltigkeit zeigt die tschuktschische Provinz. Aus den polaren Waldungen sind Kiefer, Fichte und Eberesche vollständig verschwunden. Die Lärche spielt immer noch eine wichtige Rolle, doch vom Kolyma an fehlt sie weiten Gebieten. Neu ist das Auftreten der Legarve (Pinus Cembra L. ssp. pumila [Regel] Palla) und besonders bezeichnend das erneute starke Hervortreten der Laubhölzer, eine beachtenswerte Parallele zu den Verhältnissen an der Baumgrenze im nördlichen Skandinavien. Neben Haarbirke (B. tomentosa Reit. und Abel) und Grünerle nehmen hochstämmige Weiden und die Balsampappel (Populus balsamifera L.) an der Zusammensetzung der Wälder regen Anteil. Im Seeklima von Kamtschatka bildet die im Wuchs an die Eiche erinnernde Betula Ermanni Cham. schöne Waldungen. Ueppige Wiesen und riesenhafte Hochstaudenfluren, in denen besonders die Doldengewächse (Angelica, Heracleum), aber auch andere Makrokräuter, wie die über 3 m hohe Spiraea kamtscha-

tica Pall.; Senecio canabifolius Less. Epilobium augustifolium L., unterbrechen die ausgedehnten Waldflächen. Oberhalb 300 bis 400 m beginnt die von der Legarve gebildete Krummholzstufe.

Nur drei Bäume: Fichte, Eberesche (Sorbus aucuparia L.) und Traubenkirsche (Prunus Padus L.) sind durch das ganze weite Gebiet vom atlantischen Ozean bis zum ochotskischen Meere vorhanden. Faßt man die Gesamtzahl der bestandbildenden Bäume ins Auge, so fällt der größere Artenreichtum Asiens gegenüber Europa auf. Es gilt dies ganz besonders für die Nadelhölzer, westlich vom Ural treten dafür eine Reihe von Laubbäumen auf, die diesen Gebirgszug nach Osten nicht überschreiten. Die größere Reichhaltigkeit der nordasiatischen, gegenüber unseren mitteleuropäischen Waldungen wird auf ihr höheres Alter zurückgeführt. Sibirien war zur Glazialzeit eisfrei, indessen im größten Teil Zentraleuropas der heutige Wald erst postglazialen Ursprungs ist. Noch viel reicher ist dagegen der ostasiatische Wald.

Die „Taiga", der geschlossene sibirische Urwald erstreckt sich von 58° bis etwa zum 68° N., mithin über eine Breite von reichlich 1000 km und vom Ural bis zum pazifischen Ozean, also über eine Entfernung von über 5000 km. Neben der sibirischen Lärche (Larix sibirica Led.) und L. dahurica Turz Baikaliens spielt die Zirbelkiefer (Pinus Cembra L.) eine wichtige Rolle. Lärche und Arve gehören in Europa in nahverwandten Typen nur dem Gebirge an. Die Waldföhre (Pinus silvestris L.) erreicht bei 150° östl. L. im Werchojansker Gebirge ihre absolute Ostgrenze, ihre Nordgrenze liegt etwas südlich vom Polarkreis. Dazu gesellt sich die Pichtafichte (Abies Pichta [Fisch.] Forbes), ein echtes Stangenholz. Die Pichta ist unter den Nadelhölzern was die Pyramidenpappel unter den Laubhölzern (Middendorff). Der Baum findet sich auch noch in N. E. Rußland. Dem äußersten Osten gehören Picea ajanensis Fisch. und die vorwiegend im westlichen subarktischen Nordamerika verbreitete Sitkafichte (P. sitchensis [Bong.] Carr.) an.

Nach E. v. Nordenskiöld erreichen diese Holzarten schon unter dem Polarkreis sehr stattliche Höhen. Zwischen den Bäumen ist der Boden dicht mit niedergefallenen Zweigen und Stämmen bedeckt, beinahe überall sind die gefallenen Bäume von einem äußerst üppigen Moosteppich überzogen. Zwischen den dunklen Nadelhölzern erscheinen Birken (Betula pendula Roth.), sowie Weiden, Erlen und Eschen, dagegen fehlen in der Taiga völlig Eiche und Buche. Sümpfe (Phragmiteten, Macro- und Microcariceten) und Moose (Sphagneten) mit Vaccinien, Ledum, Andromeda, Betula nana L., Linnaea borealis L., Rhododendron parviflorum Adams und Pedicularis sceptrum L., sowie Hochstaudenfluren mit Delphinium elatum L., Aconitum septentrionale Koel., der prachtvollen Paeonia anomala L., Crepis sibirica L., Cacalia hastata L., Veratrum album L. unterbrechen die Waldeswildnis. Im Unterholz treten Lonicera coerulea L., Ribes nigrum L., Spiraea media Schmidt und andere sommergrüne Sträucher auf. Als Schlingpflanzen durchwirken Clematis Vitalba L. und Clematis (Atragene) alpina Mill. v. sibirica Kuntze das Dickicht.

Gegen Süden wird der Wald allmählig lichter, so geht der geschlossene Urwald in Parklandschaften über. Artenreiche Waldwiesen begleiten die Flußtäler. Schließlich erschöpft sich der Baumwuchs in einzelnen, immer kleineren werdenden Waldinselchen, die sich mehr und mehr in der Steppe verlieren. Eine solche Uebergangssteppe bildet die westsibirische „Baraba", eine unabsehbare Wildnis mit Mooren, Grasebenen und hauptsächlich aus Birken gebildeten Waldinseln. Sie ist von großer Fruchtbarkeit. An feuchten Orten (Depressionen) tritt das mächtige Heracleum barbatum Ledeb. auf, vergesellschaftet mit Hemerocallis flava L. Die Flußufer begleiten hochstämmige Weiden, Populus nigra L., P. alba L. Im Amurgebiet bildet Quercus mongolica Fisch. einen wichtigen Bestandteil der Parklandschaften.

Die Begleitflora der nordasiatischen Waldungen umfaßt zumeist boreale und zum Teil auch arktisch-zirkumpolare Arten. Der Artenreichtum ist verhältnismäßig gering. Viele Vertreter der Unterflora dieses Waldgebietes kommen auch in Europa, besonders im nördlichen Teil und in den Berglandschaften Mitteleuropas vor. Pflanzengeographische Sonderstellungen beanspruchen Baikalien, das Jablonoi- und Stanowoigebirge, die Tschuktschenhalbinsel und Kamtschatka. Es erscheinen hier zum Teil Arten, deren Massenzentrum im subarktischen Amerika liegt (Sitkafichte), größer ist die Zahl der Typen, die auf Ost- und Zentralasien hinweisen, wie die Rhododendren, die in mehreren Arten, z. B. Rh. crysantum Pallas, Rh. kamtschaticum Pallas und Rh. dahuricum L. weit noch Norden, zum Teil bis in die Tundren der Tschuktschenhalbinsel vordringen.

Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse nach Ueberschreitung des Urals. Es sind hauptsächlich zwei Arten, die nun der Pflanzenwelt einen besonderen Stempel aufdrücken: Eiche und Buche.

Von Eichen kommt in erster Linie die Stieleiche (Quercus Robur L.) in Betracht. Sie dringt bedeutend weiter in die Kontinentalmasse vor als die Buche, erreicht sie doch noch

den Ural, indessen die Buche dem größten Teil Rußlands fehlt. Die Nordgrenze der Stieleiche fällt von der Gegend nördlich Bergen (ca. 62° 30′ N.) bis zum Ural (ca. 56° N.) nur um etwa 6, die der Buche dagegen um nahezu 20 Breitengrade. Ihre nördliche Verbreitungskurve fällt vom südlichen Norwegen (58° 49′ N.) viel steiler nach Süden ab, so daß der 50. Grad n. Br. bereits in Wolynien geschnitten wird. Von da an läuft die Grenze nahezu direkt nach Süden, umgeht das untere Donautiefland (Rumänien, Nordbulgarien), um längs des Jaila-dagh zum Nordfuß des Kaukasus (42 bis 40° N.) zu verlaufen. Die Nordgrenze der Stieleiche verläuft also stets nördlich von derjenigen der Buche. Im Westen ist der Unterschied noch nicht sehr groß, er nimmt aber nach Osten stetig zu. Diese Tatsache ist um so auffallender, als in den südlichen Gebirgen das Verhältnis gerade umgekehrt ist, in dem die Buche überall höher ansteigt als die Stieleiche. So erreicht Quercus Robur L. im Wallis die Meereshöhe von 1247 m, Fagus silvatica L. aber 1650 m. P. Ascherson weist darauf hin, daß zur Belaubung die Stieleiche zwar eine höhere Temperatur (11,2 bis 12,5° C) bedarf (Buche nur 7,5° C) und sich daher später belaubt, aber andererseits bei gleicher Dauer der Belaubungszeit sich an ihrer Polargrenze erst bei einer Temperatur von 2,5° C entlaubt. Diese Genügsamkeit gegen Ende der Belaubungszeit erklärt es, daß die Polargrenze der Eiche einen vorwiegend westöstlichen Verlauf hat. Im Gebirge, wo die Temperatur im Frühjahr langsamer steigt und im Herbst rascher sinkt, bleibt dagegen die Eiche weit hinter der Buche zurück, d. h. die Eiche ist eine kontinentale Holzart, die größere klimatische Gegensätze wohl zu ertragen vermag, die Buche dagegen ein Baum eines ozeanischen Klimas.

In den zentral- und westeuropäischen Sommerwäldern treten noch einige weitere Arten auf, die wie die Buche nicht sehr weit in den Kontinent vordringen. Weißbuche (Carpinus Betulus L.) und Sommerlinde (Tilia platyphyllos Scop.) überholen die Buche nur unbedeutend. Die Traubeneiche (Quercus sessiliflora Salisb.) gehört nur noch dem äußersten Westen Rußlands an, indem sich ihre Ostgrenze von Königsberg zum Bug hinzieht, und sich alsdann in der Steppe verliert. Die Edelkastanie (Castanea sativa Mill.) ist dagegen ein Baum von vorwiegend mediterran-atlantischer Verbreitung, ihre atlantische Ostgrenze wird bereits an der Rheinlinie, ihr nordöstliches Vordringen auf der Südseite der Karpathen und die absolute Ostgrenze im westlichen Transkaukasien erreicht.

Von den Gebirgsfloren abgesehen, lassen sich im europäischen Anteil des Eurasiaticums vier Florenbezirke unterscheiden:

2a) Der skandinavische Bezirk. Er umfaßt den Norden. Einförmige Wälder von Fichte und Waldföhre bedecken das Land; Vaccinien, Calluna, Linnaea wuchern im Unterholz, zahlreiche arktische und subarktische Elemente sind der Flora beigemengt. Von Laubbäumen kommt einzig der Birke und den Weiden eine größere Bedeutung zu. Ganz im Süden erscheinen Vorposten der baltischen Flora. Stieleiche, Buche und Hasel; zunächst in sehr zerrissenem Verbreitungsgebiet. Corylus Avellana L. war, wie die sorgfältigen Untersuchungen von G. Andersson ergeben haben, früher reichlicher vorhanden und hatte ein geschlosseneres Areal.

2b) Der baltische Bezirk. Er entspricht dem zentralen Teile: Ostseeprovinzen, Polen, Deutschland mit Böhmen, Nordschweiz, Belgien und Holland. Bezeichnend ist das stärkere Hervortreten der Laubhölzer. Die Nadelhölzer sind hauptsächlich auf die mitteldeutsche Gebirgsschwelle (Fichte) oder auf Sandbodengebiete (norddeutsches Flachland) zurückgedrängt. In ihnen ist die Kiefer (Pinus silvestris L.) die tonangebende Art.

Für den baltischen Bezirk charakteristisch ist die norddeutsche Heidelandschaft, wie sie in besonders typischer Weise in der Lüneburgerheide entwickelt ist. Mit zunehmender Bodenfeuchtigkeit siedelt sich Torfmoor (Sphagnum) an; so entstehen ausgedehnte Sphagneten (Heidemoore, Hochmoore) mit ihrer so bezeichnenden Begleitflora von Porst (Ledum palustre L.), Rauschbeere (Vaccinium uliginosum L.), Andromeda poliifolia L., Drosera-Arten, usw., Litorella lacustris L., Lobelia Dortmanna L. usw. — Neben den echten Heiden treten auch Grasheiden (Molinieten, Calamagrostis-, Aera- und Nardusheiden) und Waldheiden auf, in den letzteren spielen die Waldföhre mit Juniperus communis L., Arctostaphyllos, Vaccinium Myrtillus L. und V. Vitis Idaea L. als Unterholz, oder aber Birke und Eiche die führende Rolle.

Die Hauptheidegebiete sind (P. Graebner) die Niederlausitz, Nordwestdeutschland von der Zuidersee und den Gegenden nördlich vom Teutoburger Walde bis zur unteren Elbe, Schleswig-Holstein und die Küstengebiete am Südufer der Ostsee. Die großen Flußtäler werden von ausgedehnten Niederungsmooren (Flachmoore, Wiesenmoore) begleitet, in ihnen treten besonders Sauergräser, Phragmites und Phalaris bestandbildend auf.

Im baltischen Bezirk findet eine größere Zahl östlicher Arten ihre Westgrenze, so z. B. in Ostpreußen Anemone patens L., A. pratensis L., Ononis hircina L., Agrimonia pilosa Led. Bis zur Mark Brandenburg dringen vor: Campanula sibirica L. und Adenophora liliifolia Ledeb.

2c) Der pontische Bezirk umfaßt den Südosten, insbesondere die Niederungen Oesterreich-Ungarns und ihre Nachbarländer. Dieses Gebiet ist durch die Zunahme der sommerlichen Trockenperiode ausgezeichnet. So zeigt die Flora xerophytische Anklänge, im südlichen Teil nimmt sie geradezu Steppencharakter an (Grassteppen mit Stipa). Bei vielen Arten dieses Florenbestandteiles wird das weitere Vordringen nach Nordwesten durch die zunehmende Feuchtigkeit behindert. Eine Art nach der anderen bleibt zurück, so klingt längs des Oder-Elbe- und Donautales diese Flora allmählich aus; Reste lassen sich jedoch noch bis ins Höhgau und nach Nordzürich nachweisen. A. Grisebach charakterisiert den pontischen Bezirk durch das häufige Vorkommen der Zerreiche (Quercus Cerris L.), doch auch andere Eichen sind weit verbreitet. Als weitere Charakterbäume kommen in Betracht; Silberlinde (Tilia argentea DC.), Hopfenbuche (Ostrya carpinifolia Scop.), tatarischer Ahorn (Acer tataricum L.), dessen Verbreitungsareal sich nach Osten bis zur Wolga erstreckt. Auch unser gemeiner Flieder (Syringa vulgaris L.) hat seine Heimat in der westpontischen Waldregion, besonders an der unteren Donau, in der Umgebung des Eisernen Tores. Perückenstrauch (Cotinus Coggygria Scop.), Weichselkirsche (Prunus Mahaleb L.), Blasenstrauch (Colutea arborescens L.) und Pimpernuß (Staphylea pinnata L.) sind häufig. Von Nadelhölzern ist die Schwarzföhre (Pinus nigra Arn. ssp. austriaca A. G.) bezeichnend, ihr Massenzentrum liegt in den westlichen Teilen des Wienerbeckens und im kroatischen Karstland.

All diese Wälder sind licht, beherbergen eine lockere Grasnarbe; starre Festuca und Sesleria sind vorherrschend. In zahlreichen Arten sind auch die Gattungen Astragalus, Cytisus, Telekia, Centaurea, Achillea und Artemisia vertreten, ja selbst die Gattung Glycyrrhiza (Süßholz) strahlt aus dem ostpontischen Gebiet bis in die Donauländer aus. Inseln pontischer Flora in Zentraleuropa sprechen dafür, daß dieser Florenbestandteil einst (aquilonare Periode n. A. v. Kerner) erheblich weiter, nach Norden und Nordwesten vorgeschoben war. G. v. Beck hat auf die engen Beziehungen der westpontischen Flora zur Karstflora hingewiesen. Es handelt sich jedenfalls um einen alten Florenbestandteil, der vor oder zwischen den Glazialzeiten die Alpen umgürtete. Eine Reihe anderer, systematisch oder pflanzengeographisch ganz isoliert stehender Typen, zeugen ebenfalls für ein höheres Alter dieser Flora. Dahin gehört der in Südkroatien (Velebit) nachgewiesene Rosaceenstrauch Sibiraea croatica A. v. Degen; eine zweite Fundstelle wurde 1905 in der Herzegowina entdeckt. Das bisher monotypische Genus war früher nur aus dem Altai und Tientschan bekannt (S. laevigata [L.] Max.). Die neuentdeckte Pflanze ist übrigens von dieser Art so wenig verschieden, daß ihr systematisch wohl nur die Bedeutung einer Rasse zukommt. Hierher ist auch zu erwähnen Rheum Rhaponticum L., vom Rilodagh und Rhodopegebirge; es ist eine Art, die im altaischen Gebiet auch in die Steppen herabsteigt.

2d) Der atlantische Bezirk. Er folgt dem atlantischen Küstengebiet und dringt nach Osten etwa bis in die Westschweiz und zur Rheinlinie vor. Er ist durch seine größere Feuchtigkeit und sein ausgeglicheneres Klima, mit kühleren Sommern und besonders milderen Wintern ausgezeichnet. Die Buche gelangt hier zu üppigster Entfaltung. Der Buchenwald beherbergt eine größere Zahl bezeichnender Begleitpflanzen, so Asperula odorata L., Mercurialis perennis L., Sanicula europaea L., Allium ursinum L., Milium effusum L., usw. Als Wahrzeichen der atlantischen Gruppe kann die frostempfindliche Stechpalme (Ilex Aquifolium L.) gelten. Dank dem Einfluß des Golfstromes geht sie an der norwegischen Küste bis zum 63° N., ihre Ostgrenze verläuft alsdann über Rügen zum Nordrand des Harzes, längs der Ostseite des Schwarzwaldes zum Nordufer des Bodensees um weiter dem Nordfluß der Alpen zu folgen. Auch die Schmerwurz (Tamus communis L.) ist als atlantische Art anzusprechen, ebenso Digitalis purpurea L., Sarothamnus scoparius (L.), Wimmer ex Koch, Castanea sativa Mill.; Teucrium Scorodonia L. geht östlich bis zum Böhmerwald, Calamintha officinalis Mönch nur bis zum Albgebiet. Vorwiegend vom atlantischer Verbreitung sind ferner der Buchs (Buxus sempervirens L.), Centaurea nigra L., Carex strigosa Huds.

Das wechselvolle Relief Mitteleuropas mit seinen Tiefländern, Hügeln, Berglandschaften und dazwischen liegenden Fruchtbecken, die zahlreichen großen Flußtäler, die nach allen Seiten ausstrahlen und bequem Uebergänge gestatten, die vielen großen und kleinen Seen ermöglichen auch der Flora in raschem Wechsel mannigfache Besiedelungsmöglichkeiten und liefern ihr sich vielfach durchkreuzende Wanderungsbahnen, so daß fast in jedem Florenbezirk mehr oder weniger starke Kolonien von Arten der Nachbarbezirke vorkommen.

Im baltischen Bezirk erreichen folgende atlantische Arten ihre Nordostgrenze: Myrica Gale L., Erica Tetralix L., Cicindia filiformis (L.) Delarbre, Scutellaria minor

L., Hypericum elodes L., und zwar findet, abgesehen von den kleinen Verbreitungsinselchen in der Niederlausitz, der Gagelstrauch bereits im östlichen Teil der Lüneburger Heide seine Binnenlandsgrenze. Weiter östlich hält er sich streng an den Küstensaum der Ostsee. Am weitesten ins Innere des Binnenlandes gelangen Erica Tetralix L. und Myriophyllum alterniflorum DC., erstere findet schon vor der Oder, letztere an der untersten Weichsel ihre Ostgrenze. Mit diesen Linien kreuzen sich die Verbreitungsareale pontischer Arten, die im norddeutschen Flachland ihre Nordwest- oder Nordgrenze erreichen. Es sind: Anemone pratensis L., Silene chlorantha (Willd.) Erh., Scorzonera purpurea L. und Cytisus nigricans L. Am weitesten nach Westen geht Anemone pratensis L., sie überschreitet noch die untere Elbe und dringt bis in den Harz vor.

Der atlantische Bezirk ist besonders an seinem Westrande durch das Vordringen zahlreicher mediterraner Typen ausgezeichnet. Die Steineiche (Quercus Ilex L.) und die Seestrandföhre (Pinus Pinaster Sol.) erreichen die Bretagne und sind im ganzen Unterlauf der Loire, sowie im Garonnebecken, mit Ausschluß der Quellgebiete anzutreffen. Ja selbst Cornwall und Südwestirland beherbergen eine Reihe bezeichnender Mittelmeerpflanzen, wie z. B. Arbutus Unedo L., Lavatera arborea L., Ulex europaeus L., Rubia peregrina L., dazu gesellen sich einige ausschließlich oder doch vorwiegend atlantische Elemente: Daboecia polifolia Don., Erica ciliaris L. und E. vagans L., Simethis planifolia (L.) G.G., Saxifraga umbrosa L., Euphorbia hiberna L.

Großbritanniens Vegetationsbilder sind zwar sehr einförmig, für den Pflanzengeographen hat aber diese Flora durch ihren starken Mischcharakter ein ganz besonderes Interesse. Außer dem baltischen Grundstock und den erwähnten zahlreichen mediterranen und atlantischen Bestandteilen finden sich noch arktisch-alpine und selbst amerikanische Elemente vor. Das Zentrum der arktisch-alpinen Flora mit Silene acaulis L., Dryas octopetala L., Saxifraga cernua L., Saxifraga rivularis L., Saxifraga oppositifolia L., Gnaphalium supinum L., Carex rigida Good. und Salix herbacea L. findet sich im schottischen Hochland, doch gehen mehrere dieser Arten an Irlands Westküste auch bis in unmittelbare Seenähe. Arten des amerikanischen Typus sind: Spiranthes Romanzoffiana Cham., Najas flexilis (Willd.) Rostkov. u. Schmidt, Eriocaulon articulatum Morong. Gewöhnlich werden die Vertreter dieser Typen als die letzten Reste einer Voreiszeitflora, die der heutigen herrschenden Pflanzenwelt voranging, betrachtet. Was jedoch das amerikanische Element anbetrifft, so haben sich verschiedene Autoren auch für rezente Einwanderung und Einbürgerung ausgesprochen.

Werfen wir noch einen kurzen Blick auf die wichtigsten Gebirgsfloren, die innerhalb oder an der Südgrenze des kaukasischen Waldgebirges liegen. Da fallen zunächst die beiden Meridiangebirge: Kjölen und Ural auf. Pflanzengeographisch sind sie als Wanderlinien der arktischen Flora nach südlicheren Breiten von Bedeutung.

In Skandinavien besitzt das südnorwegische Hochland bis etwa zur Breite von 60° N. eine sehr reiche Glazialflora: Empetrum, Diapensia lapponica L., Phyllodoce taxifolia Salisb., Cassiope hypnoides (L.) Don., Dryas octopetala L., Potentilla nivea L., Pedicularis lapponica L. Beachtenswert ist, daß am Fuß der gleichen Fjelde, die diese Vertreter der hochnordischen Flora aufweisen, Bürger des wärmeren, atlantischen Europas auftreten.

Einen noch erfolgreicheren Vorstoß nach Süden macht die arktische Flora im Ural. Dieses Element läßt sich nahezu ohne Unterbruch bis etwa zum 58° 40′ N. verfolgen. Aber selbst im waldigen Ural finden sich noch arktische Floreninseln, die südlichste an den Gipfeln des Iremel (1599 m) und des Jaman Tau (1646 m) bei ca. 54° 20′ N.: Juniperus nana Willd. Vaccinium uliginosum L., Betula nana L. (bis 59° N.), Empetrum nigrum L. In nächster Nähe dieser arktischen und der silvestren Flora des südlichen Ural drängen sich aus den nahen trockenen Niederungen der aralo-kaspischen Depression allerlei Steppenelemente vor.

Alpensystem. Bis zur oberen Laubholzgrenze trägt die Flora den Charakter Mitteleuropas. Mit zunehmender Höhe nimmt auch die Zahl der Bergpflanzen zu: Centaurea montana L., Saxifraga rotundifolia L., Ranunculus lanuginosus L., Digitalis ambigua Murray, Vicia dumetorum L., Lilium Martagon L. An den Seegestaden und in den großen Flußtälern haben sich unter dem Einfluß des lokal wirkenden, bevorzugten See- und Föhnklimas Kolonien südlicher Pflanzen (Thermophyten), die an die Wärme höhere Ansprüche machen, angesiedelt. Zu dieser Gruppe gehören: Juniperus Sabina L., Hypericum Coris L., Evonymus latifolius (L.) Mill., Colutea arborescens L., Coronilla Emerus L., Asperula taurina L. usw. Auch die zahme Kastanie ist in den Nordalpen auf diese Zone beschränkt.

Als geschlossener Wald geht die Buche höchstens bis zu 1300 m, als Einzelbaum erreicht sie nur ausnahmsweise 1600 m; sie fehlt den inneren Zentralalpen. In den Voralpen herrschen besonders Fichte und Edeltanne (Abies alba Mill.), in den Hochalpengebieten vielfach Lärche und Arve; immerhin beansprucht auch die Fichte oft weite Flächen. Auf unfruchtbarem, besonders dolomitischem Boden findet man große Bestände der aufrechten Bergföhre (Pinus montana Mill.); im Oberengadin eine alpine Rasse der Waldföhre (Pinus silvestris L. v. engadinensis Heer.). Die Laubhölzer sind im Nadelwaldgürtel spärlich eingesprengt. Es kommen noch vor: Bergahorn (Acer pseudoplatanus L.) bis ca. 1900 m, Grünerle (Alnus viridis [Chaix] Lam. u. DC.), einige Geißblattarten (Lonicera coerulea L., Lonicera nigra L.) bis zu 2000 m,

Eberesche (Sorbus aucuparia L.) bis 2000 m, mehrere Weiden. Je nach Lage, Exposition, Massenerhebung, Topographie des Geländes liegt die natürliche Waldgrenze in den Zentralalpen zwischen 2000 und 2300 m, in den Voralpen dagegen beträchtlich tiefer. Einzelne Bäume, besonders Arve (im Saas bis 2585, am Monte Viso bis 2700 m) und Lärche (Oberengadin nach Ed. Rübel 2660 m) gehen noch weit höher. Sehr oft wird übrigens die obere Grenze des Baumwuchses durch Krummholz eingenommen. Nach Eblin bezeichnet die obere Krummholz- und Alpenrosengrenze die einstige obere Höhengrenze des Waldes. Legföhre, die niederliegende Form von Pinus montana Mill. und Grünerle sind die beiden wichtigsten Typen dieser Formation. Ausgedehnte Alpen rosenbestände besiedeln besonders die Nordhänge. Auf Kalk Rhododendron hirsutum L., auf Urgebirge Rhododendron ferrugineum L. Mit ihnen wechseln ab halbstrauchige 1 bis 2 Fuß hohe Saliceten, von denen drei Arten zu erwähnen sind: Salix arbuscula L., Salix lapponum L. und Salix myrsinites L. Die letzten Vertreter der Holzpflanzen bilden die alpine Zwergstrauchheide, sie zeigt zahlreiche arktische Anklänge und besteht aus kaum spannhohen, meist mehr oder weniger dem Boden angepreßten, zum Teil immergrünen Kleinsträuchern: Gletscherweiden (Salix retusa L., Salix reticulata L.), Loiseleuria, Empetrum, Vaccinium uliginosum L., Dryas, Juniperus nana Willd. usw.

Ungemein reich und farbenprächtig ist die alpine Matte. Primeln, Mannsschilde, Enzianen, Alpenaster (Aster alpinus L.), Alpenvergißmeinnicht (Myosotis alpestris Schmidt), Silenen (Silene acaulis L.), Anemonen (Anemone alpina L., Anemone vernalis L.), Läusekräuter (Pedicularis verticillata L., Pedicularis foliosa L.), Rispengräser (Poa alpina L.) und Schwingel (Festuca rupicaprina [Hackel] Kern., Festuca pumila Vill.) sind die Genera, die kaum je fehlen und meistens in mehreren Arten auftreten. In steilen Lagen und besonders in Hochregionen löst sich der zusammenhängende Rasen allmählich auf. Auf Kalk herrscht zwischen 2000 bis 2910 m der Polsterseggenrasen (Carex firma Host.), auf Urgebirge etwa von 1950 bis 3000 m Krummseggenbestände (Carex curvula All.). Die drei vorzüglichsten Alpenfutterkräuter sind: Poa alpina L., die Muttern (Ligusticum Mutellina [L.] Crantz, das Adelgras (Plantago alpina L.). Eine sehr würzige Futterpflanze ist auch Trifolium alpinum L.

Infolge der intensiven Bewirtschaftung vieler Teile der Alpen sind die Bilder üppigster Entfaltung der Alpenmatte stark zurückgedrängt; es sind Vegetationsbilder, die uns einigermaßen in jene entfernte Zeit zurückversetzen können, als der Mensch das Gebirge noch nicht besiedelt hatte, und nur Rudel von Gemsen und Steinböcken die Urweide abästen. In der alpinen Stufe ist die Alpenmatte meist durch die Weide, im Bergland durch montane Fettmatten verdrängt, in beiden Fällen hat die Einwirkung des Menschen und seines Viehstandes eine Verarmung der Flora zur Folge gehabt. Heuberge, die in Zwischenräumen von 2 bis 3 Jahren oder noch spärlicher gemäht werden, vermitteln den Uebergang zur ursprünglichen Alpenmatte.

Von den weiteren alpinen Vergesellschaftungen seien noch erwähnt: die Karfluren in feuchten, humösen Depressionen, oft auf ursprünglichem Waldboden, mit stattlichen, gelegentlich mannshohen Hochstauden (Adenostyles, Aconitum paniculatum Lam., Achillea macrophylla L.) die Lägerflora um Sennhütten und Geilstellen (Cirsium spinosissinum [L.] Scop., Aconitum Napellus L., Rumex alpinus L.), die Geröllflur mit zahlreichen, an den beweglichen Schutt angepaßten Typen: Thlaspi rotundifolium (L.) Gaud., Linaria alpina (L.) Mill., Papaver alpinum L., Trisetum distichophyllum (Vill.) Pal., Saxifraga oppositifolia L. Der hochalpinen Grat- und Felsenflora gehören viele Polsterpflanzen an, so Eritrichium nanum (All.) Schrad., Silene exscapa All., Androsace alpina (L.) Lam., Cherleria sedoides L. Die acht Blütenpflanzen, die noch oberhalb 4000 m angetroffen werden, sind: Ranunculus glacialis L. bei 4275 m am Finsteraarhorn, Achillea atrata L. bis 4270 m, Androsace alpina (L.) Lam., auf dem Lauteraarhorn 4043 m, Saxifraga muscoides L., Saxifraga biflora All. und Gentiana brachyphylla Vill. am Matterhorn bei 4200 m, und endlich Saxifraga aspera L. v. bryoides L. und Saxifraga moschata L. bei 4000 m. Besonderer Erwähnung verdient die Schneetälchenflora: Polytrichum alpinum L. v. septentrionalis Swartz, Arenaria biflora L., Cerastium cerastioides (L.) Britt., Cardamine alpina Willd., Alchemilla pentaphylla L., Soldanella alpina L. im Kalk- und Soldanella pusilla Baumg. im Urgebirge.

Der ziemlich einheitliche Gesamteindruck der Flora der Hochlagen der mitteleuropäischen Alpenländer ist nicht etwa das Ergebnis einer gleichartigen Ursprungsgeschichte, sondern nur die Folge der vereinheitlichenden Ausgleichungsarbeit des Alpenklimas. Genetisch muß die Alpenflora als eine ausgesprochene Mischflora aufgefaßt werden. Vielfach gelingt es nur mit großer Mühe, die wichtigsten Etappen ihrer wechselvollen Einwanderungsgeschichte und die Urheimat ihrer einzelnen Bestandteile klarzulegen. Schon 1866 hat H. Christ darauf hingewiesen, daß offenbar ein erheblicher Teil der Oreophyten unserer Alpen als autochthones Element anzusprechen ist. Eigentliche Alpenkinder sind z. B. Androsace helvetica (L.) All., mehrere Enzianen (Gentiana bavarica L., Gentiana pannonica Scop.), die herrliche Aquilegia alpina L., verschiedene Campanulae (Campanula thyrsoidea L., Campanula cenisia L., Campanula excisa Schleich.). In verschiedenen erdgeschichtlichen Zeiten wurde dieser Grundstock durch Zuwanderung bereichert, so durch arktische (Carex capitata L., Ranunculus pygmaeus Vahl., Thalictrum alpinum L.), durch sibirische (Anemone narcissiflora L., Aster alpinus, Leontopodium alpinum Pass.), durch aquilonare Elemente (Globularia cordifolia L., Biscutella laevigata L.). Aber auch das Mittelmeer (Asphodelus albus Mill., Ononis Natrix L.), ja selbst das ferne Afrika (Erica carnea L.,

Polygala Chamaebuxus L.) haben Arten ausgesendet, die in unseren Alpen eine neue Heimat gefunden haben und die sich offenbar daselbst nun recht wohl und heimisch fühlen.

Gebirge der Balkanhalbinsel. Für den Balkan bezeichnend ist einerseits das weit bis in das nördliche Griechenland nach Süden vorgeschobene Gebiet der Sommerregen und andererseits das Auftreten einer größeren Zahl ganz verschiedener Gebirgszüge und mehr oder weniger isolierter Gebirgsstöcke. Infolge der reichlichen sommerlichen Niederschläge trägt die Vegetation der Niederungen, des Hügel- und selbst die des Berglandes noch wesentlich mitteleuropäischen Charakter, der in diesen Ländern somit bedeutend weiter nach Süden reicht, als auf der iberischen und apenninischen Halbinsel. Abgesehen von Griechenland ist die Mediterranflora hauptsächlich beschränkt auf einen schmalen Küstenstreifen und auf Kalkgebiete, die infolge ihrer edaphischen Verhältnisse die Ansiedelung südlicher Xerophyten begünstigen.

Neben den beiden mitteleuropäischen Eichenarten kommen auch noch Quercus cerris L. und Quercus conferta Kit. vor. Die Edelkastanie bildet besonders auf Silikatböden (600 bis 1200 m) reine Bestände. Sehr verbreitet sind auch Schwarzföhrenwaldungen (Pinus nigra Arn.); als echte Bewohnerin der submontanen Stufe steigt diese Art kaum über 1300 m an. Ist die Meereshöhe von 1200 m überschritten, so vollzieht sich ein rascher Wechsel. Wir treten in den Bergwald, in dem neben Edeltanne (Abies alba Mill.) und Waldföhre (Pinus silvestris L.), besonders die schlanken Säulen der Picea omorica Panč. auffallen. Diese Holzart ist mit japanischen und nordamerikanischen Sippen nächstverwandt und als Tertiärrelikt aufzufassen. Aus fossilen Funden ergibt sich eine bedeutend größere interglaziale Verbreitung. Heute ist der Baum auf die Berge (800 bis 1500 m) des mittleren und oberen Drinatales beschränkt. Auch Birke (Betula alba L.) und Buche gehören den Bergen der mösischen Länder an. Im Unterholz dieser Waldungen finden sich bereits mehrfach Typen, die auf die kaukasischen Länder hinweisen. Die Verbindung ist wohl über das pontische Gebirge und Lasistan zu suchen. Es sei nur an Prunus Laurocerasus L. (Südserbien, Thrazien, Griechenland), an Telekia speciosa Baumg., Doronicum macrophyllum Fisch. und Senecio Othonae M. B. erinnert; auch die Glycyrrhizaformation (Glycyrrhiza echinata L.), die sich an das Inundationsgebiet der Ströme hält, weist auf den Orient hin. Die Roßkastanie (Aesculus Hippocastanum L.) findet sich wild in Thessalien und Epirus, wie auch in Bulgarien am Nordfuß des Balkan. Die meisten Arten dieses Genus gehören dem Himalaja, China und Japan an. Ein Endemismus der nördlichen Balkanhalbinsel mit Ausstrahlung in die unteren Donauländer ist der Flieder (Syringa vulgaris L.). Sommergrüner Buschwald (Sibljakformation), Fels- und Hügeltriften, öfters mit ausgesprochenen Steppenanklängen bedecken zwischen den Waldinseln weite Gebiete, ebenso höher im Gebirge eine sehr reiche Bergwiesenflora.

Die obere Waldstufe wird hauptsächlich von der Fichte (Picea excelsa [Lam. et DC.] Link) gebildet, zuweilen untermischt mit Pinus montana Mill. Gewaltig entwickelte Hochstaudenfluren mit Angelica Pančičii Vand., Heracleum verticillatum Panč., Doronicum macrophyllum Fisch. bedecken die Waldlichtungen. Eine Charakterpflanze dieser Stufe ist Pinus Peuce Grsb., deren Areal sich von Montenegro bis Ostmazedonien erstreckt, auch wohl ein Tertiärrelikt, verwandt mit Pinus excelsa Wallich des Himalaja. Mächtige Buchen und Fichten untermischt mit düsteren Tannen und Waldföhren, seltener auch mit Acer pseudoplatanus L., Betula alba L., Sorbus Aucuparia, Prunus avium L. und Pirus communis L. bilden bis in die Nähe der Baumgrenze jungfräuliche Urwälder. Ueber dem Waldgürtel folgen subalpine Gehölze. Teppichartigen Rasen bildet der Zwergwacholder (Juniperus nana Willd.), große Flächen bedeckt die kieselholde Heide Bruckenthalia spiculifolia Rchb. (bis 2300 m); die Grünerle (Alnus viridis [Chaix] DC.) bildet im nördlichen Teil kleine krummholzartige Bestände. Buche und Fichte verstrauchen. Die Rhododendrongebüsche fehlen dagegen fast ganz. Nur im Westrhodope, im Balkan und auf der Šar Planina gibt es Alpenrosen (Rhododendron hirsutum L. und Rhododendron ferrugineum L.). Rhododendron Kotschyi Simk. strahlt von den transsilvanischen Alpen und dem Banat bis ins Rhodope aus.

In der höheren Gebirgsflora tritt das arktisch-alpine Element stark zurück, doch fehlt es nicht ganz. Loiseleuria geht bis ins südkroatische Gebirge, Vaccinium uliginosum L. erreicht noch Montenegro und den Rilodagh, Empetrum nigrum L. trifft man auf der Dinara bis zum Durmitor und auf der Vranica und dem Rilodagh. Von weiteren Arten dieser Gruppe seien noch erwähnt Saxifraga oppositifolia L., Arabis alpina L., Sibbaldia procumbens L. und Cerastium alpinum L.

Auffallend groß ist die Zahl der Endemiten. Einzig für die mösischen Länder und ihre Nachbargebiete zählt L. Adamovič 574 Endemismen auf, allerdings einschließlich der mediterranen, montanen und subalpinen Arten. Zur jungtertiären Periode starben die empfindlichsten Arten aus, andere wurden zum Rückzug genötigt. Neue Florenbestandteile wanderten ein, einzelne wurden erst heimisch nach vollzogener Anpassung. Aus solchen Typen sind die meisten Endemismen hervorgegangen. Die auffallendsten Erscheinungen sind Pflanzen von offenbar alttertiärer Verwandtschaft; sie sind aus den Stammpflanzen durch allmähliche Anpassung an höhere Gebirgslagen hervorgegangen. Hierher die verschiedenen systematisch und geographisch ganz isoliert stehenden Ramondien, ebenso die Felsenpolsterpflanze Alsine saxifraga Friv., die Hochstaude Heracleum verticillatum Panč. Einzelne dieser Endemismen besitzen ein sehr eng begrenztes Areal. 11 Arten sind auf die Rila Planina beschränkt, neun Lokalendemismen gehören der Vitoša an. Nur in der Umgebung von Razgrad-Šumen kommen 7 Arten vor; die Gegend von Burgas hat fünf Spezialitäten. Andererseits reichen einzelne Endemismen des Balkan bis in die Ostalpen (Daphne Blagayana Frey, Arabis procurrens W. K., Silene pusilla

W. K.) oder ins Karpathensystem (Dianthus giganteus D. Mrv., Seseli rigidum W. K.).

3. Makaronesien.

Makaronesisches Uebergangs-Vegetationsreich.

Makaronesien ist ein Sammelbegriff für die gebirgigen Inselgruppen der Kapverden, der Kanaren, für Madeira und die Azoren. Der Grundstock der Flora trägt mediterranen Charakter. Neben zahlreichen Mittelmeerpflanzen treten viele Neo-Endemismen auf, die sich vielfach als insular-atlantische Varietäten mediterraner Arten erweisen. Die Sonderung ist aber öfters bereits bis zur Artbildung vorgeschritten. Als insular-atlantische Species mediterraner Verwandtschaft sind beispielsweise Artemisia canariensis Lees., Pancratium canariense W. et B., Tamus edulis Lowe anzusprechen. Bis zur höheren Gipfelflora der Inseln läßt sich diese pflanzengeographische Verwandtschaft verfolgen. Dazu gesellen sich in den tieferen Lagen ein recht ansehnliches Kontingent paläotropisch-afrikanischer Elemente, indessen boreale und neotropische Florenbestandteile zwar nicht fehlen, doch entschieden stark zurücktreten. Eine lange Isolierung der Inseln hat zu einer sehr eigenartigen Florenentwickelung geführt. Auffallend ist das Vorhandensein einer größeren Anzahl von Tertiärrelikten, die in nahverwandten Typen im Pliocän Südeuropas nachgewiesen und in ihren Formen völlig erstarrt sind. Hierher der Drachenbaum (Dracaena Draco L.), die kanarische Dattelpalme (Phoenix Jubae Webb), die kanarische Föhre (Pinus canariensis Ch. Sm.). Bezeichnend ist ferner das Auftreten zahlreicher aktiver Paläoendemiten, das trifft besonders zu für die Gattung Sempervivum und ihre nächstverwandten Genera. Sie zählen 60 endemische Arten. Die Echien entwickeln sich zu stattlichen Sträuchern (13 Endemen); die Gattung Sonchus ist durch die 14 endemische Arten aufweisende, baumartige Sektion „Dendrosonchus“ vertreten, usw.

Das Klima Makaronesiens trägt einen ausgesprochen ozeanisch-subtropischen Charakter. Die Niederschläge sind gering und nehmen von Norden nach Süden beständig ab, sie fallen meistens im Winter, der Sommer bleibt nahezu regenlos. Häufige, trockene Winde, die zuweilen als Wüstenwinde (Harmattan, Leste) wehen, verschärfen den xerophytischen Gesamtcharakter der Flora. Das Klima hat somit viel Aehnlichkeit mit dem der südlichen Mediterraneis, unterscheidet sich aber durch den erheblich ausgeglicheneren Temperaturgang. Die südlichsten und nördlichsten Inseln zeigen übrigens recht große Unterschiede, die deutlich im allgemeinen Charakter der Flora zum Ausdruck kommen, ohne jedoch den florengeschichtlichen Zusammenhang des Archipels wesentlich zu verändern. Mit einem Jahresmittel von 24,5° C haben die südlichen Kapverden bereits tropischen Charakter. Hier fallen übrigens die Hauptniederschläge auf den Sommer (75%); bei der hohen Temperatur und der von Feuchtigkeit gesättigten Luft ist alsdann das Klima sehr ungesund. Die jährliche Regenhöhe beträgt nur 244 mm. Die übrigen Inselgruppen bieten dem Menschen dagegen geradezu ideale Verhältnisse. Die am nördlichsten gelegenen Azoren haben noch ein Jahresmittel von 17,3° C; mit 940 mm erreicht die jährliche Regenhöhe nahezu den vierfachen Betrag von derjenigen der Kapverden.

Auf den Kapverden ist das Aussehen der Vegetation, während des größten Teils des Jahres, geradezu wüstenhaft. Mit den Purpurarien, den östlichen kanarischen Inseln (Lanzarote, Fuerteventura), liegen sie dem afrikanischen Kontinent am nächsten. Die Niederungen sind bedeckt mit einem fast baumlosen dürren Steppenland, dessen Flora manche Anklänge an diejenige der benachbarten Sahara zeigt. Dies gilt ganz besonders für die Kapverden, auf denen der tropisch-afrikanische Steppenwüstencharakter der Küstengebiete sehr ausgesprochen ist, indessen die obere Busch- und Strauchstufe mit einzelnen Drachenbäumen durchsetzt wird, und ein mehr kanarisches und lokalendemisches Gesamtfazit hat.

Die bezeichnendsten Formationen der Tieflagen der Kanaren und Madeiras sind die afrikanische Sukkulententrift mit Euphorbia canariensis L. und Kleinia neriifolia Haw. als Leit-, mit zahlreichen Blattsukkulenten (Semperviven) als Charakterpflanzen, die dürre Strauchsteppe, mit vielen Rutengewächsen (Convolvulus scoparius L. f., Reseda scoparia Brouss., drei Ephedren, Retama rhodorhizoides W., Plocama pendula Ait. und Filzpflanzen (Sideritis canariensis L.), und die xerophytische Steintrift, in der als häufigste Typen mehrere Andropogonarten auftreten. In der montanen Stufe herrscht die Erica-Macchie (Ericetum). In den tieferen Lagen ist dagegen die Macchie nur noch auf Schluchten beschränkt; einst wird sie schon zwischen 200 bis 400 m weithin die Abhänge bedeckt haben.

Neben den Sukkulenten stellen die Sklerophyllen ein Hauptkontingent der Flora. Lederblätter haben Arbutus canariensis Veil., Laurus canariensis W. B. usw., ferner mehrere mediterrane Species: Oleaster, Daphne Gnidium L. Groß ist auch die Zahl der Chamäphyten, besonders auf der Steintrift. Fast all diese Kleinsträucher zeigen xerophytische Anpassungen, die aber recht verschiedene Wege einschlagen können: Trichophyllie, Mikrophyllie, Nadelblätter, Rutenpflanzen. Eine sehr auffallende Erscheinung ist die große Zahl der Federbuschgewächse, die den verschiedensten Verwandtschaftskreisen entstammen, es sind kandelaberartig aufgebaute Bäume und Sträucher, deren Aeste mit einem dichten Federbüschel schmaler Blätter abschließen. Als Beispiele mögen dienen: der Drachenbaum, Kleinia neriifolia Haw., einer der häufigsten Endemen,

ferner Euphorbia regis Jubae Webb, sowie Echium virescens DC. Der Federbuschtypus wird heute allgemein als Anpassung an die nachteilige Einwirkung des Windes betrachtet. Bezeichnend ist auch das häufige Auftreten dieser Gewächse an windoffenen Standorten. Typische Windformen gehören übrigens auf den Inseln durchaus nicht zu den Seltenheiten; berühmt sind die prachtvollen Windbäume von Juniperus phoenicea L. von Dehese, der äußersten windgepeitschten Westspitze Hierros.

Die reichste Entfaltung erlangt die makaronesische Flora auf den westlichen Kanaren, den sogenannten Fortunaten oder Hesperiden und auf Madeira.

Auf Teneriffa sind drei Höhenstufen zu nnterscheiden:

1. Die basale Stufe. Sie geht bis ca. 800 m Meereshöhe, d. h. bis zu derjenigen Höhe, wo gewöhnlich die Passatwolke zu schatten beginnt. Es sind zwei Unterabteilungen zu unterscheiden: a) Die subtropische oder afrikanische Substufe bis ca. 400 m und b) die mediterrane Substufe von 400 bis 815 m. Die basale Stufe ist auch das Gebiet intensivster Kultur, die allerdings nur durch Bewässerungsanlagen möglich ist. Den allgemeinen Charakter der afrikanischen Strauchtrift haben wir bereits kennen gelernt, die häufigsten und bezeichnendsten kanarischen Endemen gehören dieser Vergesellschaftung an. Die Felsen der Barrancos schmücken zahlreiche endemische Semperviven. Bemerkenswert ist auch die große Zahl von Holzpflanzen aus Familien, die bei uns nur krautig entwickelt sind, so z. B. das kanarische Edelweiß (Allagopappus dichotomus Cass.) eine Komposite, Odontoglossum sericeum C. Schultz, ein herrlicher über meterhoher Kleinstrauch mit silberbehaarten Blättern und talergroßen goldgelben Blütenköpfchen. Es sei ferner erinnert an die strauchigen Echien, die baumartigen Euphorbien und Semperviven (S. arboreum L.). Dieser Stufe gehört auch die kanarische Dattelpalme (Phoenix Jubae [Webb] Christ) an, eine Erscheinung von hervorragend ornamentaler Wirkung. Auch der Drachenbaum (Dracaena Draco L.) ist ursprünglich eine Charakterart der Barrancos, jetzt aber fast nur noch angepflanzt anzutreffen. Diese mächtige, monokotyle Baumgestalt war im älteren Tertiär auch in Mittel- und Südeuropa durch mehrere naheverwandte Arten vertreten.

Vermehrte Feuchtigkeit, größere Wärme, stagnierende Luft gewähren den Barrancos gegenüber den freien Lagen der Strauchtrift etwas abweichende Lebensbedingungen. Hier findet man auch mehrere Senecioarten aus den Sekt. Cineraria, alles kanarische Endemismen und Stammpflanzen der so beliebten Gartencinerarien. Sehr lokalisierte Barrancosträucher sind die endemischen Dorycnien der Sektion Canaria. Auch Labiatensträucher aus der Gattung Bystropogon (6 Endemismen) besiedeln öfters die Felsschluchten. Besonders reich ist die Farnflora. Die zwei auffallendsten Erscheinungen sind Adiantum reniforme L., deren starres Blatt von Talergröße auf dünnen, elastischen, glänzend-schwarzen Stielen federt und von Meximieux im Pliocän von Lyon nachgewiesen worden ist, und die extrem xerophytische Davallia canariensis Sm.; die Wedel entwickeln sich aus den fingerdicken, schuppigen Rhizomen erst, wenn Hitze und Dürre ihren höchsten Grad erreicht haben. Selbst die Strandflora ist reich an Eigentümlichkeiten. Vor allem fällt die gewaltige Entwickelung (15 Species) der Gattung Statice auf, sie bewohnt besonders die Strandfelsen. St. arborescens Brouss. bildet kleine, bis manneshohe Bäumchen.

2. Die montane Stufe. Sie erstreckt sich von 700 bis 2000 m in Nordlage und von 800 bis 1600 m in Südlage, es ist die „Wolkenregion“ H. Christs, wo in der Regel die Passatwolke lagert. Ausgiebige Beschattung, geringere Temperaturen, vermehrte Niederschläge bedingen gegenüber der Niederung ziemlich veränderte Lebensbedingungen.

a) Der Lorbeerwald. Er besitzt den Charakter eines temperierten Regenwaldes. Berühmt ist besonders der Wald von Agua Garcia. Nach Schimper geben diese Wälder eine vorzügliche Vorstellung des Tertiärwaldes von Europa zur Miocän- und Pliocänzeit. Die drei wichtigsten Holzarten sind Lorbeerbäume: Persea indica Sprengel, Laurus canariensis W. et B. und der Til, Oreodaphne foetens Nees.; dazu gesellen sich bis 20 m hohe Bäume der Erica arborea L.; Myrica Faya Ait., fällt durch seine buschige Krone glanzloser breitlanzettlicher Blätter auf. Pleiomeris canariensis DC. ist durch kleine, kauliflore Blüten ausgezeichnet. Visnea Mocanera L. f. ist eine monotype Ternstroemiacee; eine glanzvolle Gestalt ist Ilex platyphylla Webb mit schweren, rundlichen bis handbreiten, starren Blättern von höchstem Glanz. Im Unterholz sammeln wir Viburnum rugosum Pers., Phyllis nobla L. (Rubiacee); die seltene Urticacee Gesnouinia arborea Gaud. sucht den tiefsten Schatten auf. Als Lianen durchziehen Convolvulus canariensis L., Smilax mauritanica W. et B., S. canariensis Willd. und Ruscus androgynus L. den Wald; ganz besonders fällt aber die große Zahl stattlicher Farne auf. Woodwardia radicans (L.) Sw. bildet bis 3 m lange Wedel. Es ist ein Tertiärrelikt, der in nahverwandten Arten im Miocän und Pliocän Zentraleuropas vorhanden war. Am Waldessaum sieht man die wunderbaren roten Glocken

der Canarina Campanula L., einer der merkwürdigsten und schönsten kanarischen Endemen.

b) Die Hartlaubgehölze. Sie sind von sehr einförmiger Zusammensetzung (niedriges Ericetum) und bedecken weite Flächen.

c) Der Pinar. Er wird gebildet von Pinus canariensis Chr. Sm., die systematisch zur amerikanischen Sektion Taeda gehört, ein uralter Reliktenendemismus, der mit dem sterilsten Lavaboden vorlieb nimmt und eine geradezu bewunderungswürdige Lebenszähigkeit entwickelt. Seine Hauptverbreitung umfaßt die Höhenlage von 1600 bis 2100 m. Der Unterwuchs ist ziemlich dürftig. Bezeichnend sind neben den Macchienelementen, der „Codezo" (Adenocarpus viscosus W. u. B.) mit verkürzten, goldgelben Blütentrauben und der „Escolon" (Cytisus proliferus L. f.), der bis 5 m hohe Bäumchen bildet und in der Blüte an die Obstgärten der deutschen Heimat erinnert. An der oberen Grenze des „Pinar" erhebt sich als Seltenheit, meist in uralten Exemplaren der „Cedro" (Juniperus Cedrus W. et B.), heute nur noch auf Teneriffa und Palma anzutreffen.

3. Die Oreophytenstufe. Sie ist die „Region über den Wolken", die Grenze phanerogamer Vegetation liegt bei 3200 m. Ein kontinentales Klima mit starken, täglichen und jahreszeitlichen Schwankungen, winterlicher Schneeperiode, kräftiger Insolation, extrem trockener Luft und minimen Niederschlägen sind wenig verlockende Ansiedelungsbedingungen. Die Charakterpflanze ist die Retama (Spartocytisus supranubius (L. f.) Christ), ein Rutengewächs, das runde, stattliche Büsche von 6 m im Durchmesser und 2½ m Höhe bildet. Im Juni entwickelt der Strauch eine große Menge wohlriechender, weißer Blüten. Dazu kommen noch einige Geröllpflanzen, wie das Pikveilchen, Viola cheiranthifolia Humb. und Bonpl., Nepeta Teydea W. et B. Die Gesamtflora der Hochwüstencharakter tragenden Oreophytenstufe zählt nur 51 Spezies.

Uebrigens hat fast jede Insel ihre Besonderheiten. Auch die Azoren sind noch Makaronesien zuzuzählen, dafür sprechen die analogen Endemismen, das Vorhandensein makaronesischer Macchien und das Auftreten eines allerdings etwas verarmten Lorbeerwaldes. Besonders beachtenswert ist das Vorkommen der Baumfarne Dicksonia Culcita l'Hérit.; auf den Bergen bedeckt die irisch-pyrenäische Ericacee Daboecia polifolia Don. große Strecken.

Verweisen wir endlich noch auf die Tatsache, daß eine ganze Reihe makaronesischer Typen im äußersten Westen und Südwesten Europas wiederkehrt und einige auch weiter östlich ins Mittelmeergebiet ausstrahlen. Da die gleichen oder doch nah verwandte Arten dem Tertiär Europas angehört haben, so trägt dieses Vorkommen, wie überhaupt die Pflanzenwelt Makaronesiens, den Charakter einer tertiären Reliktenflora. Als makaronesische Elemente Portugals und Südspaniens sind zu bezeichnen: Ilex Perado Ait., Luzula purpurea Link, Woodwardia radicans (L.) Sm. usw.

4. Mediterraneïs.

Mediterraneum, Mediterranes Vegetationsreich.

Die Mediterraneis fassen wir ungefähr im Sinne A. Grisebachs auf als die Küsten- und Inselgebiete des Mittelmeerbeckens. Nirgends dringt die typische Mittelmeerflora tiefer in das Innere der Kontinente ein; der Uebergang zu den benachbarten Vegetationsreichen ist jedoch nur im Norden als scharfe Grenzlinie auch dem Laien auffällig. Im Süden und Osten erfolgt der Florenwechsel ganz allmählig, so daß es schwer fällt eine naturgemäße Abgrenzung durchzuführen.

Gegenüber Mitteleuropa ist das Mittelmeerbecken durch seine höheren Temperaturen und durch seine sommerliche Trockenheit ausgezeichnet. Diese beiden klimatischen Faktoren drücken dem ganzen Landschafts- und Vegetationscharakter einen von unseren nordischen Verhältnissen durchaus abweichenden Stempel auf. Die Vegetation besitzt xerophiles Gepräge, weniger infolge der höheren Temperaturen, als bedingt durch den sommerlichen Regenmangel.

Da die jährlichen Niederschlagsmengen einerseits von Norden nach Süden, andererseits von Westen nach Osten abnehmen, so wird auch der xerophile Gesamtcharakter der Flora nach Süden und Osten ausgeprägter; ferner ist die Trockenheit auf den im Wind- und Regenschatten gelegenen Ostseiten der Mittelmeerhalbinseln und Inseln auffälliger als auf den entsprechenden Westseiten. Die Mediterraneis ist ein Gebiet periodischer Regen- und Trockenzeiten. Nur im nördlichen Teil fallen regelmäßig Regen zu allen Jahreszeiten, immerhin bereits mit einem kleinen Manko im Sommer. Der mittlere Gürtel ist das Gebiet der Aequinoktialregen; das südliche Mittelmeerbecken hat fast nur Winterregen. Von der jährlichen Regenmenge fallen in den Sommermonaten gewöhnlich nur 3 bis 9%, in Oran sogar nur 2,5%; umgekehrt gehen in den Wintermonaten 35 bis 65% der jährlichen Regenhöhe nieder, in Jerusalem aber nicht weniger als 74,5%. Im Gebirge erfolgt eine erhebliche Steigerung der jährlichen Niederschlagsmenge, aber nur bei höheren geschlossenen Gebirgsketten. Die West- und Nordküste der iberischen Halbinsel, der Südabhang der Alpen und die Kolchis zeigen Niederschlagsmengen, die das mediterrane Mittel

weit übertreffen; damit steht im Zusammenhang der bedeutend üppigere Charakter dieser Landschaften.

Thermisch fällt gegenüber Mitteleuropa weniger die Steigerung der Sommerwärme auf, viel bezeichnender sind die hohen winterlichen Temperaturen und die meistens recht bescheidenen Minima. Einige Lokalwinde, wie Mistral und Bora im Norden, Leveche, Sirocco und Chamsim im Süden, wirken wegen ihrer großen Heftigkeit und den ihnen eigentümlichen Begleiterscheinungen in nachhaltigster Weise auf die Vegetation ein. So kommt neben der Bewässerung dem Windschutz für das Kulturland der Mittelmeerländer eine große Bedeutung zu.

Große Trockenheit bei hohen Wärmegraden, milden Wintern und intensiver Besonnung bilden somit das Charakteristikum des mediterranen Klimas. Es sind dies Lebensbedingungen, die naturgemäß sowohl in den Lebensformen der einzelnen Pflanzen, als auch im ganzen Vegetationscharakter ihren Ausdruck finden müssen.

Die wichtigsten biologischen Typen, in denen uns die mediterrane Pflanzenwelt entgegentritt, sind: Therophyten (Evax pygmaea DC.), Zwiebel- (Urginea maritima Bak.) und Knollengewächse (Orchis papilionaceus L.), Chamäphyten und Hemikryptophyten (Asteriscus maritimus Mönch), Sklerophyten (Myrtus communis L.), Filzpflanzen (Diotis candidissima Desf.). Pflanzen mit Schuppen- (Passerina hirsuta L.) oder Nadelblättern (Erica arborea L.); Saftpflanzen (ziemlich spärlich) und zwar bald Blattsukkulenten (Crithmum maritinium L.) bald Stammsukkulenten (Opuntia Ficus indica Haw.), ferner Rutenpflanzen (Spartium junceum L.); Kompaßgewächse (Lactuca scariola L.) und endlich Xerogramineen (Lygeum spartum L., Stipa tenacissima L.). All diese habituell so außerordentlich verschiedenartigen Lebensformen fallen unter den Oberbegriff der Xerophyten.

Phänologisch gliedern sich diese Typen in drei Kategorien. Während und unmittelbar nach der Regenzeit erwachen zuerst die Zwiebel- und Knollengewächse, die Kryptophyten und Therophyten. Wie durch Zauberschlag entsprossen sie dem noch vor wenigen Tagen steinharten und kein Leben verratenden Boden und bedecken nun die Erde mit einem außerordentlich üppigen und farbenprächtigen Blumenflor; dann folgen die Holzpflanzen und ausdauernden Gräser, den Schluß bilden Fett- und Filzgewächse, Melden und derbblätterige Disteln, die nun grau in grau der Landschaft im späteren Hochsommer ein äußerst monotones Gepräge geben. Die vergängliche Frühlingsflora ist längst dahin, eine Art nach der anderen fällt der zunehmenden Trockenheit zum Opfer. Das Vegetationsbild wird immer offener und armseliger. Doch in der Erde schlummern ungezählte Keime und ein ganzes Heer von Erneuerungsknospen; sie warten nur auf den ersten ausgiebigen Herbst- oder Winterregen, um zu neuem Leben zu erwachen.

Florengeschichtlich sind die hartlaubigen Charakterpflanzen der Mediterraneis nach A. Engler nicht mehr dem arktotertiären Elemente zuzuzählen, denn sie wurden in den tertiären Ablagerungen der heutigen Arktis nicht aufgefunden, wohl aber zum Teil im jetzigen Gebiet der borealen Flora, so daß wir das die Mittelmeerflora auszeichnende Element als boreal-tertiär bezeichnen können. Floristisch enge Beziehungen bestehen zu bestimmten afrikanischen Elementen, auch einzelne paläotropische Florenbestandteile fehlen nicht. Festzustellen ist ferner, daß der spezifisch altmediterrane Florencharakter durch die fortschreitende Zunahme des xerophytischen Areales stark am Boden verloren hat, am besten ist er noch im Südwesten der Mediterraneis (Südwest-Iberien), in der Karstflora und in der Kolchis erhalten geblieben. Im östlichen Mittelmeer und in den südlichen Teilen der Atlasländer gelangt das Steppenelement immer mehr zur Herrschaft, so daß die Vegetationsdecke große Aehnlichkeit mit den zentralasiatischen Steppenländern hat. Man wird daher gut tun, das Innere von Kleinasien und Syrien diesem Vegetationsreich zuzuzählen, indessen die Hochsteppen der Chotts den Uebergang zum nordafrikanischen-indischen Wüstenvegetationsreich vermitteln. Auf den Hochgebirgen kommt die arktische und alpin-nivale Flora nur noch in den nördlicheren Breiten etwas reichlicher vor.

Entsprechend der alten Kultur dieser Region ist die Wildflora stark zurückgedrängt oder ganz zerstört, die stets lichten Waldungen sind vielfach einer unverantwortlichen Raubwirtschaft zum Opfer gefallen. Kahlheit der Hügel und Berge ist für weite Gebiete bezeichnend. Nur Lorbeer und Steineiche (Quercus Ilex L.) bilden dichtere Wälder, in denen stets Halbdämmerung herrscht und deren Begleit- und Unterflora eine Reihe ombrophiler Species aufweist.

Der Lorbeerwald ist streng an das Küstengebiet gebunden, er scheint besonders dem Osten anzugehören. Im Gebirge wird er kaum über 300 m angetroffen. Von großer Wichtigkeit ist die Korkeiche (Quercus Suber L.); sie ist eine Charakterpflanze des westlichen Mittelmeerbeckens, im Süden wird sie zum Gebirgsbaum. In Nordportugal und Nordspanien wird sie durch die ebenfalls Kork liefernde Quercus occidentalis J. Gay ersetzt. Der Korkeichenwald ist

immer licht, meistens bilden Macchien das Unterholz. Als dritter immergrüner Laubholzwald ist der Steineichenwald zu erwähnen. Die Steineiche (Quercus Ilex L.) ist eine kraftvolle Gestalt. Ein häufiger Wechsel von Lichtfülle und stimmungsvollem Dunkel ist für diese Waldungen bezeichnend. Im Saharaatlas ist die Art zwischen 1200 und 1800 m häufig. Im südlichen Teil ihres Verbreitungsareals tritt sie in der v. Ballota Desf., einer Abart mit süßen eßbaren Eicheln, auf. Einige weitere Eichen gehören dem östlichen Mittelmeergebiet an: Quercus macedonica A. DC. geht von Süditalien bis Mazedonien; Q. aegilops von Griechenland durch Kleinasien, sie dient als Gerbmittel; Q. infectoria Oliv. von gleicher Verbreitung, liefert die Aleppogallen.

Nadelholzwälder bilden in der Niederung die Pinie (Pinus Pinea L.), die Aleppoföhre (Pinus halepensis Mill.), die Seestrandkiefer (Pinus pinaster Sol.) und die Thuya (Callitris quadrivalvis Vent). — Die Pinie mit ihrer schirmförmig ausgebreiteten Krone gehört zu den Charaktergestalten der Mediterraneis. Der Pinienwald hält sich fast immer an den Küstensaum. Der Aleppoföhrenwald ist durch das ganze Mittelmeerbecken verbreitet, indessen der Seestrandkiefernwald vorwiegend westmediterran ist. Callitris quadrivalvis Vent., ein Endemismus der westlichen Atlasländer, ist ein uralter Typus, dessen nächste Verwandte heute Südafrika und Australien angehören.

Von Buschbeständen sind für das Mittelmeer bezeichnend die Šibljakformation und die Macchie (Maquis). Die erste Vergesellschaftung bedeckt besonders in den nördlichen Uebergangsgebieten zum Eurasiaticum weite Strecken, sie besteht aus laubwerfenden thermophilen Sträuchern. In Istrien spielt die Haselnuß (Corylus Avellana L.) eine wichtige Rolle; auch Paliurus, Cotinus, Zizyphus, Prunus Chamaecerasus Jacq. und Amygdalus nana L. kommen für die Balkanhalbinsel und zum Teil auch für Kaukasien als Leitpflanzen verschiedener fazieller Ausbildungen der Šibljakformation in Frage.

Die bezeichnendste Formation aber der Mittelmeerländer ist der immergrüne Buschwald (Macchie, Monte bajo), die Hartlaubgehölze der deutschen Pflanzengeographen. Sie sind besonders für die feuchteren Urgebirgslandschaften charakteristisch, kommen aber auch auf Kalkgebieten (Monte Argentario) vor. Bevorzugt wird eine etwas frischere, tiefgründigere Unterlage. Die meisten Arten sind immergrün, so Arbutus Unedo L., Cistus monspeliensis L., Cistus ladaniferus L., Viburnum Tinus L., Pistacia Lentiscus L., Olea europaea L. v. Oleaster DC.; doch kommen auch sommergrüne Arten vor (Cytisus triflorus l'Hérit.). Von Gymnospermen trifft man Juniperus Oxycedrus L. und J. phoenicea L. in baumförmigen Individuen, an Bachläufen siedelt sich der Oleander (Nerium Oleander L.) an; dazu kommen noch einige Erikoiden (Erica arborea L., E. scoparia L.). Als Stachelsträucher bemerkt man die Genera Calycotome und Ulex. Ganz besonders fällt aber die große Zahl stacheliger Schlingpflanzen auf, die wesentlich zur Undurchdringlichkeit üppiger Macchien beitragen. Asparagus acutifolius L., Smilax aspera L., Rosa sempervirens L. Ohne Stacheln sind: Clematis cirrhosa L., Lonicera implexa Ait. Vielerorts vermag die Macchie wenigstens einigermaßen den fehlenden Wald zu ersetzen. Besonders schön ist sie in Westkorsika entwickelt. Die meisten Arten sind durch das ganze Mittelmeerbecken verbreitet.

Sehr große Strecken bedecken die Garigues und Felsenheiden, sie begnügen sich mit flachgründigerem, trockenerem und steinigerem Boden. Es sind mehr oder weniger offene Vergesellschaftungen von Zwiebelgewächsen, Kleinsträuchern, Stauden und Kräutern; auch viele einjährige Pflanzen stellen sich ein. Die Garigues bilden das Bindeglied zwischen typischer Macchie und Felsenheide. Sie entsprechen den Tomillares der Spanier, welche hauptsächlich aus niederen Halbsträuchern (Thymus, Teucrium, Sideritis, Lavandula, Santolina), also hauptsächlich aus Labiaten bestehen. Die Flora dieser Vergesellschaftungen ist außerordentlich reich und zeigt einen regen Wechsel, oft auf kurze Entfernungen. Die meisten Endemismen der Niederungen der Mediterraneis gehören diesen Formationen an. Auffallend ist ferner der rasche Verlauf des Vegetationszyklus und andererseits das massenhafte Auftreten vieler Arten; letzteres gilt sogar für Pflanzen von ganz lokal begrenzter Verbreitung.

Als besonders bemerkenswerte Typen kommen in Betracht: Die Palmitoformation. Leitpflanze ist die Zwergpalme (Chamaerops humilis L.), die einzige spontane mediterrane Palme und zugleich eine spezifisch westmediterrane Facies der Garigues. In vornehmer Pracht beherrschen Asphodillfluren (Asphodelus microcarpus Viv.) weite Länderstrecken. Die Passerinaheide (Passerina hirsuta L.) besteht aus meterhohen Büschen mit zypressenartigen, dem Stengel dachziegelig angedrückten Schuppenblättern. Auffällig kontrastiert damit die Helichrysumheide (Helichrysum Stoechas [L.] Cav.); in grauweiß bis schneeweiß bedeckt sie den Abhang. Die Lavendelheide (Lavan-

dula Stoechas [L.] Cav.) besteht aus einer etwas über Fuß hohen weißfilzigen Staude, deren kleine unscheinbare Blüten von einem Schopf stark vergrößerter, lebhaft violett gefärbter Deckblätter überragt werden. Zu den farbenprächtigsten Gestalten der Felsenheide gehört Matthiola tricuspidata R. Br., ein niedriger, dicht weißwolliger Kreuzblütler mit intensiv violetten Blüten, der oft ganze Mulden wie Reinkulturen erfüllt. Von weiteren Charakterarten seien noch erwähnt: Rosmarinus officinalis L., Globularia alypum L., Quercus coccifera L., Thymus vulgaris L. Die Felsenheide kann aber auch sehr reich gemischt sein. Sie gewährt alsdann zur Blütezeit ein farbenprächtiges Bild, das seinesgleichen sucht. Bei Kap Pertusato an der Südspitze von Korsika, auf den Hügeln nördlich von Lalla Marnia an der marokkanischen Grenze haben wir solche reichhaltige Vegetationsbilder kennen gelernt. Als Variante wäre noch zu erwähnen die Vegetation der Blockmeere. Im Windschutz der Blöcke, wo etwas mehr Erde angesammelt ist und der Boden längere Zeit feucht bleibt, siedeln sich Riesenstauden an. Ferula nodiflora L. wird bis 5 m hoch. An solchen Standorten sind auch Thapsiaarten, Athamanta sicula L., anzutreffen, hin und wieder erheben sich die purpurnen Blütentrauben der Digitalis purpurea L. oder die prachtvollen Blütendolden einer Amaryllidacee (Pancratium illyricum L.). Die Zwischenräume werden ausgefüllt von den graufilzigen buschigen Halbsträuchern der Santolina chamaecyparissus L.; Cineraria maritima L. und Bupleurum fruticosum L. gehören ebenfalls dieser Gesellschaft an.

Große Mannigfaltigkeit zeigt auch die Flora des Strandes. Auf der feuchten Flugsandzone sind Crithmum maritimum L., Diotis candissima Desf., Medicago marina L., Convolvulus Soldanella L., Cakile maritima Scop. angesiedelt. Weiter landeinwärts wird der Boden trockener. Auf den Dünen stockt öfters Pinus halepensis Mill., Sarothamnus scoparius Koch bildet Unterholz. Auf Salztriften trifft man neben den Salicornien, Suaeda fruticosa Forsk., Gomphocarpus fruticosus R. Br. und von Bäumen die beiden Tamarix. Periodisch überfluteter, feinsandig-lehmiger Boden beherbergt eine sehr eigenartige Teichflora kleiner zierlicher Miniaturgestalten: Cicendia filiformis Delarb., Heleocharis acicularis R. Br., Isolepis Saviana Schult. Die landeinwärts, durch Rückstauung der Flüsse entstandenen Sümpfe tragen durchaus nordisches Gepräge. Erlen, Weiden, Schwarzpappeln sind tonangebende Gestalten. Das größte Interesse beansprucht die Strandfelsenflora, viele ihrer Vertreter haben ein engbegrenztes oder öfters auch sehr zerrissenes Areal. Von Felspflanzen, welche die Felsen der Küstengebiete, besonders Strandfelsen bewohnen, mögen erwähnt werden: Anthyllis barba Jovis L., Stachys marrubiifolia Viv., Euphorbia dendroides L., ganz besonders aber Ameria- und Staticearten.

Höhengliederung: Die bisher erörterte Vegetation bildet die unterste mediterrane Haupthöhenstufe, nämlich:

a) Die immergrüne oder mediterrane Höhenstufe. Nach ihrer wichtigsten Kulturpflanze kann sie als „Olivengürtel", nach ihrer charakteristischen Formation als „Macchiengürtel" bezeichnet werden. Die obere Grenze wird zumeist nach dem höchsten Vorkommen der Olivenkulturen oder der Macchien bestimmt. Auf der iberischen Halbinsel liegt sie zwischen 500 und 850 m, in Italien zwischen 600 und 700 m, in Nordafrika zwischen 800 und 1200 m, im Nordbalkan zwischen 130 und 500 m, in Griechenland bei 600 bis 800 m, im Peloponnes aber bei 1000 m, und für Vorderasien berechnet Koch einen Mittelwert von 475 m. Im allgemeinen ergibt sich somit eine Steigerung der Höhengrenze der mediterranen Niederungsflora von Norden nach Süden, und eine Abnahme von Westen nach Osten. Die thermische Höhengrenze liegt im Mittel bei einem Januarmittel von 5° C.

b) Die mediterrane Bergstufe. Sie ist charakterisiert durch einen regen Wechsel bestandbildender Holzarten.

α) Nadelhölzer: Abies alba Mill. ist ein Gebirgsbaum der Mediterraneis, ihre Südgrenze liegt in Sizilien bei 37° 45′ N., im Osten geht sie bis zu den nordgriechischen Gebirgen und bis in den NW. Kleinasiens. Alle anderen mediterranen Abiesarten sind von bedeutend engerer Verbreitung. Abies Pinsapo Boiss. gehört Südspanien, A. numidica de Lannoy dem Babormassiv im östlichen Algerien, Abies cephalonica (Endl.) Link dem höheren Gebirge Griechenlands und der Insel Kephalonia an, Abies cilicica Ant. et Kotschy ist ein Gebirgsbaum Kleinasiens. Ganz ähnlich verhält sich die Gattung Cedrus, die jedoch nur den südmediterranen Gebirgen angehört. In jedem der drei Zentren tritt sie in einer besonderen Variante auf. Nach Osten werden die Nadeln länger und weicher, so schon in Cypern und noch mehr im dritten Verbreitungsgebiet im Libanon. Noch weiter vorgeschritten ist die Rassenbildung bei der Schwarzkiefer (Pinus nigra Arn.), die var. Poiretiana Ant. geht von Spanien über Korsika-Süditalien bis Kreta; v. austriaca A. et Gr. gehört den Ostalpen und dem nördlichen Balkan an; v. Salzmanni (Dunal) A. et Gr. den Cevennen und Pyrenäen, v. Pallasiana A. et Gr. der Krim und Kleinasien, v. Heldreichii Christ dem Thessalischen Olymp, v. pindica Form. dem Pindus. Zum Verwandtschaftskreis der P. silvestris L. ist dagegen Pinus

nevadensis Christ zuzuzählen und P. leucodermis Ant. bildet vom Thessalischen Olymp bis nach Dalmatien und Serbien im Norden, vielfach in der Nähe der Baumgrenze (1200 bis 1800 m) ausgedehnte Bestände.

β) Laubhölzer: Castanea sativa Mill. ist durch das ganz nördliche und mittlere Mittelmeerbecken der Charakterbaum der submontanen Gebirgswaldungen. Im Norden erreicht sie das Meeresufer, im Süden liegt die untere Grenze zwischen 300 bis 700 m. In der Sierra Nevada geht sie bis 1455 m. Graswuchs oder Pterideten begleiten die Kastanie. Als Charakterpflanzen der Unterflora der Kastanienselven sind hervorzuheben Cyclamen repandum Sibth., Anemone apennina L.

Fagus silvatica L. greift von West- und Mitteleuropa weit ins Mittelmeergebiet hinein. Nach Süden wird die Buche immer mehr zum ausgesprochenen Gebirgsbaum. Auf Sizilien erreicht diese Holzart bei 37° N. ihre absolute Südgrenze. Es ist in erster Linie die vermehrte Feuchtigkeit, welche in der Mediterraneis die Buche zum Gebirgsbaum werden läßt. In nächster Nähe ihres Aequatorialpunktes wurde am Aetna mit 2124 m (Schouw.) auch ihre höchste Gebirgslage festgestellt. Die Begleitflora ist fast die gleiche wie in Mitteleuropa.

M. Koch hat von 145 Orten jeweilen diejenige Holzart aufgezeichnet, welche in der Mediterraneis die Baumgrenze bildet. Er kommt zu folgender Reihenfolge: Fagus silvatica L. 27,6%, Abies alba Mill. 25,5%, Juniperus nana Willd. 15,87%, Picea excelsa (Lam. u. DC.) Link. 16,56%, Pinus nigra Arn. 6,9%, Quercus Ilex (L.) 3,45%, Pinus silvestris L. 2,76%. Das trifft für das mittlere und nördliche Mittelmeerbecken zu. Im Atlas fehlen nicht nur Buche und Edeltanne, sondern auch Fichte, Schwarz- und Waldföhre. Die Baumgrenze wird gebildet von der Zeder, im Saharaatlas auch von der Steineiche und von Juniperus Oxycedrus L.

c) Die Oreophytenstufe. Alpine, kurzrasige Matten sind ziemlich selten, offene Geröllfluren horstbildender Felspflanzen, alpine Polsterstaudentriften tonangebend. Die Bestockung des Bodens ist zumeist so spärlich, daß das Hochgebirge aus einiger Entfernung völlig kahl erscheint. Arm an Individuen, arm an Arten ist die Signatur mediterraner Hochgebirgsfloren. Trotzdem ist aber die Gesamtzahl mediterraner Oreophyten sehr groß, und dies dank dem gewaltigen Endemismus dieser Höhenstufe. Auch das Auftreten zahlreicher vikarisierender Arten ist hervorzuheben. Vielfach hat fast jede Gebirgskette, jeder Gebirgsstock seine Eigentümlichkeiten; das gilt ganz besonders für die Gebirgsinseln, für Spanien und die Sierren des südlichen und östlichen Mittelmeeres. Verhältnismäßig spärlich sind arktisch-alpine Elemente. Vaccinium uliginosum L. geht bis zur Sierra Nevada, Empetrum nigrum L. bis Lucca in Italien und Lasistan in Kleinasien, Juniperus nana Willd. findet sich sogar noch in den Bergen der Atlasländer. Auf der Sierra Nevada kommen noch folgende arktisch-alpine Typen vor: Gnaphalium supinum L., Saxifraga oppositifolia L., Sibbaldia procumbeus L., Cerastium alpinum L. und C. cerastioides (L.) Britt., ferner Alchemilla alpina L., Arabis alpina L. und Ranunculus glacialis L.

Dazu gesellen sich zahlreiche boreale Arten. Es sei nur an die Buchenwald-Begleitflora erinnert. Stattlich ist ferner die Zahl alpiner Oreophyten, die dem Norden fehlen. Am reichsten vertreten sind sie in der apenninischen und in der Balkanhalbinsel, wo die mit den Alpen verbundenen Kettengebirge die natürlichen Einwanderungslinien bezeichnen. Aber auch die Pyrenäen und übrigen iberischen Gebirge besitzen solche Pflanzen. Eine weitere Kategorie von Arten ist ebenfalls nordischen Ursprungs, hat aber auf der Wanderung nach S. eine mehr oder weniger tief gehende Veränderung erfahren (z. B. Alnus viridis DC. v. suaveolens Fiori et Paol. v. Korsika). Die arktisch-alpine Arabis alpina L. ist im südlichen und östlichen Mittelmeer durch die dicht-wollige A. albida Stev. vertreten. Potenilla caulescens L., eine sehr polymorphe Art, bildet in den Südalpen zahlreiche Rassen und Abarten, in der eigentlichen Mediterraneis aber tritt sie in einer ganzen Reihe von Subspecies oder nahverwandten Arten auf, die meistens eine sehr enge Verbreitung haben. So machen sich in der mediterranen Gebirgswelt nordische und speziell alpine Einflüsse bis beinahe an deren Südgrenze bemerkbar. Andererseits dringen spezifisch mediterrane Arten vielfach bis hoch ins Gebirge vor, oft auch wieder in umgeprägter, abgeänderter Form. Die höheren Lagen des Saharaatlas sind durch Mediterranpflanzen charakterisiert. Von Süden fluten einzelne Saharapflanzen in das Atlassystem, und Steppen- und Hochgebirgsgewächse dringen von Osten bis weit in das Innere der Mediterraneis vor. Es sei nur an die prachtvolle Plumbaginacee Acantholimon Echinus L., die noch auf den Gebirgen Griechenlands angetroffen wird, erinnert. So ergibt sich eine äußerst mannigfaltige Geschichte der mediterranen Gebirgsflora.

Verweisen wir noch auf den Endemismus. Nach Grisebach sind 60% des Florenbestandes des Mittelmeerbeckens in der Mediterraneis endemisch. Gewaltig ist der Endemismusreichtum der iberischen Halbinsel, nach M. Willkomm sind 27,1% der

Wildflora endemisch. Für Nordafrika gibt E. Bonnet folgende Uebersicht der Endemismen: Marokko 8%, Algerien 15,6% (nach von Battandier nahezu 23%), Tunis 1,4% Tripolis und Cyrenaika 4,8%, Marmarika-Aegypten 3,8%.

Einzelne Teile der Mediterraneis zeigen bereits ausgesprochenen Steppencharakter, so besonders in Spanien und Nordafrika, doch erst im Osten des Mittelmeerbeckens gelangt die Steppe zur vollen Entfaltung.

5. Pontisch-zentralasiatisches Vegetationsreich.

Zentrasiatikum, Steppengebiet.

Von jeher hat die Abgrenzung dieses Vegetationsreiches Schwierigkeiten bereitet. A. Grisebachs „Steppenreich" umfaßt alle Länder von der Donaumündung nach Zentralasien mit Einschluß von Tibet und im Osten bis zum Amur (30 bis 120° östl. L.), von der mittleren Wolga bei Syran (53° N.) im Norden bis zur Küste des arabischen Meeres in Belutschistan (26° N.). P. Ascherson schließt sich annähernd dieser Auffassung an, erweitert das Gebiet aber noch durch das untere Donaubecken, das ungarische Tiefland und Teile Westasiens. A. Englers „Zentralasiatisches Gebiet" dehnt dasselbe noch mehr nach Osten aus, indem auch die alpinen Teile des Himalaja, Kansu, Yünnan und Sztschewan eingeschlossen werden, dagegen schließt dieser Autor aus: a) ganz Südrußland und sogar die nordkaspische Steppe; beide werden als pontische Provinz dem mitteleuropäischen Gebiete zugezählt und b) Kleinasien, Syrien, Armenien, Persien, welche als Teile des Mediterrangebiets figurieren. So sehr man der Erweiterung nach Osten zustimmen kann, so wenig kann ich mich mit der Einschränkung des Areals im Westen befreunden. Südrußland möchte ich unbedingt dem „Steppengebiet" zuzählen. Es geht nicht wohl an, Länder, die nicht nur nahezu waldlos sind, sondern in denen selbst Versuche, Wald anzupflanzen, meistens mißlingen, als Unterabteilung dem eurasischen Waldgebiet anzugliedern. Andererseits ist hervorzuheben, daß auch die inneren Teile Westasiens nicht nur ausgesprochenen Steppencharakter zeigen, sondern in ihrem Florenbestand viel mehr Anklänge an die zentralasiatischen Länder als an das Mittelmeerbecken aufweisen. Gerade die bezeichnendsten Mediterranpflanzen fehlen; vorherrschend sind die xerophil-rupesteren Florenbestandteile, die nach Osten weisen. Es scheint mir auch wenig zweckmäßig, die Hochländer Asiens pflanzengeographisch so auseinanderzureißen, daß ein Teil der Mittelmeerflora, ein anderer Teil dem Zentrasiatikum und der Rest dem nordafrikanisch-indischen Wüstengebiet zugeteilt wird. Immerhin muß darauf hingewiesen werden, daß die Abgrenzung gegen die Mediterraneis im Westen und besonders gegen die Wüstenregion im Süden keine scharfe ist, sondern immer mehr oder weniger willkürlich sein wird.

Umgrenzung: Im Westen reicht das Gebiet bis ins untere Donaubecken und mit einer Abzweigung ins ungarische Tiefland; eingeschlossen sind Südrußland, Zentralasien und die Gobi bis zum Chingangebirge. Die Nordgrenze verläuft etwa von Tarnopol über Samara zum Altai, dessen Nordseite bewaldet ist, dessen Südseite aber Steppencharakter trägt. Im Westen schließe ich das innere Kleinasien, etwa östlich vom 31. ° östlicher Länge in unser Gebiet ein. Die Südgrenze wird bestimmt durch das nördliche Syrien, das mit seiner regelmäßigen winterlichen Regenperiode noch als Steppengebiet gelten darf, durch das südiranische Randgebirge, den Sulimandagh und den Himalaja. Das so umgrenzte gewaltige Gebiet umfaßt nahezu den vierten Teil von ganz Asien. Steppen, Steppenwüsten und selbst ausgesprochene Wüstenbildungen verleihen diesen weit ausgedehnten Ländereien einen einheitlichen, allerdings äußerst monotonen Gesamtcharakter.

Die Zahl der Arten ist zwar recht ansehnlich, denn der Endemismus ist wenigstens stellenweise sehr stark tätig; die Bestockung ist aber beinahe überall dürftig, weite Strecken sind oft nahezu vegetationslos. Das Durchwandern dieser Erdräume muß der Pflanzenwelt große Schwierigkeiten bereiten, um so mehr, da zu den ungünstigen klimatischen und zum Teil auch prekären edaphischen Verhältnissen die gewaltigen Gebirgserhebungen ein weiteres, die Pflanzenwanderung erschwerendes Moment darstellen. So bildet das Zentrasiatikum einen gewaltigen Keil, eingeschaltet zwischen den einförmigen, subarktischen Waldungen Nordasiens und dem Reichtum tropischer Vegetation im Süden des Kontinentes, sowie zwischen den an Arten relativ armen sommergrünen Wäldern Mitteleuropas, den sich daran anschließenden mediterranen Trockengebieten im Westen einerseits und den ungemein reichhaltigen Mischwäldern Ostasiens andererseits.

Mit der Mediterraneis verglichen, verändert sich das Klima nach zwei Richtungen: es wird nach Osten immer kontinentaler und die Niederschläge sind noch weit dürftiger.

Für Westturkestan gibt Ficker folgende Mittelwerte der jährlichen Regenhöhe an: Steppe (120 m Meereshöhe) 13 cm, Südrand derselben (280 m) 16 cm; Ferghana (510 m) 17,5 cm, Pamirhochsteppe 12 cm. Und an den Flanken der Gebirge: Westrand des Thianschan (480 m) 36 cm, Nordrand 32 cm, Naryn Issikul (1890 m) 37 cm. Abgesehen von einigen extremen und ausnahmsweisen Fällen schwankt mithin die mittlere jährliche Niederschlagsmenge etwa zwischen 12 und ca. 35 cm, d. h. die an Regen reichsten Gebiete der Steppe haben ungefähr so viel Niederschläge als Murcia in der spanischen Litoralsteppe,

einer der trockensten Orte der Mediterraneis.

Bei diesen minimalen Niederschlagsmengen ist man überrascht, daß die Pflanzenwelt nicht noch dürftiger ist, und es nur stellenweise zur Ausbildung eigentlicher Wüsten kommt; die Erklärung dieses scheinbaren Widerspruches liegt in der vorwiegend tonig-lehmigen, zum Teil humösen oder salzhaltigen Bodenbeschaffenheit, welche das Wasser besser festhält und damit sowohl dessen Abfließen in größere, der Pflanze nicht mehr zugängliche Tiefen als auch die Verdunstung verlangsamt.

Zu den sehr spärlichen Niederschlägen, mit denen eine ungemein trockene Atmosphäre verbunden ist, kommen nun als weiteres erschwerendes Moment die gewaltigen Temperatursprünge, die alle empfindlicheren Mittelmeerpflanzen von diesen Erdräumen ausschließen müssen. Je weiter man sich in das Innere des Kontinentes begibt, desto strenger wird die Winterkälte. Das Klima läßt somit drei Jahreszeiten unterscheiden: einen langen heißen, regenlosen Sommer, daran schließt sich fast unmittelbar an der etwa fünf Monate andauernde harte Winter mit seinen Schneefällen. Um den jährlichen Vegetationszyklus abzuschließen, bleibt der Pflanzenwelt nur ein kurzer Frühling von etwa 3 Monaten zur Verfügung. Die Vegetationsperiode dauert mithin kaum länger als in der Arktis. In ihrer Vollentwickelung befindet sich die Flora des europäischen Teiles etwa von Anfang April bis in den Juni. Im Mai gibt es zuweilen noch Fröste, die sich gelegentlich bis zu den Ufern des Schwarzen Meeres erstrecken.

Der klimatische Unterschied, den die verschiedene Breitenlage unbedingt zur Folge haben müßte, wird ziemlich ausgeglichen durch die bedeutenden Gebirgserhebungen im südlichen Teil des Centrasiaticums. So bleibt sich der allgemeine Klimacharakter im ganzen gewaltigen Gebiet in den Hauptzügen ziemlich gleich.

Die Lebensformen der Steppe zeigen große Aehnlichkeit mit denjenigen der mediterranen Trockengebiete, immerhin sind entsprechend der größeren Dürre die Anpassungen an Trockenheit verstärkt, andererseits gelangen einzelne biologische Typen, die in der Mediterraneis an Zahl zurücktreten, zu großer Bedeutung, dies gilt ganz besonders für die Dornsträucher und Saftpflanzen.

Zugenommen haben entschieden auch die Therophyten (darunter viele Cruciferen, Chenopodiaceen). Für einjährige Pflanzen ist das Ausreifen der Samen eine Grundbedingung ihrer Existenz. In der Steppe, wo auf die kurze normale Vegetationszeit eine lange Dürreperiode folgt, ist die vollständige Ausbildung der Samen völlig gewährleistet. Einfache Hilfsmittel gegen die Gefahr zuweitgehender Wasserabgabe findet man besonders bei kleineren oder mittelgroßen Kräutern oder Stauden, so die Ausbildung eines dichten, wollig-filzigen Haarkleides (Leontopodium alpinum Cass., Steppen Südsibiriens und Gebirge Zentralasiens), die Entwickelung starrer eingerollter Blätter mit harter Oberhaut, wie bei vielen Stipaarten und anderen Xerogramineen; ferner das Auftreten ätherischer Oelbehälter (Teucrium orientale L.). Bedornte Laubblätter (Cirsium, Cousinia) sind wohl mehr als Schutz gegen Tierfraß aufzufassen. Sehr groß ist die Zahl der Zwiebel-, Rhizom- und Knollengewächse, noch auffälliger als ihre Arten- ist aber ihre Individuenzahl. Neben der roten Tulipa Gesneriana L., der weißen T. biflora und der gelben T. Biebersteiniana R. et Sch., kommen mehrere Fritillarien, Scilla sibirica Andr., Bulbocodium ruthenicum Bunge und Iris aequiloba Led. vor. Für diese Zwiebelgewächse erscheint selbst die kurze Dauer des Steppenfrühlings noch wie ein Uebermaß, von dem nur wenige Wochen oder selbst nur Tage zum Abschluß des jährlichen Vegetationszyklus benötigt werden. Die Sukkulenten gehören besonders dem Salzboden an; Chenopodiaceen stehen an erster Stelle.

Zwei Typen gehören aber ganz besonders zur physiognomischen Charakteristik der zentralasiatischen Steppenländer: Rutensträucher, die in sandigen Halbwüsten reich vertreten sind. Die Genera Anabasis, Brachylepis, Eremosparton (monotypisch), Calligonum liefern dafür zahlreiche Beispiele, auch Pterococcus aphyllus Korr. et Kirr. gehörte hierher; der berühmteste Fall ist aber der Saxaul (Haloxylon Ammodendron [C. A. Mey] Bunge), eine von den Aralgegenden über Turkestan bis Persien verbreitete Chenopodiacee, die grün gefärbten Reiserbündeln gleicht. Sie bildet 15 bis 20 Fuß hohe Gebüsche, mit sehr hartem, brüchigem Holz.

In den Hochsteppen und Gebirgen tritt die Spartiumform etwas zurück, an ihrer Stelle finden sich Dornsträucher.

In einer erstaunlichen Fülle von Arten, deren Massenzentrum von Anatolien bis Afghanistan reicht, treten Tragantsträucher auf. In dem Raume zwischen Tibet, Altai und Dahurien sind es die Caraganae (Leguminosen), die an ihre Stelle treten. Durch die Verkürzung der Stengelglieder entstehen Polsterpflanzen, die den Vorteil der winterlichen Schneedecke genießen. Einzelne Arten schwitzen Gummiharze aus. Auch das Genus Acantholimon gehört diesem Typus an. Von Süden fluten aus dem eigentlichen Wüstenterritorium Mimosen

ins Centrasiatikum hinein. Die stechenden Organe entstehen auf verschiedene Weise, bei Acacia albida Del. sind es umgeformte Nebenblätter, bei Prosopis Stephaniana Kunth dagegen Epidermalgebilde. Oefters ist mit der Dorndie Rutenbildung verbunden, es sei nur an die stachelige Kamelfutterpflanze Alhagi camelorum Fisch erinnert. Bei Halimodendron sind die Stechapparate erhärtete Blattstiele, bei Alhagi, Balanites, Eversmannia aber verkümmerte Sprosse; bei den Acantholimon und bei Saxifraga juniperina Adams die Blattspitze. Die einfachblätterige Rosaceengattung Hulthemia hat Stacheln und bei der fremdartigen Draba hystrix Hook. Afghanistans verwesen die seitlichen Partien eines einfachen Blattes, und die Mittelrippe wird zum Dorn.

Bei etwas tiefgründigerem, humösem und daher feuchterem Boden tritt in der Steppe zuweilen ein Typus auf, der in dieser Umgebung ganz fremdartig anmutet. Es sind Hochstauden von öfters geradezu gigantischen Größenverhältnissen, sie zeigen, welch energisches Wachstum in der Steppe innerhalb ganz kurzer Zeit möglich ist, sobald nur etwas mehr Feuchtigkeit zur Verfügung steht. Da erheben sich besonders gegen die Ostgrenze gewaltige Rhabarberstauden (Rheum), anderorts hochwüchsige Compositen (Echinops), über mannshohe Dolden (Ferula) und Euphorbien (E. agraria M. B.). Für das Aralgebiet bezeichnend sind einige Gummiharze liefernde riesige Umbelliferen, wie Ferula asa foetida L., Nartex asa foetida Fale, Dorema ammoniacum Don.; auch der Sumbul gehört zu diesen mächtigen, kurzlebigen Dolden, er tritt südlich von Samarkand auf und überragt die Karawanen (Euryangium Sumbul Kaufm.).

Die Steppe ist zwar waldfeindlich, Baumwuchs ist aber nicht ganz ausgeschlossen, stellenweise kommt es sogar zur Bildung kleiner Wäldchen, doch haben dieselben stets nur eine ganz lokale Bedeutung. Etwas reichlicher trifft man in den höheren Lagen der Gebirge Waldungen. Es ist dies eine Folge zunehmender Niederschläge (von etwa 30 bis 50 cm Regenhöhe an). Doch auch diese Wälder sind zumeist trocken und licht. Unter ganz ausnahmsweisen Verhältnissen, wie auf der Südseite des westlichen Kaukasus (Kolchis) und am Südufer der Kaspisee (Talysch, Gilan, Massenderan), kann es sogar zur Ausbildung üppiger urwaldartiger, ausgedehnter Waldlandschaften kommen.

In der offenen Steppe hält sich der Wald hauptsächlich an Depressionen, an Flußläufe, an die mehr oder weniger windgeschützten Erosionsfurchen der Hügellandschaften (Regenschluchten) und an Stellen mit hohem Grundwasserstand. Wo das Klima nicht zu trocken und kontinental ist, da kann man auch den umgekehrten Fall beobachten, daß nämlich die Steppenwäldchen den Kammlinien der Hügel und den flachen Wasserscheiden folgen, also auf die windoffensten und trockensten Stellen beschränkt sind. Solche Fälle schildert G. J. Tanfiljew aus gewissen Gegenden Südrußlands, sie sind immer ein Hinweis auf Salzboden. Die zuerst ausgelaugten erhöhten Lagen gewähren daher dem Baumwuchs die ersten Ansiedelungsmöglichkeiten. In diesen Gebieten kann man mit zunehmendem Auslaugungsprozeß ein Vordringen des Waldes feststellen, es sind dies dann edaphische und nicht klimatische Steppen.

Bis an die Ufer des Schwarzen Meeres und der Kaspisee lassen sich Auenwälder von durchaus borealem Charakter verfolgen. Es sind vorwiegend Weidendickichte mit eingestreuten Pappeln und Espen. Die trägen Flußläufe sind vielfach von Rohrgräsern (Arundo, Phragmites L.) begleitet. Ob das Wasser süß oder salzig ist, hat dabei keine Bedeutung. Am Syr-Darya erreicht dieses undurchdringliche Dickicht gelegentlich eine Höhe von 20 Fuß.

Wo der Boden natriumhaltig ist, wie im zentralen Teile Turkestans, da kommt es zuweilen zur Ausbildung dichter Gestrüppe von Tamarisken, von Chenopodiaceen-, Polygonaceen- und Zygophyllaceensträuchern. Unter günstigeren Verhältnissen nehmen diese Sträucher nahezu Baumform an und erreichen doppelte bis vierfache Mannshöhe. Die wichtigsten Vertreter dieser Strauchsteppen sind: Tamarix laxa Willd., Calligonum arborescens Litv., Salsola arbuscula Pallas und der Saxaul, Haloxylon ammodendron Bunge. Der Saxaul ist der größte Baum (bis 8 m) Turkestans, er bevorzugt Sanddünen mit tonigem oder kalkigem Unterboden. Nach W. Paletzky soll er im transaralischen Gebiet eigentliche Wälder bilden. Alle diese Arten haben sehr tiefgehende, stark verzweigte Ankerwurzeln.

Auch die Hochsteppe von Russisch-Hocharmenien weist noch einige Holzpflanzen auf: Calligonum polygonoides L., Crataegus orientalis Pall., Pirus salicifolia L., Pistacia mutica Fisch. et M., Paliurus aculetus Lam., Zygophyllum atriplicoides F. et M., Lycium ruthenicum Murr. sowie Atraphaxisarten. Eine Charakterpflanze dieses Gebietes, die aber ihr Massenzentrum auf den öden Kalkfelsen des transkaspischen Kopetdagh erreicht, ist Gypsophila aretioides Boiss. Sie bildet mächtige, kompakte Polster, die oft mehrere Fuß hoch aufgeschwollen sind, und 4 bis 6 Fuß im Durchmesser erreichen. Auch Kurdistan ist nicht völlig baumlos, es gibt stellenweise sogar parkartige Landschaften. Nach Frhr. v. Handel-Mazzetti sind die Berge beim Dorfe Tumok (Vilajet Bitlis) bis ca. 1100 m Meereshöhe mit sehr lichten Beständen von Quercus Brantii Lindl. bestanden. Die graugrüne Farbe dieses Baumes bringt jedoch keinen frohen Ton in die Landschaft. Beigemengt sind Quercus lusitanica Lam. und Quercus Libani Oliv., sowie Pistacia Khinjuk Stocks und Celtis Tournefortii Lam. Im

Inneren Kleinasiens gibt es xerophytische Gebüsche und kleine Bäume, die sich zuweilen zu Strauchsteppen vereinigen. In seinen höheren Lagen hat der Tientschan Wälder von Abies Schrenkiana Lindl., von Lärchen und Eschen. Ja selbst das Tibet ist nicht ganz baumlos. Die Vegetation des bis 3930 m über Meer gelegenen Lhassa ist sogar üppig. Bemerkenswert sind die Klagen der Reisenden über fast fortwährenden Regen im Sommer in diesen Teilen Tibets. Zahlreiche Fruchtbäume werden gehalten. Die Täler sind bewaldet, das Land ist gut kultiviert. Kotzloff fand den Südhang der südlichen Kuku-nor-Berge dicht mit Nadelholz bedeckt. Die Verhältnisse sind somit ganz anders als man bisher angenommen hat. Col. Waddel nennt Lhassa „one of the most delightful residential places in the world".

Die Steppe ist eine Vorstufe der Wüste. Bei abnehmender Feuchtigkeit geht dieselbe ganz allmählich durch Steppenwüsten in typische Wüstenbildung über. Die Vegetationsdecke ist offen, doch herrscht in der Steppe die Vegetation vor, die nackten Zwischenräume treten zurück. Wo sich die beiden annähernd die Wage halten, da sind wir im Uebergangsgebiet und zwar so, daß bei einer Bodenbedeckung von 50 bis 30% die Steppen allmählich Wüstencharakter annehmen. Es sind dies wüstenhafte Steppen oder Wüstensteppen. Geht die Bodenbedeckung auf 30 bis 20% zurück, so überwiegt bereits der Wüstencharakter, wir sind im Gebiet der Steppenwüsten. C. Schröter sagt von der Steppe: Legt man sich auf den Boden und schaut gegen die Steppe, so erscheint die Vegetation durch Zusammenschluß der hintereinander liegenden Pflanzen lückenlos, was bei der Wüste nicht der Fall ist. Wüste und Steppe durchdringen einander vielfach, es sind die Charakteristika arider Regionen, denen diejenigen der humiden Regionen diametral gegenüberstehen. Wüsten- und Steppenpflanzen zeigen dieselben Anpassungen, es sind immer ausgesprochene Xerophyten.

Als phytogeographische Bezeichnung ist der Begriff „Steppe" dagegen noch nicht abgeklärt. Nach G. J. Tanfiljew bezeichnet das Wort „Steppe" überhaupt keinen pflanzengeographischen Begriff, weil Steppenpflanzen formationsbildend auch auf Flußauen, steilen Abhängen und im Gebirge vorkommen können, ohne dadurch Steppen zu erzeugen. Ich kann mich dieser Auffassung nicht anschließen, denn ebensogut könnte man dann den Wald als einen rein geographischen Begriff erklären, denn baumartige Holzpflanzen treten auch vielfach, ohne Wälder zu bilden, in sonst baumlosen Gebieten auf. Die Bezeichnung Steppe stammt ursprünglich von Ungarn und Südrußland, und bezeichnet eine Vergesellschaftung von Arten, die man wegen ihres Humusreichtums und des dichteren Rasens wohl besser zu den Trockenwiesen zählt.

So komme ich zu folgender Definition der Steppe: Steppen sind waldlose oder waldarme (Uebergangssteppen, Steppenwaldinselchen), über der Ueberschwemmungszone der Flüsse gelegene Trockengebiete, deren Boden meist keinen oder nur wenig Humus enthält, aber öfters ziemlich reich an leicht löslichen Salzen ist. Die Vegetationsdecke ist immer mehr oder weniger offen, doch beansprucht der nackte Boden normalerweise nicht mehr als 40 bis 60 % der bewachsenen Fläche. Die Flora zeigt xerophytischen Gesamtcharakter und eine mehr oder weniger ausgesprochene Periodizität.

Die starke Entwickelung bestimmter Familien (Chenopodiaceen, Zygophyllaceen) und Gattungen ist für das Centrasiaticum bezeichnend. An erster Stelle steht die Gattung Astragalus. E. Boissier zählt in seiner Flora orientalis 757 Species auf, seither ist noch eine größere Zahl neuer Arten beschrieben worden, so daß heute die Gesamtzahl wohl nahezu 1000 erreichen dürfte. Ungewöhnlich groß ist auch die Zahl der Disteln, die nach Boissier 230 Arten zählen, verteilt auf die drei Genera Cousinia (136), Cirsium (70), Carduus (20). Die Artemisien sind mit 37 Arten vertreten, nach ihrer Individuenzahl spielen sie aber eine viel wichtigere Rolle als dieser Zahl entspricht. Mehrere Species treten als Dominanten bestimmter Steppentypen auf. Sehr wichtig sind ferner eine Anzahl monokotyler Zwiebel- und Rhizomgewächse, am artenreichsten ist die Gattung Allium (141 Species), es folgen Iris (52), Fritillaria (33), Tulipa (23) und Scilla (10). Unter den Gräsern sind besonders die Pfriemgräser (30) hervorzuheben, davon entfallen 10 Arten auf die Gattung Aristida und 12 auf Stipa. Ungewöhnlich groß ist mit 206 Arten auch die Gattung Silene. Auf die igelartigen Acantholimon (80 Species) ist bereits hingewiesen worden. Auch die meisten Anabasisarten gehören West- und Zentralasien an, die Gattung Calligonum hat mit 12 Arten ebenfalls in diesem Gebiet den Schwerpunkt ihrer Entwickelung, dasselbe gilt für das 20 Arten zählende Leguminosengenus Caragena, die hauptsächlich die Hochsteppen Tibets bewohnt. Die Hälfte aller Süßholzarten (Glycyrrhiza) besiedelt das Centrasiaticum. Endlich sei noch auf die zahlreichen (30) Tamarixbäumchen verwiesen; es ist ein kritisches Genus, von dem mehrere Arten nur sehr lokal auftreten.

Genetisch beansprucht das pontisch-zentralasiatische Vegetationsreich eine scharf ausgesprochene Sonderstellung, indem das endemische Steppenelement einen sehr hohen Prozentsatz ausmacht, besonders in den südlichen Hochlandschaften. Die Zahl der Arten wird von A. Grisebach auf 8000 geschätzt, wovon 75% endemisch. Im Westen

ist das mediterrane Element stark vertreten, im Norden auch das subarktische. In den Gebirgen trifft man, vom Kaukasus und dem westlichen Vorderasien abgesehen, ziemlich viele arktisch-nivale Elemente. Der boreale Florenbestandteil ist dagegen überall schwach entwickelt, eine Ausnahme machen die Kolchis und die Auenwälder, die sich längs der nördlichen Flüsse weit in die Steppe vorwagen.

Geographisch gliedert sich das Centrasiaticum in eine nördliche Tieflandszone und in die südlichen Gebirgs- und Hochländer. Das Tiefland läßt zwei Regionen unterscheiden:

1. Die südrussische oder pontische Provinz. Sie geht im Norden und Westen durch die Uebergangssteppen in das Waldgebiet über. Kleine Waldinseln von Kiefern, im Westen auch von Eiche, Hainbuche und Linde bezeichnen diese Grenzdistrikte. Der Boden ist zum Teil sehr humusreich; es ist dies der Fall im „Tschernosem", der sogenannten „schwarzen Erde", einer äußerst fruchtbaren Ackerkrume, die stellenweise eine Mächtigkeit von 3 bis 5 m erreicht. Im Süden und Osten kommen aber auch Löß- (schwerer Lehm und Ton) und Salzböden vor. Die Ostgrenze dieser Region verläuft etwa bis zur Wolga und südlich über die Jergenihügel gegen den Kaukasus, woselbst die Niederungssteppe allmählich in die Bergsteppe übergeht. Westlich reicht eine breite Zunge über das unterste Donautiefland bis in das zentrale Ungarn, um dann, besonders mehreren Flußsystemen folgend, in schmalen und sich allmählich erschöpfenden Streifen nach Mitteleuropa auszustrahlen.

Dieses ganze weite Gebiet wird vorwiegend durch Grassteppen eingenommen. Stipa capillata L., St. pennata L., Pollinia Gryllus Spreng., Andropogon Ischaemon L., Poa bulbosa L. sind die wichtigsten Leitpflanzen. Die langen, silberglänzenden weißen Federgrannen der Stipen wogen vom Winde bewegt gleich einem Kornfelde. In den Regenschluchten bilden strauchigkrüppelige Erlen, Birken, Linden und Eichen kümmerliches Gestrüpp. Die gleichen Arten begleiten die Flüsse als üppige Auenwälder, indessen auf den Hügeln thermophile, laubwerfende Sträucher, die aber ziemlich hohe Winterkälten zu ertragen vermögen, eine Art „Sibljak" bilden. Hierher gehören Paliurus aculeatus Lam., Amygdalus nana L., Prunus Chamaecerasus Jacq., Spiraea hypericifolia Lam., Caragana frutescens (L.) DC.; Coniferen und Ericaceen fehlen ganz. Uebrigens wird die Grassteppe von zahlreichen Blütenpflanzen durchwirkt. Starkes Vorherrschen einzelner Arten und deren rascher örtlicher und zeitlicher Wechsel sind bezeichnend. Gegen Ende April erscheinen die Tulpen, Fritillarien, Iris, Adonis und Pulsatillen, sowie viele Therophyten, später machen sich Alyssum, Dracocephalum, Salvia-Arten bemerkbar; im Juli beginnt die Hauptblüte der Dolden (Libanotis, Peucedanum) und Kompositen (Cirsien, Centaureae, Serratulae). Nun ist der Vegetationszyklus bereits abgeschlossen, ein fahles Gelb bildet jetzt den Grundton der Steppe. Die Gräser treten jedoch zuweilen stark zurück; zur Herrschaft gelangen andere Arten: Mohnsteppe, Distel- und Sisymbriumsteppe, Flachs- und Irissteppe; weiter im Osten bekommt die Wermutsteppe mehr und mehr das Uebergewicht. Mehrere Gemüse-(Armoracea, Brassica, Cochlearia) und Zierpflanzen (Tulipa Gesneriana L.) sind im östlichen Gebiete heimisch. Mithin besitzt die pontische Provinz ein ausgesprochenes Grasflurklima, ausgezeichnet durch häufige, wenn auch nur schwache, die Feuchtigkeit des Obergrundes erhaltende Niederschläge während der Vegetationszeit und gleichzeitig mäßige Wärme.

2. Die aralo-kaspische Provinz. Der Boden ist oft stark salzhaltig, nicht selten machen sich sogar Salzausblühungen bemerkbar; auch Strecken reinen Sandes kommen vor. Das Klima wird kontinentaler und noch trockener (unter 20 cm Niederschlag), daher herrschen Wüstensteppen und Halbwüsten, stellenweise selbst typische Wüsten. Wermutsteppen (Artemisia maritima L., A. pontica L. und A. pauciflora Web.) geben der Landschaft im westlichen Abschnitt eine unansehnlich graubraune Färbung. Die sparrig-verzweigten, im unteren Teil verholzenden Stengel liefern den „Burian", vielerorts das einzige Brennmaterial. Aestige Kräuter, mit zähem ineinander geflochtenem Gezweige werden durch die Herbststürme losgerissen; als Steppenläufer sind sie ein Spielball der Winde. So sorgt die Natur für die Samenausstreuung. In den sandigen Depressionen um den Aralsee verleihen die bereits erwähnten, eigenartigen Rutensträucher den Niederungen einen ganz eigenartigen Charakter. An erster Stelle stehen der Saxaul, der nach Osten bis in die Gobi ausstrahlt, und mehrere Tamarisken (Tamarix Pallasii Desv.) sowie mächtige, aber kurzlebende Doldenpflanzen. Die Calligonum-Arten und der Turanga (Populus euphratica Oliv.) sind aber jetzt in der Umgebung des Sees nahezu ausgerottet. Ein hochwüchsiges Steppengras, das Dyrissun (Lasiagrostis splendens Kunth) geht ebenfalls von den Ufern des Kaspi bis 3600 m ins Tibet und in die Dsungarei, zum Kuku-nor, dem Nanschan und Marco Polo-Gebirge. In den Niederungen

wechseln Salzmoore mit Röhricht und Gestrüpp.

In den im Süden und Osten anschließenden Gebirgen gibt es neben der mit der kaukasischen Fichte verwandten Picea Schrenckiana Lindl. einen kräftigen Wacholderbaum (Juniperus pseudosabina Fisch. et Mey.), der noch in einer Meereshöhe von 2500 bis 3400 m auftritt. Birken, Espen und andere mitteleuropäische Holzarten sind herrschend, sie zeigen üppiges Wachstum und steigen ungewöhnlich hoch empor. So wird der Sanddorn (Hippophaë rhamnoides L.) bis 20 m hoch und am Kuku-nor noch bei 3600 m angetroffen, in seiner Begleitung findet sich öfters Myricaria germanica (L.) Desv. Die nördlichen Ketten zeigen Alpenmatten von durchaus alpinem Charakter, doch fehlen Moore, Zwergweiden und die Dryade. In den mittleren, trockeneren Teilen des Gebirges kommt es zur Ausbildung von „Alpenprärien“ mit Festuca- und Pilagrostis-Arten. Das Edelweiß ist häufig, ebenso die graubehaarte Pulsatilla albana Stev. Noch weiter südlich und östlich herrschen „Alpensteppen“, mit trocken - staubigem Boden. Die sehr offene Vegetationsdecke besteht hauptsächlich aus Artemisia (A. frigida Willd.) und Stipa-Arten. Die Täler sind öfters nahezu vegetationslos. Je weiter wir nach Süden vordringen, desto mehr treten die arktisch- borealen Typen im Hochgebirge zurück, dafür bemerkt man eine Zunahme glazialer Anpassungen der Steppenflora.

3. Die kaukasische Provinz. Die Pflanzenwelt des Kaukasus zeigt mehrere, sehr beachtenswerte Eigentümlichkeiten. Am Ostufer des Schwarzen Meeres schaffen die Riesenmauer des kaukasischen Hochgebirges und das südliche, pontische Gebirge ein feucht-warmes Waldklima. Die jährliche Niederschlagsmenge der Küstenorte schwankt zwischen 121,8 cm (Ssuchum-Kalé) und 235,7 cm (Batum). Das Maximum der Niederschläge fällt auf den Sommer. Bei Tuapse beginnt die kolchische Waldregion, indessen westlich von diesem Ort, infolge der zu geringen Gebirgserhebung der xerophytisch-taurische Charakter der Flora noch vorwiegt. Gewaltige Waldsümpfe bedecken im Riondelta weite Strecken. Alnus glutinosa (L.) Gärtn. und die Juglandacee Pterocarya caucasica C. A. M. sind besonders häufig.

Die Hügelländer und das Mittelgebirge sind von reichhaltigen Mischwäldern bedeckt. Neben vielen mitteleuropäischen Arten tritt der Kirschlorbeer (Prunus laurocerasus L.) auf. Zwei bis sechs Meter hohe Rhododendron, das immergrüne, violettblütige Rhododendron ponticum L. und das sommergrüne, safrangelbe Blütensträuße tragende Rhododendron flavum Don. bilden öfters fast undurchdringliche Dickichte. Die Buche ist nicht unsere Art, sondern Fagus orientalis Lipsky; sie ist der japanesischen Buche Fagus Sieboldi Endl. näher verwandt als der westeuropäischen Species. In gewaltigen, öfters bis ins Geäst moosbewachsenen Exemplaren tritt sie uns entgegen. Dazu gesellen sich submediterrane Elemente, wie die Hopfenbuche (Ostrya carpinifolia Scop.), der Zürgelbaum (Celtis australis L.), die Dattelpflaume (Diospyros Lotus L.), sowie Arten, die mehr auf den Osten hinweisen (Philadelphus coronarius L.). Ferner bemerkt man auch einige kaukasische Endemismen (Carpinus duinensis Scop., Staphylea colchica Stev.). Dazu kommen zahlreiche Kletter- und Schlingpflanzen. Neben vielen mitteleuropäischen und mediterranen Arten fallen ganz besonders einige spezifische Kinder des Kaukasus auf: Hedera colchica C. Koch, Dioscorea caucasica Lipsky, Calystegia silvatica (W. K.) Choisy, und ganz besonders Vitis vinifera L., die hier ihre Heimat hat und bis in die Wipfel der Waldriesen vordringt. Die Großblätterigkeit, der Reichtum epiphytischer Farne und Moose sowie an Schlingpflanzen, das Auftreten immergrüner Arten und die überaus große Feuchtigkeit erinnern einigermaßen an subtropische Regenwälder.

Höher im Gebirge folgen düstere Bergwälder der Nordmannstanne (Abies Nordmanniana Stev.) und der orientalischen Fichte (Picea orientalis Carr.). Im Unterholz wachsen neben Heidelbeerbäumchen (Vaccinium Arctostaphyllos L.) Acer Trautvetteri Medw. und Prunus Padus L. In den Lichtungen und unmittelbar über der Waldgrenze machen sich riesenhafte Hochstaudenfluren breit, die so gewaltige Dimensionen erreichen, daß zuweilen Roß und Reiter darin verschwinden. Heracleum Mantegazzianum Som. et Lev., Mulgedium macrophyllum (Willd.) DC., Valeriana allariifolia Vahl., Campanula latifolia L., Senecio Othonae M. B., Senecio stenocephalus Boiss., Cephalaria tatarica (Gml.) Schrad., Telekia speciosa (Schreb.) Baumg. sind einige der glanzvollsten Gestalten. Die meisten dieser Pflanzen sind im Gebiet endemisch. Ueberaus üppig sind auch die an Arten sehr reichen Alpenmatten. Der Endemismus spielt noch eine größere Rolle. In noch vermehrtem Maße trifft dies aber zu für die hochalpine Felsflora, die außerordentlich viele, sehr charakteristische Lokalendemismen aufweist (Saxifraga caucasica S. et. L., Potentilla Oweriana Rupr.). Doch fehlen auch arktische (Saxifraga flagellaris Willd.) und arktisch-alpine Arten (Sibbaldia procumbens L., Trisetum flavescens [L.] Pall., Linnaea borealis L.) nicht. — Die Nordseite des Gebirges ist viel einförmiger und trockener; die Hochstaudenfluren sind verarmt (Aconitum Lycoctonum L. v. orientale Mill.) und der Wald erinnert sehr an denjenigen des submontanen Mitteleuropas. Die Föhre (Pinus silvestris L.) ist recht häufig. Im östlichen Kaukasus (Daghestan) verliert sich diese üppige Flora mehr und mehr, die Steppenvegetation dringt bis hoch ins Gebirge, der Wald ist dürftig

entwickelt, doch ist der Endemismus kaum weniger ausgeprägt.

Für den Kaukasus bezeichnend ist ferner die wenig scharfe Abstufung der Höhengrenzen. Viele Arten gehen vom Meeresniveau bis zur Baumgrenze und darüber, so z. B. die Buche (0 bis 2250 m); Rhododendron ponticum L. tritt im Tiefland als Unterholz der Buchenhochwälder auf, wird aber im Bergwald noch bei 1500 m angetroffen, Rhododendron flavum Don. sogar bis 2100 m, ebenso geht Prunus Laurocerasus L. von 0 bis 2100 m. Wie im Himalaja, aber im Gegensatz zu den Alpen, ist die Schneelinie auf der Südseite des westlichen Kaukasus (bei ca. 3050 m) etwa 600 m tiefer gelegen als auf der Nordseite (3650 m). Aehnliche Verhältnisse zeigt der Getreidebau. Der Ort der höchsten Getreidekultur (Gerste, Winterweizen) ist nach G. Radde mit 2600 m Kurusch im Daghestan. Verweisen wir endlich noch auf die besonders im Vergleich zu den Alpen ungewöhnlich späte Entwickelung (Ende Juli bis Anfang September) der subalpinen und alpinen Flora des westlichen Kaukasus.

Talysch (Gilan, Massenderan). Am Südufer der Kaspi kehren ähnliche Verhältnisse wie in der Kolchis wieder. Auch hier herrschen, im Gegensatz zu den übrigen Uferlandschaften dieses Binnenmeeres für die Vegetation sehr günstige klimatische Verhältnisse: ein subtropisches Klima mit reichlichen Niederschlägen. Lenkoran hat ein Jahresmittel von 14,7° C, Januar 2,8° C, Juli 25,7° C; jährliche Regenhöhe 1187,4 mm. So fanden auch im Talysch manche Arten der ausgehenden Tertiärzeit ein Refugium.

Hervorzuheben ist der völlige Mangel an zapfentragenden Nadelhölzern und der Rhododendren. Von den 10 Holzarten, die nur am Südkaspi vorkommen, sind 5 endemisch, die 5 übrigen gehen nur wenig über das Gebiet hinaus. Die wichtigsten Arten dieser Urwälder sind: Quercus castaneifolia C. A. M. (sonst nur noch bei Schemacha), Quercus macranthera F. et M., geht durch den Antikaukasus bis über Borshom, Gleditschia caspica Desf., die im vegetativen Zustand an Baumfarne erinnernde Albizzia Julibrissin (Willd.) Dur., die Hamamelidacee Parrotia persica C. A. M., das Eisenholz der Tataren und Melia Azederach L. von durchaus tropischer Verwandtschaft. Hier kommt auch Platanus orientalis L. wild vor. Wahre Riesen bilden die Ulmacee Zelkowa crenata (Desf.) Spach., Pterocarya caucasica C. A. M., Acer insigne Boiss. et Buhse, Rubus Raddeanus Focke, die Asclepiadacee Periploca graeca L.; die wilde Rebe und Smilax excelsa L. durchwirken Urwald und Dschungel. So trägt die Flora der Südufer der Kaspi antiken, ausgesprochen subtropischen Charakter; manche Formen weisen sogar auf Indien hin.

Südliche Hochländer. Es sind drei Hauptgebiete zu unterscheiden:

a) Das armenisch-persische Hochland. Vorherrschend ist die xerophil-rupestre Flora. Zur Ausbildung einer spezifisch alpinen Pflanzenwelt kommt es kaum. Selbst am Großen Ararat sind davon nur Spuren vorhanden; das Felsenmeer der dunklen, trachytischen Gesteine beherbergt eine fast ausschließlich xerophile Vegetation.

Noch viel trockener und dürftiger bewachsen ist der größte Teil des iranischen Hochlandes. In höheren Lagen treten als Holzpflanzen Juniperus excelsa M. B. und Pistacia mutica Fisch. et M. auf; im östlichen Teil hat Sven Hedin wochenlang absolut vegetationslose Wüsten durchwandert; diese nehmen etwa ein Drittel des Hochlandes ein. Die Steppen Irans sind meistens Strauchsteppen mit Dornbüschen: Amygdalus, Rhamnus, Lycium, Atraphaxis, Astragalus sind einige der wichtigsten Genera, Acantholimon-Arten finden sich noch bei 4000 m und bestimmen streckenweise allein den Vegetationscharakter.

b) Tibet. Es zerfällt in zwei Gebiete: Die nordtibetanische Schneeregion, nördlich von der Wasserscheide des Indus, mit außerordentlich extremem Klima, ist fast völlig vegetationslos, zum Teil mit dürftiger Wüstensteppenflora bewachsen. Der Sommer ist sehr feucht, die übrigen Jahreszeiten trocken. Bäume gibt es nicht; nur Krüppelsträucher von Hippophaë, Potentilla, Reaumuria kommen vor. Fruchtbarere Stellen sind engbegrenzt und von Grasfluren bewachsen. Auf den Gebirgen gibt es viele Polsterpflanzen und die zähe Kobresia tibetica Maxim. Die osttibetanische Waldsteppenregion zeigt bedeutend günstigere Verhältnisse, sie vermittelt den Uebergang zu den immergrünen Waldlandschaften des südchinesischen Berglandes. Die Flora ist recht bunt und reichhaltig. Fichten und Birken gehen im Kuku-nor und Nanschan bis 3000 m. Das Auftreten einer größeren Zahl von Rhododendren ist bemerkenswert, Alpengrasfluren herrschen noch zwischen 3600 bis 4000 m. Die gewaltige Insolation ersetzt nicht nur die Abnahme der Temperatur, sondern auch die Kürze des Sommers und ermöglicht den Getreidebau bis gegen 4000 m. Die Gerste wird in Leh in der zweiten Hälfte des Mai gesät und bereits im September geerntet. Die bisher bekannt gewordene höchstgehende Blütenpflanze ist Saussurea tridactyla Hook. fil., welche in Westtibet noch bei 5800 m beobachtet worden ist; sie wird etwa 15 cm hoch und ist durch eine mächtige Hülle wolliger Haare gegen Transpiration geschützt.

c) Gobi, Mongolei. Die Gobi ist keine Wüste. Die östliche Mongolei hat Regen, die im Sommer oft 2 bis 3 Tage anhalten, und im Winter auch etwas Schnee. Sie ist daher stellenweise mit Gras bewachsen, das im Sommer allerdings verdorrt, aber doch den Kamelen und Pferden der Teekarawanen

das nötige Futter gewährt. Bloß der zentrale Teil der Depression ist Wüste, der übrige Teil Steppe. Pozdneff, welcher die Gobi im Juni durchkreuzte, vergleicht sie mit den Prärien im Osten der Rocky Mountains. Von besonders bezeichnenden Pflanzentypen seien neben dem Saxaul noch erwähnt: der bis 90 cm hohe strauchartige Sulchir (Agriophyllum gobicum Bunge), eine stachelige Salsolacee, die den östlichen Teil Innerasiens bewohnt. Graugrüne Büschel bildet das stattliche, bis 2,7 m hohe Dyrisungras (Lasiagrostis splendens Kunth), auch der Chamykstrauch (Nitraria Choberi L.), dessen Beeren von Mensch und Kamel genossen werden, fehlt nicht. Die Crucifere Pugionium dolabratum Maxim. liefert grüne Früchte. Auch hier herrscht fast die gleiche Xerophytenflora von den tiefsten Stellen der Depression bis hoch ins Gebirge. Der Altai, dessen Nordseite mit seinen saftigen Wiesen, Weiden und Wäldern aus Lärchen und Arven ganz dem eurasisch-silvestren Vegetationsreiche zuzuzählen ist, trägt auf der Südseite dagegen größtenteils typischen Steppencharakter. Ganz ausgesprochenen Wüstentypus zeigen große Teile Ostturkestans. So das ungeheure Sandmeer der Akkla Makranwüste im Tarimbecken, das Sven Hedin in 11 Tagereisen auf seiner todesmutigen Expedition durchquerte, ohne eine Spur von Wasser und Leben zu finden.

6. Nordafrikanisch-indisches Vegetationsreich.

Paläoaridis.

Dieses vorwiegend aus Wüsten bestehende Vegetationsreich bildet ein Uebergangsgebiet zwischen der Holarktis und dem paläotropischen Florenreich. Es wird daher zuweilen dem ersteren, häufiger dem letzteren zugezählt. Das nordafrikanisch-indische Vegetationsreich durchzieht die ganze Breite des afrikanischen Kontinents von der südlichen Abdachung des Saharaatlas im Norden, bis etwa zu 18° n. Br. im Süden. Einzuschließen ist ferner das ganze nördliche und innere Arabien mit Mesopotamien, aber mit Ausnahme der südwestlichen und südlichen Küstenlandschaften, ferner das südliche Persien und Belutschistan südlich vom südarmenischen Randgebirge und endlich das nordwestliche Indien mit der Wüste „Sind".

Dieses gewaltige Ländergebiet deckt sich annähernd mit dem Verbreitungsareal einiger paläotropischer Elemente, die gleichzeitig als Leit- und Charakterpflanzen dieser Wüstenregion auftreten, nämlich mit denjenigen der Dattelpalme, und einiger Gummiakazien (Acacia Seyal Del., A. tortilis Hayne); da südlich von 25° N. die Zahl paläotropischer Florenbestandteile ziemlich ansehnlich ist, so wurde auf Grund dieser beiden Tatsachen das nordafrikanisch-indische Vegetationsreich von verschiedenen Autoren der Paläotropis zugewiesen. Andererseits muß aber betont werden, daß in dessen nördlichen Abschnitten die Zahl mediterraner und orientalischer (Alhagi, Anabasis, Calligonum, Tamarix) Arten sehr groß ist. Die Gesamtartenzahl ist naturgemäß unbedeutend. Für die ganze Sahara gibt J. Massart nur 1000 Species an. Die Hauptmasse der Flora besteht übrigens aus Endemismen von oft sehr ausgeprägter Eigenart, zum Teil aus Arten von stärkster systematischer Isolierung. Ganz besonders ist aber auch noch auf die vielfachen gemeinsamen Züge zwischen dem Centrasiaticum und der nordafrikanisch-indischen Wüstenflora hinzuweisen, die in Syrien, Persien, Belutschistan eine einigermaßen befriedigende Abgrenzung kaum gestatten. Schon aus diesem Grunde scheint es mir zweckmäßiger, das nordafrikanisch-indische Wüstengebiet auch noch der Holarktis anzugliedern.

Klimatisch schließt sich dieses Vegetationsreich durch seinen ausgesprochen kontinentalen Charakter und seine Regenarmut dem Centrasiaticum an, immerhin mit dem Unterschied, daß einerseits, mit Ausnahme großer Teile Tibets, die jährlichen Niederschlagsmengen eher noch niedriger sind und andererseits die winterliche Kälteperiode kaum in Betracht kommt. Die jährliche Ruheperiode ist für die Wüstenpflanze wenigstens ebensolang als für die Steppenflora. Zu Ungunsten der Wüstenflora fällt aber noch sehr stark ins Gewicht, daß die spärlichen Regen außerordentlich unregelmäßig fallen, so daß die Ruhezeit zuweilen eine ganz abnorme Verlängerung erfährt, ja selbst mehrere Jahre andauern kann.

Temperaturen. Das Wüstengebiet hat ein subtropisches Klima. Das Jahresmittel der Sahara schwankt zwischen 20 und 24° C, das Januarmittel zwischen 8 und 12° C. In einem großen Teil der Sahara erreicht das Julimittel 36° C und mehr. Die mittleren Extreme sind groß, sie betragen für Ghardaïa (32° 35′ N.) 47,3° C und 0,1° C und für In-Salah (27° 17′ N.) 49,9 und —1,4° C. Absolute Extreme sind: Ouargla 51° und —5° C, El Golea 49,2 und —4,7° C und für In-Salah 52° und —3,4° C. Die absoluten Extreme im Schatten schwanken zwischen 52,4° bis —7,5° C. Bodentemperaturen wurden dagegen bis über 70° C beobachtet. Die täglichen Schwankungen der Lufttemperatur können 30° C überschreiten, in Innerarabien nach Nohlde sogar 35° C erreichen. Die geringste Temperaturamplitude hat der Winter (In-Salah, im Mittel 14,3° C), die höchste der Sommer (In-Salah 19,5° C). Bei der starken nächtlichen Ausstrahlung kühlt sich der Boden so stark ab, daß das Gestein mit lautem Knall springt.

Feuchtigkeit. Der Nordrand der Sahara

hat eine mittlere jährliche Regenhöhe von etwa 17,5 cm, lokal werden selbst 50 cm und mehr erreicht. Weiter im Süden fällt dieselbe auf 10 bis 7 cm. Der nördliche Teil, insbesondere Tripolitanien bis Unterägypten, fällt noch in das Gebiet der mediterranen Winterregen, die Südgrenze der Sahara gegen den Sudan wird bestimmt durch die Nordgrenze der tropischen Regengüsse (Zenithregen). Nach J. Hann liegt dieselbe nördlich von Timbuktu bei 18 bis 20° N. und verläuft weiter über In-Ouzel nach In-Azaoua (21° N.). Monate-, ja jahrelang kann der Regen aussetzen, um dann plötzlich mit unerhörter Kraft niederzugehen.

Diesen spärlichen Niederschlägen entsprechend ist auch die Luftfeuchtigkeit sehr gering. Sie beträgt in El Golea 37% (Min. 14%), Ghardaïa 34%. J. Massart fand zwischen Tougourt und Ouargla (32° 30′ N.) am 18. Mai 1898 morgens 5 Uhr, 18% relative Luftfeuchtigkeit, 10 Uhr 30 Minuten noch 7%, 1 Uhr 30 Minuten aber nur 4% und zwischen 2 Uhr 45 Minuten bis 4 Uhr 10 Minuten nur 3%, um 6 Uhr wieder 6%; am 23. Mai mittags sogar nur 2%. „Die Lippen springen auf, die Nägel zerbrechen wie Glas, die Tinte trocknet an der Feder.“

Insolation, Winde, Bodenbeschaffenheit. Die Insolation ist zwar durch die staubreiche Atmosphäre geschwächt, aber ihre lange Dauer ersetzt diesen Verlust, denn die Bewölkung ist sehr gering (C. Schröter). Diese ungünstigen Lebensbedingungen werden verstärkt durch die ständigen Winde, welche die Verdunstungsgefahr noch vermehren. Die Wüste ist ein Sturmgebiet. Der Wüstensturm bedroht die Pflanze mit Schleifwirkung und Entwurzelung. Die Verdunstungsgröße übertrifft nicht selten den 50-fachen Betrag der Regenhöhe. Auch die Bodenverhältnisse sind nichts weniger als günstig. Humusboden fehlt der Wüste fast ganz, Salzboden dagegen ist sehr verbreitet. Die dürftige Flora gliedert sich hauptsächlich nach der Bodenbeschaffenheit. Felswüste oder Hammada sind ausgedehnte Felsplateaus mit anstehendem Gestein und eckigem Trümmerschutt. Mit Kieswüste, Reg oder Serir, bezeichnet man Gebiete, die mit zahllosen, rundlichen, windgeschliffenen Kieseln bedeckt sind; Erg sind die schwer zu durchwandernden kahlen Sanddünen. Auch feintoniger, salzgeschwängerter Boden ausgetrockneter Salzseen (Sebkas) kommt vor.

Als Wüsten bezeichnet man klimatisch bedingte, exzessive Trockengebiete, die entweder ganz vegetationslos (absolute Wüsten) oder von vereinzelten xerophytischen Stauden und Sträuchern besiedelt sind, so daß der nackte Boden weit vorherrscht (C. Schröter). Durch Regen oder Nebel kann aus dem scheinbar nackten Boden dichtere Vegetation vorübergehend hervorbrechen (temporäre Wüsten). F. Foureau schildert das Erwachen einer ephemeren Wüstenflora als Folge eines reichlichen Gewitterregens: „wie durch ein Zauberwort verwandelt sich die trostlose Wüste in ein irdisches Paradies. Zwei Stunden genügen, um das Bild vollständig zu verändern. All die unzähligen kleinen Samen keimen unter der Einwirkung des Regens sofort, sprießen empor, bilden neue Samen und sterben wieder ab. Aber dieses kurze Leben genügt, um wieder neue Samen auszustreuen, die im Sande liegen bleiben. Wenn nach mehreren Jahren wieder einer jener seltenen Regengüsse fällt, dann wird wiederum neues, ebenso vergängliches Leben in der Wüste entstehen.“

Durch Bewässerungsanlagen, das Auftreten von Quellen (Oasen), oder durch die Nähe von Grundwasser (Oasen, Oued, Wadi oder Trockentäler) kann der Wüstencharakter lokal gemildert oder aufgehoben werden. Solche Gebiete sind besonders für die Randteile der Wüste bezeichnend, kommen aber auch noch in den zentralen Abschnitten der ariden Region vor. Depressionen mit leicht erreichbarem Grundwasser, aber ohne Kulturmöglichkeit, werden in der Sahara als Dayas bezeichnet. Diese Dayas, die gelegentlich auch Wasser führen, sind die einzigen Standorte der wenigen Wüstenbäume, welche mit ihren tiefgehenden Wurzeln die verborgenen Wasserschätze aufsuchen. An solche Stellen gebunden sind mehrere Tamarisken, die Dattelpalme, die Gummiakazien; die heterophylle Euphratpappel (Populus euphratica Oliv.) kommt auch noch an einigen vereinzelten Stellen der Sahara vor, der „Betoun“ (Pistracia Terebinthus L. v. atlantica Desf.) am Nordrand der Sahara. Eine ähnliche Rolle hat P. mutica Fisch. et Mey. in Mesopotamien. Im nördlichen Grenzgebiet der Wüste folgt auch der Oleander (Nerium Oleander L.) den Wadis. Der südmarokkanische Argan (Argana sideroxylon R. et S.) und Rhus oxyacanthoides Dum. weisen auf tropische Verwandtschaft hin. Aus dem Sudan haben sich nach der Sahara verbreitet: Die Dumpalme (Hyphaene thebaica [L.] Mart.), der Suak (Salvadora persica L.) und der Oschar (Calotropis procera (Willd.) R. Br.), eine Asclepiadacee, deren Verbreitungsareal über die Nilländer bis nach Arabien reicht. Eine vorsintflutliche Gestalt ist Anabasis aretioides Coss. et Moq., eine Riesenpolster bildende Chenopodiacee der nördlichen Sahara. Der Choufleur der Kolonisten ist ein imbrikatlaubiges Vollkugelpolster; er bildet feste, harte Halbkugeln von 1,20 m Durchmesser und 50 bis 60 cm Höhe und bedeckt in offenen Assoziationen weite Strecken der Kieswüsten. Auffallend ist, daß Polsterpflanzen sonst der Sahara fehlen, ebenso kaktoide Stammsukkulenten.

Die Vegetationsfeindlichkeit der Wüste ist eine direkte Folge ihrer Wasserarmut; bei zunehmender Bodenfeuchtigkeit verliert die Wüste rasch ihren spezifischen Charakter. Ent-

scheidend ist ferner der bedeutende Ueberschuß der Verdunstung über den Niederschlag (Mac Dougal). So erhält die Wüstenflora den Stempel einer ausgesprochenen Kampfesflora. Bei klimatisch gesteigerter Trockenheit geht die Steppe in die Wüste über, und damit ist auch gesagt, daß Steppen- und Wüstenpflanzen prinzipiell diegleichen Anpassungen zeigen, nur haben dieselben bei der letzten Kategorie vielfach noch eine Steigerung erfahren. Groß ist die Zahl der Therophyten und der Arten mit unterirdischen Speicherorganen, welche die Trockenperiode im latenten Zustande der Trockenstarre überdauern, und bei vorübergehender Anfeuchtung des Bodens eine ephemere Regenflora hervorbringen. Auch Flechten und Moose besitzen in hohem Grade die Fähigkeit der Trockenstarre, so beispielsweise die Mannaflechte (Lecanora esculenta [Pall.] Spr.). C. Schröter bezeichnet diese vorübergehenden Kinder des Regenfrühlings sehr treffend als „Feiglinge", welche vor der Trockenzeit die Waffen strecken.

Die meisten Wüstenpflanzen aber nehmen den Kampf mit der Trockenheit auf. Die Xerophyten der Wüste lassen je nach ihren Einrichtungen für Trockenheitsschutz vier Kategorien unterscheiden:

1. Gesteigerte Wasseraufnahme. Es bestehen Vorrichtungen für eine gesteigerte Aufnahme der spärlichen zur Verfügung stehenden Wassermengen. Bei Aristida pungens Desf., dem typischen Gras der Sandwüste, erreichen die Wurzeln eine Länge von 20 m. H. Fitting hat neuerdings gezeigt, daß bei der Wasserversorgung aus wasserarmen Böden die Anhäufung osmotisch wirksamer Stoffe, die sehr hohe Saugkräfte entwickeln, entscheidend ist. So können die Pflanzen auch noch Spuren von Feuchtigkeit ausnützen. Viele Wüsten- und Steppenpflanzen, die keine äußerlichen Anpassungen an Trockenheit aufweisen und deren anatomischer Bau auch nicht auf Wassermangel schließen läßt, sind auf diese Weise instand gesetzt, der Trockenheit zu widerstehen. Es sei erinnert an Peganum Harmala L., Zizyphus Lotus L., Capparis spinosa L. Von 46 untersuchten Formen entfalteten die Hälfte einen Druck von 37 Atmosphären, bei 35% war er 53 Atmosphären groß und bei 21% stieg er sogar auf 100 Atmosphären. Sandpflanzen zeigten niedrigere, Felspflanzen höhere Werte. Dazu kommt, daß viele Wüstenpflanzen ihren osmotischen Druck je nach dem Standort zu regulieren vermögen.

2. Sukkulenz, die Wasserspeicherung in oberirdischen Organen ist bei den Saharapflanzen auffallenderweise gar nicht vertreten.

3. Herabsetzung der Verdunstung: durch Kantenstellung der Blätter (Capparis), Selbstbeschattung durch Zusammenballung zur Kugelform während der Trockenperiode (echte Jerichorose, Anastatica hierochuntica L.), durch Abwerfen der Blätter (sogenannte trockenkahle Pflanzen; Zilla macroptera Coss., Zizyphus), durch Mikrophyllie (so z. B. die cupressoiden Schuppenblätter der Tamarisken, ferner Capparis aphylla Rth.), durch Rollblätter (Aristida pungens Desf.), durch Verkümmerung der Blätter und Uebertragung der Assimilationstätigkeit auf den Stengel [Rutenform] (Retama Retam Spach, Calligonum comosum L. (Poylgon.), Randonia africana Coss. (Resed.), Zilla macroptera Coss. et Dur., eine Crucifere mit gleichzeitiger Ausbildung der Aeste zu Dornzweigen; ferner Deverra scoparia Coss. et Dur. (Umbell.). Dazu kommen eine Reihe anatomischer Einrichtungen zur Herabsetzung der Verdunstung, wie: derbe Oberhaut mit dicker Cuticula (sogenannte Sklerophyllie; sie ist in der Sahara nicht häufig, ferner Wachsüberzüge, filzige Bekleidung der Blattflächen (Trichophyllie, sehr verbreitet), verborgene Lage und Schutzvorrichtungen des Spaltöffnungsapparates.

4. Starke Ausbildung des mechanischen Systems. Endlich sei auf die starke Ausbildung des mechanischen Systems in Stengel und Blatt verwiesen; vielfach führt diese zur Dornbildung als relativem Schutz gegen Tierfraß. Gegen diesen schützt auch das Vorhandensein unangenehm riechender Substanzen, von Bitterstoffen oder Giften. Bitter schmecken die Retama und die Coloquinte (Citrullus Colocynthus Sm.), eine Bodenliane aus der Familie der Cucurbitaceen, sie geht vom Orient durch Nordafrika nach dem Fezzan, wo sie noch häufig ist. Peganum Harmala L. ist giftig und riecht unangenehm.

Für das nordafrikanisch-indische Vegetationsreich ist die große Zahl von Halophyten bezeichnend, sie vermögen zum Teil selbst aus trockenen, salzarmen Böden Salz in größerer Menge zu entreißen, so z. B. Traganum nudatum Del. (Salsol.), Limoniastrum Guyonianum Coss. et Dur. (Plumbag.), Reaumuria vermiculata L. (Ficoïdee), Anabasis articulata Moq. Andere wieder, wie Limoniastrum Féei Batt. nehmen nur wenig Kochsalz auf. Auch die Dattelpalme bleibt auf salzreichem Boden ganz salzfrei. Die Salzaufnahme muß also entweder vom Transpirationsstrom unabhängig, eine spezifische Eigentümlichkeit spezieller Pflanzen sein, oder aber ist die Erscheinung vielleicht auch darauf zurückzuführen, daß die Wurzeln der letzteren Arten so tief gehen, daß sie in nicht mehr salzführenden Erdschichten endigen. Bei der Verbreitung der Wüstenpflanzen spielen Anemochorie und Hygrochasie (Asteriscus pygmaeus Coss. et Dur.) eine wichtige Rolle.

Hygrophile Vergesellschaftungen gibt es selbst in der Wüste. Sie sind an Quellen, Salzseen, Flußläufe gebunden. G. Schweinfurth beobachtete in der ägyptischen Wüste Chara foetida A. Br., Nitella, Ruppia, Zanichellia, Potamogetonen. Um die Quellen findet man Dickichte von Typha und Juncus. An den Natronseen bildet Typha latifolia L. einen Ufersaum. Die beiden großen Flüsse Mesopotamiens begleiten Auenwälder von Populus euphratica Oliv., Salix acmophylla Boiss. und S. alba L., und Hochgrasfluren der Savannenpflanze Imperata cylindrica (L.), Beauv., die auch in Aegypten oft weite Strecken bedeckt. Im Silberglanz ihrer Rispen täuscht sie von Ferne Wasserflächen vor. Im Irak Arabi bedecken riesige Sümpfe von Schilf und Typha große Strecken, die

jedes Frühjahr unter Wasser gesetzt werden.

Man unterscheidet innerhalb des nordafrikanisch-indischen Vegetationsreiches drei Provinzen, nämlich:

a) Die Sahara. Sie reicht vom atlantischen Ozean bis zum westlichen Rand des Niltales. Für diese Provinz bezeichnend ist die relativ große Zahl an paläotropischen Elementen. Von Norden her sind aber zahlreiche mediterrane Arten oder von mediterranen Typen abzuleitende Species in die Wüste hineingeflutet; das gilt ganz besonders für die Halbwüsten längs des Nordrandes der Sahara. Daneben lassen sich aber auch östliche Einstrahlungen nachweisen. Auf der Ebene von Bagdad, südöstlich von der Oase Figuig fanden wir eine neue afrikanische Varietät der Euphorbia Dracunculoides Lam., einer indisch-arabischen Art. Von L. Diels und mir wurde in der Kieswüste bei Colomb Béchar ein neuer Convolvulus (Convolvulus Trabutianus Schweinf. u. Muscheler) entdeckt, nächst verwandt mit Convolvulus spinosus Burm. aus Persien; er bildet ähnlich Zilla einen halbkugeligen Dornbusch. Es sei ferner an Calligonum und Anabasis aphylla erinnert. Nitraria retusa (Forsk.) Aschers. wird im Osten durch Nitraria Schoberi L. ersetzt. Die Acacia tortilis Hayne tritt zum erstenmal (Nordgrenze 28° 20′ N.) im Wüstenplateau der zentralen Sahara südlich von Tugurt auf, aber selbst hier finden sich neben der paläotropischen Asclepiadacee Calotropis procera Dryand (Nordgrenze 26° 30′ N.) noch mediterrane Typen. Nerium Oleander L. und Ampelodesmos tenax (Vahl) Link. Auch die Flora der Hochländer von Tibesti, Ahaggar, Fesan in der zentralen Sahara hat noch viele Arten, die auch dem Wüstengebiet Algeriens angehören. Erst in Azaoua bei 20° 49′ N. treten Acacia arabica Willd., Salvadora persica L., Cocculus Leaeba DC. und Capparis decidua (Forsk.) Pax. auf. Vor allem wichtig ist aber das Vorkommen von Hyphaene thebaica Mart. und Acacia arabica Willd. bei 19° 43′ N. Mit dem Eintritt in die Ebene von Bornu sind wir entschieden bereits in einem anderen Florengebiet. Während gegen das Niltal die Wüste wie abgeschnitten ist, läßt sich vom Sudan gegen den Wendekreis ein ganz allmähliches Ausklingen des tropischen Urwaldes und der Savannenlandschaften durch Steppenbildungen zu Halbwüsten und schließlich zur reinen, fast pflanzenlosen Wüste feststellen.

b) Die ägyptisch-arabische Wüste In Mesopotamien und Nordarabien sind die Temperaturextreme größer als in der nördlichen Sahara, doch sind in den nördlichen Abschnitten die Niederschläge im Winter und Frühjahr viel reichlicher. Dies hat zur Folge, daß in diesen Strichen die Vegetation reicher ist und daher Steppen auftreten. Die Wüste beginnt vielmehr erst südlich von Ana am Euphrat und Tekrit am Tigris. In Bagdad kam es vor, daß im Verlauf von 20 Monaten nur vier kurze Gewitterregen fielen. Kies- und Sandwüste Mesopotamiens decken sich, sogar in den Species, mit den entsprechenden Bildungen am Nordrand der algerischen Sahara. Aus dem mesopotamischen Steppengebiet erhebt sich der aus Kalk bestehende Dschebel Abd el Asis; er beherbergt eine Strauchvegetation, die einerseits an die kurdischen Vorberge, andererseits an die Gebirge bei Palmyra in der „Syrischen Wüste“ erinnert. Die wichtigsten Arten sind Prunus orientalis (Mill.) Köhne mit beiderseitig schneeweißfilzigen Blättern, der kahle dornige Prunus microcarpa C. A. Mey. und Crataegus Azarolus L. Beachtenswert ist das Auftreten von Triticum Thaoudar Reut., einer wilden Form aus der Verwandtschaft des einkörnigen Weizens. Zu der Dattelpalme gesellt sich in den Oasen auch noch die Palmyrapalme (Borassus flabelliformis L.), eine gigantische Fächerpalme, die von Senegambien durch die tropischen Savannen Afrikas bis nach Ceylon und Vorderindien verbreitet ist, in Syrien aber ihren Nordpunkt erreicht.

c) Die südpersisch-sindische Provinz. Sie schließt sich sehr eng der Flora Irans und der zentralasiatischen Wüsten an.

Wie jeder Wüstenregion, so fällt auch dem nordafrikanisch-indischen Vegetationsreich florengeschichtlich eine doppelte Mission zu: einerseits ist sie Wanderungshindernis und Grenzscheide zweier Florenreiche, die gewissermaßen nur schüchtern vereinzelte Vortruppen in den vegetationsfeindlichen Raum entsenden, andererseits bilden diese ariden Regionen für die Pflanzenwelt eine harte Schule, in der unter dem Druck exzessiver Lebensbedingungen neue Gestalten entstehen. Wüsten sind daher Florenbildungsherde oder letzte Refugien altertümlicher Formen, die anderswo im Konkurrenzkampf mit lebenskräftigeren Arten zugrunde gegangen sind. Neben Neoendemismen besitzt unser Gebiet auch eine Reihe endemischer Gattungen von oft recht isolierter Stellung. Sie verleihen der Saharaflora ein antikes Gepräge.

7. Ostasiatisches Vegetationsreich.

Chinesisch-japanisches Gebiet, Oriasiaticum, Ostasiatische Ländergruppe. Extratropisch-ostasiatisches Gebiet (zum Teil nach A. Engler). Temperiertes Ostasien.

Das ostasiatische Vegetationsreich grenzt

im Norden an die sibirische Provinz des eurasischen Waldgebietes, im Westen an das Centrasiaticum und im Süden an die nordöstlichen Teile des paläotropischen Florenreiches. Die Südgrenze verläuft etwas nördlich von Canton und Hongkong. Das Orasiaticum umfaßt mithin Japan, die südliche Mandschurei mit Korea, Ost- und Zentralchina. Auch das Innere von Yünnan und Birma, sowie der östliche Himalaja sind floristisch Ostasien zuzuzählen.

Klimatisch erinnert das Gebiet einigermaßen an die Mediterraneis und zwar mehr an deren atlantischen Teil. Es hat aber den Vorzug bedeutend ausgiebigerer Niederschläge. Nur in Charbin (48,4 cm) und Tientsin (48,7 cm) fällt die jährliche Regenhöhe unter 50 cm. In Nordchina, der Mandschurei und auf Yezo liegt sie zwischen 53 und 100 cm, meistens wird jedoch 120 bis 160 cm erreicht, ja vielfach überschritten. Als Maximalwerte seien Kanazava (Japan) mit 253,2 cm und Kochi mit sogar 283,1 cm hervorgehoben. Ostasien hat ebenfalls seine Regen- und Trockenzeiten, doch auch in dieser Hinsicht liegen die Verhältnisse viel günstiger als im Mittelmeergebiet, in dem die Regenzeit auf den Sommer fällt.

Thermisch ist der Winter im Süden und auf den japanischen Inseln noch sehr mild, im nördlicheren Binnenlandabschnitt aber bereits rauh und frostreich.

Der Winter Japans ist schneereich. Acht Monate sind sicher frostfrei. Der Frühling beginnt schon Ende Januar.

Ein großer Nachteil ist die Bespülung der nördlichen Küsten durch die kalten Oja- und Limanströmungen, welche durch die Beringsstraße an die Ostküste Japans, bezw. aus dem ochotskischen Meere ins japanische Meer nach Süden triften, so daß der Hafen von Wladiwostok, in der Breitenlage von Neapel gelegen, im Winter 3 bis 4 Monate zugefroren ist (Januarmittel —15°C). Selbst Port-Arthur (Breite von Palermo) hat noch einen sehr harten Winter, wogegen Japan unter derselben Breitenlage eine wesentliche Milderung der Winterkälte und reichlichere Niederschläge aufweist. Für Nordwest-Nippon kommt noch die weniger scharf ausgesprochene Periodizität derselben hinzu. „Der Regenfall hat hier zumeist zwei Maxima, ein Frühsommermaximum und ein Herbstmaximum; von Mitte Juli an und im August lassen die Regen etwas nach.“ Der Himmel bleibt dann völlig mit Wolken bedeckt und mehr oder weniger Regen fällt jeden Tag. Und O. Drude sagt: „Man kann die Reihenfolge der ostasiatischen Vegetationsregionen vielleicht durch den Vergleich der Landstriche von Großbritannien südwärts über Spanien nach der atlantischen Flora veranschaulichen, nur mit dem Unterschiede, daß hier ein viel reicheres Florengebiet südwärts Anschluß hat als dort.“

Ein weiterer Vorzug, der sich besonders in der Florengeschichte geltend machen mußte, ist der vorherrschend nordsüdliche Verlauf der wichtigsten Gebirgssysteme. So wurde in dieser Richtung dem Austausch der Floren kein ernstliches Hindernis entgegengestellt. Paläotropische Florenbestandteile konnten, besser als anderswo, wo Wüsten und Hochländer ihrer Ausbreitung hindernd entgegentraten, durch das subtropische Klima begünstigt, weit nach Norden vorstoßen. Aber auch nordische Elemente vermochten, wenigstens in den Gebirgen, erfolgreich nach Süden zu wandern. Keine Eiszeit hat, wie in Europa, die Kontinuität mit der Tertiärflora ernstlich gestört. Einzig die höheren Gebirge von Nippon und Nordkorea hatten kleine isolierte Eiszentren entwickelt, doch kam denselben kaum eine florengeschichtliche größere Bedeutung zu.

Diese erdgeschichtlichen Momente, verbunden mit den sehr günstigen klimatischen Verhältnissen bedingen im Oriasiaticum eine ungewöhnlich reiche Pflanzenwelt. Es ist ein ausgezeichnetes Uebergangsgebiet, mit vielen alten Typen, vor allem aber mit einer außerordentlich reichen Waldflora. Während in den nördlichen Teilen boreale, subarktische und arktisch-nivale Elemente vorherrschen, kommt in den südlichen Abschnitten das subtropische Element immer mehr zur Geltung.

Nach Asa Gray zeigt die Flora Japans merkwürdigerweise eine viel nähere Verwandtschaft mit derjenigen des atlantischen als mit der des pazifischen Nordamerika (vgl. den folgenden Artikel „Genetische Pflanzengeographie“). Im reichen Mischwald Japans sind 66 Gattungen von Holzpflanzen mit 188 Arten vertreten; ebenso viele Gattungen, aber nur 155 Arten hat das atlantische Nordamerika, indessen die Wälder der pazifischen Union kaum halb so viele Gattungen und Arten zählen, und Europas Wälder noch wesentlich einförmiger sind.

Horizontal lassen sich drei Vegetationszonen unterscheiden: a) Die subtropische Zone mit immergrünen Eichen, Myrtaceen, und Lauraceen, umfaßt den größten Teil Südchinas, nördlich etwa bis Shanghai, wie auch das südliche Nippon; b) die warme gemäßigte Zone sommergrüner Wälder, mit Nordchina, dem größten Teil Koreas und Nordnippon; c) die kalte gemäßigte oder Coniferenzone in der nördlichen Mandschurei, Nordkorea und auf Jesso.

Das ostasiatische Vegetationsreich wird in sieben Provinzen gegliedert, davon entfallen vier auf das Festland und drei auf die vorgelagerte Inselwelt.

A) Auf dem Kontinent.

1. Die südchinesische Provinz. Sie ist ursprünglich in ihren feuchteren Gebieten durch einen überaus artenreichen, subtropischen Regenwald ausgezeichnet gewesen. Infolge der intensiven Kultur ist derselbe allerdings vielfach auf die abgelegenen Berglandschaften zurückgedrängt. Er zeigt enge Beziehungen zum malesischen Vegetationsreich. Der nach Norden allmählich abnehmende Niederschlag und die rauheren

Winter setzen einem Vertreter des Regenwaldtypus nach dem anderen eine nicht zu überschreitende Nordgrenze, so daß die sommergrünen Arten immer mehr an Boden gewinnen. Wichtige Charakterpflanzen dieser Vegetationsprovinz sind: Der Oelfirnisbaum (Rhus vernicifera DC.), der den feinen chinesischen Lack liefert, und der Wachsbaum (Stillingia sebifera Willd.), eine Euphorbiacee. Aralia papyrifera Hook. hat glänzende, handförmig geteilte Blätter. Panax Ginseng C. A. Mey., auch eine Araliacee, steht bei den Chinesen als Heilpflanze in hohem Ansehen und wird von Schmidt noch am Suifunfluß bei Wladiwostok wild angegeben. Ausgezeichnete Bastfasern liefern die Nesselgewächse Boehmeria tenacissima (Roxb.) Gaud. und B. nivea (L.) Gaud. Nahezu bis zur Nordgrenze wächst der Kampferbaum (Camphora officinalis N. v. E.) wild, noch nördlicher sieht man ihn in Kultur. Auch sommergrüne Lauraceen fehlen nicht (Lindera). Eine verbreitete Charaktergattung ist die Ternstroemiacee Eurya, so besonders E. chinensis Brown und E. japonica Thunb. Selbst Palmen kommen vor. Die stattliche Trachycarpus excelsa (Thunb.) Wendl. erreicht im oberen Hantal ihre Nordgrenze; T. Fortunei (Hook) Wendl. gehört Japan an.

Doch auch einige eigenartige Nadelhölzer spielen in der südchinesischen Landschaft eine wichtige Rolle, wie die nur etwa 6 m hohe Thuja (Biota) orientalis L., ferner die Gattung Cephalotaxus mit vier Arten in China und Japan. Das monotypische Genus Cunninghamia (C. sinensis R. Br.) ist im südlichen China und in Cochinchina heimisch, ganz besonders aber der Gingko (G. biloba L.) mit seinen fächerförmigen, derben, im Herbst abfallenden Blättern. Er fehlt wohl in keinem chinesisch-japanischen Tempelhain. Die Gattung Glyptostrobus ist auch in China heimisch. Wegen ihrer Bevorzugung sumpfiger Orte wird sie als „Thentsong“ (=Wasserfichte) bezeichnet. Stattlich ist auch die Zahl immergrüner Eichen und Magnoliaceen. — Der ostasiatische Regenwald erstreckt sich von den Hängen des östlichen Himalaja über das südliche und mittlere China nach Formosa und Südnippon. Neben der Großblättrigkeit fällt der Reichtum an Lianen (Wistaria chinensis DC.) und Epiphyten, unter denen Farne und Orchideen besonders hervorzuheben sind, auf.

An trockenen Stellen bedecken immergrüne Hartlaubgebüsche nach Art der mediterranen Macchien weite Strecken. Doch es sind ganz andere Arten, vielfach sogar andere Genera. Durch die fortschreitende Entwaldung gewinnt diese „Maquisformation“ immer mehr an Boden. Aus derselben ragen einzelne Bäume empor. Nach Richthofen steht mit der Entwaldung auch das Vordringen östlicher Steppenelemente im Zusammenhang. Unter den Ternstroemiaceen ist die Gattung Camellia mit ca. 15 strauchigen Arten vertreten, C. japonica L. wird auch noch in Südjapan angetroffen. Nah verwandt ist die Gattung Thea, doch ist der für Chinas Nationalreichtum so wichtige Teestrauch (Thea sinensis L.) höchst wahrscheinlich daselbst nicht ursprünglich. Er findet sich wild im Innern der südchinesischen Insel Hainan. Manche Autoren verlegen seine eigentliche Heimat in das östliche assamische Grenzgebiet, von wo derselbe im Jahre 810 n. Chr. als Kulturpflanze nach Ostasien gelangte. Erwähnt seien noch die bei uns öfters als Zierpflanze gehaltene Aucuba chinensis Benth., ferner Evonymus chinensis Lindl. und E. alata Rupr., deren Aeste Korkleisten tragen, sowie zahlreiche Bambusen. Syringa sempervirens Franchet ist ein immergrüner Strauch Yün-nans.

2. Die Yün-nan-Szetschwan-Bergland- und Gebirgsprovinz. Sie umfaßt die südwestlichen Provinzen Chinas und geht bis in die nördlichen Grenzgebiete von Cochinchina, von Birma und dem östlichen Himalaja. Diese Länder sind erst im Erschließen begriffen. Ihr ungeahnter Reichtum an Endemismen, von zum Teil sehr isolierter Stellung, andererseits aber auch das Vorhandensein von zahlreichen Arten aus Gattungen, die in den mehr nördlichen Abschnitten der Holarktis nur durch eine oder wenige weitverbreitete Species vertreten sind, gibt diesem Gebiet als wichtigem Florenbildungsherd eine große Bedeutung. Mit Nachdruck hat L. Diels darauf hingewiesen, daß in den Wäldern und in den Gebirgsfloren des Innern von China eine hochbedeutsame Anhäufung von allgemein borealen Zügen zu erkennen ist. Beziehungen sowohl zu Nordamerika, Nordasien wie auch zu Europa sind nicht zu verkennen. Die Nordgrenze bildet der Tsin-ling-schan, die Grenzscheide zwischen der üppigen Vegetation von Sze-tschwans und der zur Mongolei gehörenden Steppen des mittleren Hoanghotales. Seit langem hat sich hier die Vegetation ohne erhebliche Störung entwickeln können.

L. Diels charakterisiert treffend diesen Erdenraum, wenn er sagt: „Breiter als irgendwo auf der Erde berühren sich tropische und gemäßigte Lagen. Hohe Feuchtigkeit trägt der Monsum bis zu den innersten Grenzen der Gebirge. In Osttibet legen sich die Ketten nicht wie ein Riegel vor die Leben spendenden Luftströme, wie am Himalaja. Durch zahlreiche Pforten ergießt sich der milde Hauch in die Gebirgswelt. Feine Tönung des Klimas vereint sich

mit der tausendfältigen Gliederung des Geländes, der Höhe, dem Wechsel der Böden. Dies alles macht das Gebiet geeignet, aus der tropischen Fülle die nordische Flora auszulesen, die heute die (nördliche) Halbkugel beherrscht, da konnten sich laubwerfende Bäume bilden, da wurden Spezies erzeugt, die dem rauhen Klima Tibets gewachsen waren, die zum trockneren Himalaja wanderten, welche die Steppen weiter westlich besiedeln konnten. Osttibet nebst Westchina erscheint als ein in seiner Fernwirkung vielleicht unerreichtes Land. Wenn es auch nicht gerade die Stammflora jener Vegetation enthält, die heute die Holarktis bewohnt, so hat es jedenfalls von ihrem Bestande noch die treueste Kunde bewahrt."

Nach David soll die Baumgrenze stellenweise erst zwischen 3000 und 3500 m erreicht werden. Fünf Nadelhölzer bilden die herrschenden Waldbäume. Alnus setchuanensis geht bis 2000 m. Die feuchten Wälder sind sehr reich an Rhododendron, die zum Teil epiphytisch wachsen. In tieferen Lagen treten Magnoliaceen, Lauraceen, Eichen mehr und mehr in den Vordergrund. Bambusen gehen mit Rhus, Corylus, Rosa noch bis 3100 m. Nach Delavay, Forbes und Hemsley wissen wir, daß wenigstens 40% der Flora Yün-nans endemisch sind. Von den 20 Primeln sind 16 neu, ebenso von 16 Gentianen 10. Von den 141 Ranunculaceen Chinas sind 49 nur von Yün-nan bekannt; sogar neue Familien wurden hier noch entdeckt. Viele boreale Arten erreichen in diesen Ländern ihre höchste Entfaltung, sowohl nach Artzahl, wie nach der Ausbildung der einzelnen Typen, so z. B. Polygonatum, Lilium, Delphinium, Epimedium, Berberis, Saxifraga, Rhododendron, Primula, Gentiana, Senecio.

3. Die nordchinesische Provinz. Sie ist wiederum ein Gebiet laubabwerfender Sommerwälder. Die Artzahl ist noch recht groß, doch gegenüber dem Süden entschieden im Rückgang. Die paläotropischen Elemente treten immer mehr zurück, der Uebergang ist aber ein ganz allmählicher. Auch die Epiphyten und Lianen verlieren mehr und mehr an Bedeutung. Immerhin sind die Wälder noch erheblich reicher an Arten, als dies in Europa der Fall ist. Neben Gattungen, welche auch bei uns vorkommen, wie Acer, Alnus, Betula, Juglans, Quercus, Tilia, die aber in Ostasien viel artenreicher entwickelt sind, gibt es zahlreiche Gattungen, die wir nur als Park- und Kulturbäume halten, die der einheimischen Flora aber fehlen. Morus alba L. ist als Grundlage der Seidenraupenzucht von größter Bedeutung, ferner Gleditschia (Gl. sinensis Lam.), Sophora (S. japonica L.), Ailanthus (A. glandulosa Desf.), der wichtige Papiermaulbeerbaum (Broussonetia papyrifera Vent.), der Catalpa (C. Bungei C. A. Mey.), die Scrophulariacee Paulownia imperialis Sieb. et Zucc. (Japan) und die Ulmacee Microptelea chinensis Desf. Im Unterwuchs dieser Wälder treten besonders Sträucher aus den Genera Deutzia, Hydrangea, Rhododendron, Ligustrum, Syringa, Lonicera häufig auf. Die unfruchtbaren Hügel haben steifen Graswuchs und Gestrüpp von Lycium chinense Mill., Vitex Negundo L., Zizyphus Kämpferi. Bis 2000 m sind die höheren Berge mit Birken- und Haselgehölz bestanden. Nadelhölzer sind im Gebirge reichlich vorhanden.

4. Die mandschurische Provinz. Sie umfaßt neben der Mandschurei auch noch Nordkorea, den Ussuridistrikt und Nordjesso. Neben Laub- und Nadelwäldern treten Wiesen, Moore und im östlichen Teile ausgedehnte Steppen auf. So trägt das Land auf weite Strecken den Charakter einer Parklandschaft. Als Leitpflanze tritt Juglans mandschurica Maxim., ein sehr bezeichnender arktotertiärer Typus auf. Sie ist überall den Laubwaldungen der Hügel und Berge eingesprengt und bis zur Bureja und zum Amur verbreitet. Nördlich davon verläuft die Vegetationslinie von Pinus mandschurica Rupr., sie ist nächstverwandt mit der Arve, südlich diejenige von Pinus ussuriensis Maxim. Alle diese Linien fallen gegen die kalte Küstenregion um reichlich 4 Breitengrade steil nach Süden ab. Andere Arten wie Corylus heterophylla Fisch. erreichen die Küste überhaupt nicht. Von den mandschurischen Charakterpflanzen geht Quercus mongolica Fisch. nördlicher als alle anderen Arten, sie wird noch am Amur nördlich vom 53° N. angetroffen. Auch zwei Ahorne: Acer Mono Maxim. und A. spicatum Lam. erreichen 52° 30′ N., bezw. 54° N. Pinus koraiensis S. et Z. der Gebirge Koreas gehört ebenfalls zur Cembragruppe. Als Liane durchzieht Vitis amurensis Rupr. den Wald. Mit Betula dahurica Pall. und Larix dahurica Turcz., die bereits über das Jablonoigebirge hinausgehen, erfolgt der Anschluß an die ostsibirische Provinz des eurasischen Waldgebietes. Die Wiesen fallen durch das Auftreten zahlreicher Hochstauden auf, sie erinnern so an die Savannen, nur ist das Vegetationsbild viel üppiger, frischer, reiner grün und blumenreicher.

B) Japanische Inselwelt.

Die über 20 Breitegrade sich erstreckenden, gebirgigen japanischen Inseln zeigen pflanzengeographisch eine ähnliche Dreiteilung, wie wir sie soeben, unter Ausschluß von Innerchina (Yün-nan, Szetschwan), auf dem benachbarten Festlande kennen gelernt haben. Infolge der insularen Absonde-

rung trägt die Pflanzenwelt aber immerhin ihren ganz spezifischen Charakter. Doch hat sich bei fortschreitender floristischer Durchforschung Chinas gezeigt, daß viele früher für Japan als endemisch betrachtete Arten auch dem Kontinent angehören.

Die herrlichen Landschaften Japans, die Vielgestaltigkeit seiner Flora, die zahlreichen graziösen, wirklich dekorativen Gestalten, die in der modernen Gartenbaukunst Eingang gefunden haben, sind allbekannt. Der Frühling taucht das Land in ein Meer von Blüten (Prunus pseudocerasus Lindl., P. japonica Thunb.). In üppiger Pracht schmücken im Sommer die langen herabhängenden Trauben der Glycine die Lauben des japanesischen Teehauses, und das zarte Rot der Lotusblume erfüllt die zahlreichen Teiche. Im Herbst sieht man in allen Gärten, in den verschiedensten Größen- und Farbennuancen die Chrysanthemums, die japanesische Nationalblume (Wappen) in voller Blüte, und der Wald verfärbt sich in einer wunderbaren Fülle der verschiedensten grünen, gelben oder intensiv roten Farbentöne. In rotem und weißemBlütenschmuck,der sich vomglänzendgrünen Laubwerk besonders wirkungsvoll ausnimmt, prangen die Kamellien im milden Winter.

Zu äußerst im Süden erscheinen einige tropische Typen wie Ficus Wightiana Wall., die Fächerpalme Livistona chinensis R. Br., ferner Cycas revoluta Thunbg., Piper Tutokadzura S. et Z., Podocarpus Nageia R. Br.

Der außerordentlich reichhaltige Mischwald Mittelnippons besteht aus verschiedenen Ahornarten (Acer palmatum Thunbg., A. pictum Thunbg.), etwa 20 Eichen, unter denen besonders hervorzuheben sind: Quercus glauca Thunb., Q. serrata Thunb., Q. glandulifera Bl. Die süße Kastanie ist in einer besonderen Rasse vertreten. Dazu gesellen sich zahlreiche Juglandaceen wie Juglans Sieboldiana Maxim., Pterocarya stenoptera DC., Platycarya strobilacea S. et Z. Die Gattung Ilex zählt gegen zwanzig Arten, es sind teils stattliche Bäume, teils bilden sie Unterholz (I. latifolia Thunb., I. crenata Thunb.). Ganz besonders häufig und in verschiedenen Gattungen sind die Magnoliaceen (Magnolia Kobus DC., Trochodendron aralioides S. et Z., Illicium anisatum L., Katdura japonica Dun.) anzutreffen. Von weiteren tertiären Typen finden sich eine Reihe von Ternstroemiaceen, wie Thea sinensis L., Camellia japonica L., mehrere Actinidia- und Euryaspecies, Stachyurus praecox S. et Z. Die Oleaceen sind vertreten durch mehrere Eschen (Fraxinus Sieboldiana Bl.), ferner Osmanthus aquifolium S. et Z., O. fragrans Laur., Syringa japonica Descaisne, Ligustrum japonicum Thunb. Aber auch boreale Typen wie Linden, Erlen (Alnus glutinosa (L.) Gärtn., A. japonica S. et Z.), Buchen (Fagus Sieboldii Endl.), Hainbuchen (Carpinus japonicus Bl.) und im Gebirge mehrere Birken (Betula grossa S. et Z., B. Ermanni Cham.) fehlen nicht, ebensowenig die Genera Populus (P. balsamifera L., P. tremula L. v. villosa Wesm.) und Salix (S. japonica Thunb., S. caprea L.), die zum Teil in denselben Arten wie bei uns auftreten.

Ganz besonders reichlich sind endlich die Coniferen vorhanden, darunter mehrfach Typen von ganz isolierter Stellung, wie Cryptomeria japonica (L.) D. Don., Sciadopitys verticillata S. et Z. Auch Gingko bilobia L. ist verbreitet, ferner Podocarpus macrophylla D. Don., Cephalotaxus drupacea S. et Z., Taxus cuspidata S. et Z., Thuja japonica Maxim., Thujopsis dolabrata S. et Z., die Gattungen Chamaecyparis und Tsuga (T. Sieboldi Carr.). Dazu kommt noch eine Reihe von Föhren (Pinus Thunbergii Parl., P. densiflora S. et Z.), Fichten (Picea polita Carr.) und Edeltannen (Abies firma S. et Z., A. Veitschii Lindl.). Auch Wacholder (Juniperus rigida S. et Z., J. chinensis L.) fehlen nicht. Endlich sei noch Larix leptolepis (S. et Z.) Gord. erwähnt.

Nicht weniger mannigfaltig und zum Teil farbenprächtig ist Unterholz und Bodenflora. Groß ist die Zahl der Rhododendren (Rh. quinquefolium Bisset et S. Moore, Rh. dilatatum Miq.). Von Ericaceen kommen z. B. auch die Gattungen Clethra (Clethra barbinervis S. et Z.), Leucothoë, Tripetalia (T. paniculata S. et Z.) vor, ebenso mehrere Elaeagnus mit silberschuppigen Blättern, dazu einige Cornus (C. Kousa Buerg.), Aucuba japonica Thbg., Aralia, Acanthopanax, Rhamnus (Rhamnus crenata S. et Z., Rhamnus japonicus Maxim. usw.), Evonymus japonicus Thunbg. und Pittosporum Tobira (Thunbg.) Ait.

Erwähnt sei schließlich noch der Reichtum an Schlingpflanzen, es sind Menispermaceen (Cocculus Thunbergii DC.), kletternde Hortensien (Schizophragma hydrangioides S. et Z., Reben (Ampelopis heterophylla Thbg., Vitis flexuosa Thunbg., Vitis Veitchi Lynch.) Smilax, Glycine, Dioscorea. Zur Bodenflora gehören Cimcifuga japonica Spreng., Anemone japonica S. et Z., Sanicula chinensis Bl., Salvia splendens Kar-Gawl. Vielfach besitzt der japanische Wald

noch den Charakter eines Urwaldes; im Norden herrscht Mischwald, im Süden immergrüner Wald.

Eine besondere Eigentümlichkeit bildet endlich die „Hara“ eine Art Wald- und Gebirgswiese, welche im Gebirge bis 2500 m vorkommt, sie weist keine dichten Graspolster auf, alles steht locker nebeneinander, ohne geschlossenen Zusammenhang (Rein), aber in sehr artenreicher Vergesellschaftung.

Nach J. Rein ergibt sich für Japan folgende Höhengliederung:

1. Unterste Stufe: bis 500 m, Pinus Thunbergii-Stufe mit zahlreichen immergrünen Eichen, Myrtaceen, Lauraceen (Kampherbaum), Cycas, vereinzelte Palmen.

2. Cryptomeria-Stufe: von 500 bis 1100 m, die Bäume erreichen eine Höhe bis zu 40 m, untermischt mit sommergrünem Laubwald, Castanea, Magnolien, Hortensien. Untere „Hara“, Bergwiese mit lockerstehenden hohen Kräutern.

3. Abies firma-Stufe: 1100 bis 1700 m, und oberer sommergrüner Laubwald mit Buchen, Eichen und Eschen.

4. Abies Veitchii-Stufe: obere Coniferenstufe, 1700 bis 2480 m. Neben Abies Veitchii gehört derselben besonders auch Larix leptolepis (S. et Z.) Gord. an.

5. Pinus parviflora-Stufe: Krummholzstufe von 2480 bis 2800 m.

6. Arktisch-alpine Mattenstufe: mit Zwergsträuchern und Kräutern, von 2800 bis 3300 m, im Norden viel tiefer: Empetrum nigrum L., Vaccinium uliginosum L., Juniperus nana Willd., Ledum palustre L., Loiseleuria, Phyllodoce coerulea G. Godr.

8. Nordamerikanisches Vegetationsreich.

Septamericanum, Waldgebiet der westlichen Hemisphäre.

Dieses Vegetationsreich erstreckt sich von der arktischen Wald- und Baumgrenze bis nach Mexiko, es umfaßt somit nahezu das ganze Nordamerika. Nach Klima- und allgemeinem Vegetationscharakter zeigen diese Länder große Uebereinstimmung mit dem eurasischen Waldgebiet, doch ergeben sich einige beachtenswerte Abweichungen:

1. Das Klima ist kontinentaler, im Sommer heißer, im Winter kälter. Selbst die atlantischen Küstengebiete unterscheiden sich hierin nicht wesentlich von den mehr kontinentalen Teilen im Inneren des Festlandes. Das Vorherrschen kalter Landwinde aus Nordwesten und die Bespülung der Küsten durch Ausläufer der arktischen Labrador- und Ostgrönlandströmung bedingen strenge Winter. Im Sommer herrschen heiße Landwinde aus Südwesten und Westen, auch macht jetzt der Golfstrom seinen Einfluß weiter nach Norden geltend, so daß selbst an der Küste recht hohe Temperaturen erreicht werden. Das sind Verhältnisse, die mehr an Ostasien als an Europa erinnern.

2. Nordamerika hat zwei Niederschlagsmaxima, das eine liegt im Südosten (Florida, Louisiana), das andere im Nordwesten (Nordkalifornien), dort fallen jährlich 150 bis 180 cm, hier 175 bis 330 cm. Das sind die größten Regenmengen der Vereinigten Staaten. Doch hat das letztere Regenzentrum keine große Ausdehnung, denn bis San-Franzisko vermindert sich die jährliche Regenhöhe von 170 auf 56 cm und von da bis San-Diego (32° 7′ N.) auf weniger als 25 cm. Andererseits nimmt vom südöstlichen Regenzentrum die Niederschlagsmenge nach Norden und Westen ab. Da die spärlicher werdenden Regen zudem vorwiegend im Frühjahr niedergehen und die Sommer sehr trocken und heiß sind, so entwickelt sich im Zentrum des Kontinentes vom 98 bis 150° w. L. ein typisches Grasflurklima, das durch das Auftreten von Prärien charakterisiert ist. Im Windschatten zwischen den westlichen und östlichen Rocky Mountains nimmt der jährliche Niederschlag noch weiter ab, so daß es hier zur Ausbildung einer ariden Region mit Hochsteppen und Wüsten kommt. Gegenüber dem nördlichen Eurasien fällt mithin auch die viel stärkere Entwickelung von Grasfluren und Steppen auf. Dort waren sie auf das Uebergangsgebiet zum Centrasiaticum beschränkt, hier dagegen dringen sie in einer breiten zentralen Zone durch einen großen Teil des Kontinentes, vom Golf von Mexiko bis über den 60° nach Norden.

3. Die Hauptgebirgszüge verlaufen von Norden nach Südsüdost bezw. nach Südsüdwest. Zur Glazialzeit, deren gewaltige Eismassen den nördlichen Teil des Kontinentes bis zum 39.° N. mit einem zusammenhängenden Eismantel bedeckten, konnte sich die Flora ohne Schwierigkeiten nach Süden zurückziehen, um hernach wiederum nach Norden vorzustoßen. So zeigt die Pflanzenwelt, besonders in den Alleghanys und in Kalifornien, eine ähnlich ungestörte Entwickelung wie in Ostasien. Andererseits ist die Verbindung mit den Tropen weder durch Hochgebirgsmauern, noch durch einen breiten Wüstengürtel so scharf abgeschnitten, wie in der Alten Welt. Ueber den östlichen Küstensaum Mexikos und über die Antillen haben neotropische Elemente in die südlichen Staaten der Union Eingang gefunden; neotrope Xerophytenelemente drangen von Mexiko nach den ariden Regionen von Arizona, Neu-Mexiko und Utah vor. Einzelne wenig Wärme beanspruchende Formen gehen sogar bis in die nivale Höhenstufe. — Vorherrschend sind boreale und subarktische Elemente; in den Gebirgen dringen arktisch-nivale Florenbestandteile, besonders in den Rocky Mountains, weit nach Süden. Zahlreich sind die Nadelhölzer, hauptsächlich im subarktischen Gebiet und in der Sierra Nevada Kaliforniens. Ein großer Reichtum an Laubhölzern ist für die Alleghanys bezeichnend; weiter nach Westen tritt eine Verarmung ein, auch sind die laubwerfenden Bäume hauptsächlich an die Flußläufe gebunden.

Pflanzengeographisch werden drei Hauptgebiete unterschieden: a) im Norden das subarktische Nordamerika, ganz Kanada, südlich von der arktischen Waldgrenze bis zu den großen Binnenseen umfassend. Weiter im Süden schließt sich an b) das Gebiet des pazifischen Nordamerika, östlich bis zum Ostrand des Felsengebirges

und c) das Gebiet des atlantischen Nordamerika, östlich obiger Linie bis zum Atlantischen Ozean.

A) Subarktisches Nordamerika.

Gewaltige, einförmige, vorwiegend aus Nadelhölzern aufgebaute, stellenweise von Mooren und Seen, im Süden auch von Steppeninseln unterbrochene Wälder bedecken den größten Teil des subarktischen Amerika.

Verhältnismäßig reich an Arten ist der Wald Alaskas. Der Hauptcharakterbaum ist die Spruce-Fichte (Picea alba [Ait.] Link), daneben findet sich aber auch noch die für Nordostasien bezeichnende Sitkafichte (Picea sitchensis [Bong.] Carr.). Die Lärche fehlt. Andere Nadelhölzer sind mehr von untergeordneter Bedeutung, so die Zwergkiefer (Pinus contorta Dougl.), die nur in kleinen Beständen in der Nähe der Waldgrenze auftritt. Ferner kommen vor: die Hemlocktanne (Abies Mertensiana Lindl.), die Balsamtanne (Abies balsamea [L.] Mill.). Wichtiger ist das Auftreten einiger Laubbäume, wie Kanubirke (Betula papyrifera Marsh.), Alpenerle (Alnus viridis [Chaix] Lam. et DC.) und einer Espe (Populus tremuloides Michx.). An Ufern wachsen die Balsampappel (P. balsamifera L.) und die auch bei uns verbreitete Grauerle (Alnus incana [L.] Mönch). Von Sträuchern bemerkt man: Ribes rubrum L., Spiraea salicifolia L., Cornus stolonifera Michx., Viburnum pauciflorum Pyl. Die Bodenflora hat Linnaea borealis L., Arctostaphylos uva-ursi [L.] Spreng., Cornus canadensis L. und das arktische Element Arabis Holboellii Horn. Nirgends ist der polare Wald so reich an verschiedenen Baumarten wie in Alaska, besonders fällt die große Zahl von Laubhölzern auf; sie bilden in den Flußtälern die Vorposten der Fichtenwälder. Nach Petroff geht der Baumwuchs kaum über 300 m Meereshöhe. Die Hügel und Bergländer sind daher noch mit ausgedehnten Tundren bedeckt. Der Wald ist an die tieferen Lagen des Landes gebunden.

Jenseits der Hauptwasserscheide der Rocky Mts. ändert sich das Bild. Bezeichnend ist das erneute Auftreten der Lärche, in einer von der altweltlichen Art etwas abweichenden Variante (Larix americana Michx.), die besonders auf Sumpfboden durch das ganze subarktische Amerika verbreitet ist, westlich jedoch nur bis zum Bell-River geht. Der „Tamarack“ hat jedoch nicht dieselbe führende Rolle wie die sibirische Lärche. Wie in Alaska, so sind auch hier vorhanden: Balsampappel, Kanadaespe und Kanubirke. Diese Arten finden sich überall truppenweise, besonders auf Waldbrandboden. An die Flußalluvionen halten sich Erlen und Weiden, sowie Ribes petraeum L'Hér., Betula occidentalis Hook., auf Sandboden Elaeagnus argentea Pursh. Als Begleitformationen treten auf üppige Hochstaudenfluren, Sümpfe und Moore mit Betula nana L., Lonicera coerulea L., Rubus Chamaemorus L., Kalmia glauca Ait., doch kommen auch einige spezifisch nordwestamerikanische Elemente hinzu: Zygadenus elegans Pursh., Douglasia arctica Hook., Arnica Chamissonis Less. — Von Süden reicht Pinus Banksiana Lamb. in diese Zone hinein, macht aber stets einige Breitengrade südlich von der Baumgrenze halt. Das Unterholz ist überall auffallend dicht. Vorherrschend sind jedoch Fichten, die diesen fast unbewohnten Waldgebieten ein einförmiges, düsteres Aussehen verleihen. Die Leitart des Mackenziebezirkes ist die Weißfichte (Picea alba [Ait.] Link). Im Delta des Mackenzie erreicht sie mit 68° 55′ N. und damit auch das nordamerikanische Waldgebiet ihren Polarpunkt. Im Labradorbezirk, östlich von der Hudsonbucht, tritt die Weißfichte stark zurück. An ihrer Stelle erscheint die Schwarzfichte (Picea nigra [Ait.] Link), ganz im Süden auch Thuja occidentalis L. Die Moore sind hier ganz besonders reichlich vorhanden. Nördlich von der Waldgrenze ist die arktische Flora sehr stark entwickelt.

B) Pazifisches Nordamerika.

Es ist ein außerordentlich mannigfach gestaltetes, von zahlreichen Gebirgsketten durchzogenes, größtenteils nach dem Pazifischen Ozean entwässertes Gebiet. Ebenso vielgestaltig sind seine Vegetationsverhältnisse. Tiefländer mit zum Teil subtropischer Pflanzenwelt wechseln wiederholt mit Steppen-, ja sogar Wüstencharakter tragenden Hochländern ab. Die dazwischen sich auftürmenden Gebirge sind in ihren mittleren Lagen vielfach noch gut bewaldet, die Hochgebirge beherbergen eine sehr eigenartige alpine Flora.

1. Die pazifische Küstenprovinz. Sie hat ein gemäßigtes Seeklima mit milden, feuchten Wintern und trockenen, heißen Sommern und erinnert somit einigermaßen an die südliche Mediterraneis. Das kalifornische Küstenland ist in seinen tieferen Lagen hauptsächlich von Hartlaubgehölzen bedeckt. Aus diesen Buschbeständen erheben sich nur vereinzelte Bäume. Es sind meistens Eichen mit kleinen, lederartigen, ganzrandigen oder stacheldornigen Blättern, wie Quercus agrifolia Née, Quercus dumosa Nutt. und Quercus oblongifolia Torr., dazu gesellt sich der kalifornische Lorbeer (Umbellularia californica Nutt.) und Castanopsis chrysophylla A. DC. Vorberge und Hügel bedecken schwer durchdringbare Macchien, die wie im Mittelmeer vorwiegend aus Sklerophyllen bestehen. Diese Vergesellschaftungen, an denen alle möglichen Familien beteiligt sind, werden als „Chaparral“ bezeichnet. Da finden sich Ericaceen wie Arctostaphylos tomentosa Lindl., Rosaceensträucher (Prunus ilicifolia Wolp., Adenostoma fasciculatum H. v. A.), ferner Rhamnaceen (Rhamnus franguloides Willd., Ceanothus cuneatus Nutt.); aber auch Zygophyllaceen, Anacardiaceen (Rhus), Leguminosen und Labiaten fehlen nicht, selbst die Papaveraceen (Den

dromecon) sind unter den Hartlaubhölzern vertreten. Als Begleitpflanzen erscheinen viele Zwiebel- und Knollengewächse. Physiognomisch erinnern diese Bestände somit sehr an die mediterranen Macchien, zeigen aber floristisch eine total andere Zusammensetzung. Neu treten hinzu einige Sukkulenten, darunter mehrere Cacteen, als Ausstrahlungen des neotropischen Xerophytengebietes von Mexiko. In den Gebirgslagen sieht man die kalifornischen Hartlaubgehölze vielfach auch als Unterholz der Waldungen. Unter den laubwerfenden Arten fällt Aesculus californica Nutt. besonders auf.

Auch auf dem ganzen Küstengebirge sind die gegen das Meer gekehrten Abhänge mit „Chaparral" bedeckt, indessen in den tieferen Faltungen der Berge Hochwald vorkommt. In freien Lagen treten lichte Bestände von Cupressus macrocarpa Hartw. auf; auch immergrüne Eichenwälder (Quercus chrysolepis Liebm.) sind im Küstengebirge wie in den unteren Lagen der Sierra Nevada sehr häufig. Quercus Kellogii Newb. ist laubwerfend, Quercus Breweri Englm. strauchig, sie bildet schwer zu durchwandernde Dickichte. Das nordkalifornische Küstengebirge hat reichlichere Niederschläge und ist dementsprechend besser bewaldet. Prachtvolle Hochwälder von Sequoia sempervirens Endl. bedecken die Berge bis etwa zu einer Meereshöhe von 700 m. Ganz nah am Meeresufer, besonders auf felsigen Klippen, stockt Pinus radiata Don., durch ihre Schirmkrone einigermaßen an die Pinie erinnernd. Ganz im Süden endlich ist nahe San-Diego Pinus Torreyana Parry auf dem zerklüfteten Abfall der Küstenfelsen angesiedelt. Sie hat hier ihren einzigen Standort.

Ganz anders die westliche Abdachung der Sierra Nevada. Auf die Chaparralstufe der tieferen Strichen folgt bald der außerordentlich reiche Bergwald. In den niederen heißen Lagen herrschen lichte Bestände der Diggerkiefer (Pinus Sabiniana Dougl.). Von 800 m an beginnen die geschlossenen Waldungen der Pinus ponderosa Dougl. Im Talboden des Yosemitetales mischen sich bei: der thujaähnliche Libocedrus decurrens Torr., die Douglastanne (Pseudotsuga taxifolia Britt.), die schöne Abies concolor Lindl. und Gord. Etwas höher ist der Wohnsitz der Zuckerkiefer Pinus Lambertiana Dougl., mit ihren langen, wagerecht abstehenden Seitenzweigen und gewaltigen bis 50 cm langen Zapfen. Aber der König der Bäume ist doch die gewaltige Sequoia gigantea DC., welche nicht selten über 100 m erreicht. Alle diese Riesenbäume zeichnen sich durch schmale, steil kegelförmige Kronen aus, sodaß bei der verhältnismäßig schwachen Entwickelung der Seitenäste der Gesamtumriß der Bäume sehr an die schlanke Zypresse erinnert. Diese Sequoia steigt im Gebirge bis zu 3000 m und ist nur von der Sierra Nevada bekannt, doch ist sie daselbst noch verbreitet. Einige Gattungen wie die Section Chamaecyparis der Gattung Cupressus und das Genus Torreya hat das Gebiet mit Ostasien und den atlantischen Staaten gemein. Das Genus Libocedrus findet sich auch in den südamerikanischen Anden und auf Neuseeland. Der Norden (Oregon) hat einige Besonderheiten, so Thuja gigantea Nutt. und Abies Mertensiana Lindl. Im Unterholz trifft man schönblühende Sträucher, die wie Ribes sanguineum Pursh, Mahonia aquifolium Nutt. in unseren Gärten Eingang gefunden haben. Auch die in Europa vielfach eingebürgerte Gauklerblume (Mimulus luteus L.) hat hier ihre Heimat. Gegenüber den Nadelhölzern kommt den kalifornischen Laubholzbeständen (Acer macrophyllum Pursh, Castanopsis chrysophila A. DC., Arbutus Menziesii Pursh) nur eine untergeordnete Bedeutung zu. Wie der Mediterraneis, so gehört auch dem pazifisch-amerikanischen Subtropengebiet nur eine einzige Palme an, nämlich die Washingtonia filifera Wendl., die übrigens nur ganz im Süden vorkommt.

2. Die pazifische Binnenlands-Steppenwüstenprovinz. Sie umfaßt das weite, in einer mittleren Meereshöhe von 900 bis 1400 m gelegene Hochlandgebiet zwischen Sierra Nevada und Kaskadengebirge im Westen und der Hauptkette des Felsengebirges im Osten. Zahlreiche Gebirgszüge zerteilen dasselbe in eine Reihe mehr oder weniger für sich abgeschlossener Becken. Ein trockenes, sonniges Klima (bis 80% der möglichen Sonnenscheindauer) ist diesen Ländern eigen. Die hohen Randgebirge fangen den Regen ab, so daß die inneren Hochländer sehr dürftige und zudem unregelmäßige Niederschläge zu verzeichnen haben. Nach Süden steigert sich nicht nur der kontinentale Charakter des Klimas, sondern auch die Wasserarmut. So nehmen gegen die mexikanische Grenze die Landschaften mehr und mehr Wüstencharakter an. Im Grand Cañon (2090 m) fallen im Mittel von 3 bis 5 Jahren noch 64 cm Regen; der mittlere Regenfall über dem Coloradotal beträgt weniger als 28 cm, Tucson 29,8 cm, Fort Mohave hat 7,9 cm, Fort Yuma sogar nur 6,8 cm. Die Luft ist vielfach staubig, am Boden sieht man weißliche Salzausblühungen (Glaubersalz, Soda). Die Verwitterungsprodukte werden nur ungenügend ausgelaugt, so enthält die Erde oft reichlich Kaliphosphat, Salpeter und ist daher, sobald das nötige Wasser zur Verfügung steht, außerordentlich fruchtbar. Die Alkaliböden sind mithin eine Funktion des Klimas. Mitten

in der Wüstenlandschaft zaubern Bewässerungsanlagen (aus Flüssen, artesischen Brunnen) kleine, aber sehr ertragreiche Oasen hervor.

Baumwuchs ist nur längs der Wasserläufe und in den höheren Gebirgslagen anzutreffen. Zudem sind diese Waldungen meist sehr offen, unansehnlich, die Bäume vielfach krüppelig. Um Helena in Montana bestehen sie hauptsächlich aus Pappeln und Weiden, auch Espen (Populus tremuloides Mchx.) fehlen nicht, daneben bemerkt man die glänzenden Elaeagnaceensträucher des Genus Shepherdia. Die wichtigste und verbreitetste Holzart ist aber die Gelbkiefer (Pinus ponderosa Dougl.), sie geht im Süden bis ins Hochland von Arizona. In den S. Franzisko-Mts. erscheint sie auf vulkanischen Gesteinen und Kalk als Charakterbaum der Höhenlage von 1830 bis 2440 m; vereinzelt gesellt sich Abies concolor Lindl. et Gord. bei. Pinus Engelmannii Englm. beginnt in Colorado erst bei 2740 m, indessen Picea alba (Ait.) Link in Nordmontana nur bis 1000 m ansteigt. Auch Pinus flexilis Jam. ist ein Baum der Hochlagen. Nach Drude soll sich die Baumgrenze in Colorado bis über 4000 m erheben. Besonderes Interesse verdient die Korktanne (Abies arizonica Merr.), die einzige Conifere, deren Stamm sich mit regelrechtem Kork bedeckt (A. Purpus). Endlich sind noch eine Reihe Wacholderarten (Juniperus occidentalis Hook. v. utahensis, Juniperus virginiana L.). zu erwähnen. Es fehlen die Genera Tsuga und Larix, auch die Cupuliferen sind schwach vertreten. Eichen gibt es drei Arten: Quercus Emoryi Torr., Q. macrocarpa Michx. und besonders die außerordentlich veränderliche Q. undulata Torr., welche immer strauchartig bleibt und so eine Art Scrub bildet.

Die alpine Stufe hat eine zwar arme, aber recht eigenartige Flora. Neben arktischen Elementen wie Silene acaulis L. und Sibbaldia procumbens L. bemerkt man zahlreiche Arten aus den Gattungen Primula Polemonium, Senecio, Arenaria, Saxifraga Erigeron, aber auch gras- und blumenreiche Flächen kommen vor, sie sind von Stauden und Therophyten besiedelt. Polsterpflanzen sind häufig; Steppenelemente wie Astragalus in endemischen Arten und Oxytropis steigen sehr hoch, auch amerikanische Gattungen wie Phlox, Pentstemon, Oenanthera, Petalostemon fehlen in der Gebirgsflora nicht. Die Hochgebirgslagen sind zumeist kahl und dürr, so fehlt den zentralen Rocky Mountains „der unvergleichliche Reiz und Schmuck der frischen herzerfreuenden Flora unserer Berge, der hinreißende Gegensatz zwischen dem Ernst des hochaufragenden Urgesteins und der Jugendlichkeit des Pflanzenkleides, das Berg und Tal in den Alpen überzieht“.

Die Depressionen, besonders um den großen Salzsee von Utah, sind sehr spärlich bewachsen: Chenopodiaceen, Salsolaceen, Xerogramineen und einige Artemisien sind tonangebend. Stellenweise herrscht weithin reine Artemisiasteppe, aufgebaut aus der aromatischen, über halbmeterhohen Artemisia tridentata Nutt. und der kleinen Artemisia trifida Nutt.; dazu gesellt sich die filzige Atriplex canescens (Pursh.) Jam.; Sarcobatus vermiculatus (Hook.) Torr. hat fleischige Blätter, sie kommt neben Halostachys occidentalis Wats. in einzelstehenden Büschen, selbst noch auf Böden mit hohem Salzgehalt vor. Von weiteren Arten dieser Vergesellschaftung seien noch erwähnt: Eurotia lanata (Pursh) Moq., Kochia prostrata Schrad., mehrere Suaeda- und Salicorniaarten. Von Gräsern sind häufig Distichlis maritima Raf., Spartina gracilis Trin. und Sporobolus asperifolius (Nees et Mey.) Thurb. Auch Strauchsteppen kommen vor.

In Südkalifornien (Mohavewüste), besonders aber in Arizona (Gilawüste), ferner im Südwesten von Neumexiko und von Texas wird der Wüstencharakter immer ausgesprochener. Die Zahl der Arten nimmt rasch ab, doch haben diese Wüsten noch über 300 Species, von denen ein Drittel endemisch ist. Indem bereits zahlreiche neotropische Typen auftreten, die als Ausstrahlung der Xerophytenflora von Zentralmexiko aufzufassen sind, bekommt die Flora einen so abweichenden Charakter, daß diese Gebiete wohl besser schon zum mittelamerikanischen Xerophytenvegetationsreich gerechnet werden. Die Zahl der Sukkulenten ist recht groß. So sind die Cacteen durch mehrere Opuntien, Echinocereus, Mammillarien usw. vertreten. Da erhebt sich bis zu 4 m die reich verzweigte Opuntia Bigelowii Englm.; O. leptocaulis DC. hat bleistiftdicke Glieder und lange, gelbe Stacheln. Die auffallendsten Erscheinungen sind aber die kandelaberartigen, bis 18 m hohen Säulen des Cereus giganteus Engelm. Von April bis Juni entwickeln sie große, weiße, glockig-trichterartige Blüten. Nicht selten ist der stachelbewehrte Echinocereus Engelmannii Lem.; die stattlichen unförmlichen Klumpen sind mit einem herrlichen Flor großer rosaroter Blüten bedeckt. Dazu gesellen sich als weitere Charakteristika Yuccas, besonders Yucca radiosa Trel. mit derben, allseitig sparrig abstehenden Blättern; oft bedecken sie in offener Vergesellschaftung ganze Abhänge. Auch Yucca macrocarpa Englm. tritt vielfach

auf. Agaven kommen in mehreren Arten vor. Dazu gesellt sich eine größere Zahl von Rutenpflanzen (Parkinsonia microphylla Torr., Prosopis juliflora DC., zwei Leguminosen, Larrea mexicana Moric. (Zygophyll.) und xerophile Dorngehölze (Acacia, Lycium). Fouquieria splendens Englm. bildet eine eigene Familie der Parietales und vereinigt in sich den Rutenwuchs und die Dornbildung. Zur Regenzeit bedecken Stauden und Therophyten die kahlen Flächen; besonders stattlich ist die Polemoniaceengattung Gilia vertreten. Aus ephemeren Regenpflanzen bestehend entbehrt diese Florula meistens xerophiler Anpassungen.

C) Atlantisches Nordamerika.

3. Die Prärienprovinz. Sie besitzt ein Grasflurklima mit einem mittleren jährlichen Niederschlag von etwa 50 bis 60 cm. Die Winter sind streng (—25° bis —40° C), trocken und windig; die Sommer sind heiß, doch gehen gelegentlich Regen nieder, die das frühzeitige Vergilben der Flora behindern. Die reichlichsten Niederschläge fallen in die Frühsommermonate. Das Präriengebiet ist ein unabsehbares, monotones Flachland; jetzt zum großen Teil ein sehr ertragreiches Getreideland. Gegen Westen nehmen die Prärien mehr und mehr Steppencharakter an, gegen Osten gehen dieselben allmählich in Parklandschaften und in Waldland über. Der Beweis, daß dieses Land einst mit Wald bedeckt war, ist nicht erbracht worden. Die Prärie ist wohl das größte zusammenhängende Wiesengebiet der Erde. Infolge der heißen Sommer und der kalten Winter ist die Hauptvegetationstätigkeit auf wenige Monate zusammengedrängt. Der nördliche Teil der Prärie wird von Grasfluren eingenommen. Als Leitpflanzen kommen einige xerophytische Gräser in Betracht, so das niedrige, Ausläufer treibende Buffalogras (Buchloë dactyloides Englm.) und das Mesquitegras (Bouteloua oligostachya Torr.), dessen Halme 1 bis 1½′ Höhe erreichen. An günstigen Stellen beanspruchen diese Gräser 75 bis 90% der Grasnarbe. Oefters sieht man auch Kompaßpflanzen, wie Silphium laciniatum L., dazu gesellt sich eine sehr reiche, farbenprächtige Staudenflora: Nachtkerzen (Oenanthera), Phlox, Pentstemon-, Helianthus-, Erigeron-Arten. In den mehr Steppencharakter tragenden Teilen stellen sich auch zahlreiche Astragalus ein. So wird die Grassteppe stellenweise zur Blumensteppe. Dies ist zwischen 96 und 98° w. L. der Fall.

Geyer schreibt: Durch ununterbrochenen Blütenwechsel ersetzen sie sich den Frühling und den ganzen Sommer hindurch. Im April erscheinen einzelne Frühjahrspflanzen; im Mai und Juni steht auf unermeßlichen Weiten die ganze Fläche in Blüte, z. B. von Amorpha canescens Nutt., Batschia, Castilleja, Cypripedium candidum Muhl.; dann folgen höhere Stauden Petalostemon, Baptisia, Asclepias tuberosa Roxb., Lilium canadense L., Melanthium virginicum L.; und zuletzt im späteren Sommer fast ausschließlich Kompositen, hohe Heliantheen bis zum niedrigen Aster sericeus Vent.

Baum- und Waldwuchs sieht man nur in den Einschnitten der Flußtäler. Diese Galleriewälder bestehen hauptsächlich aus Populus balsamifera L., Populus monilifera Ait. und Fraxinus pubescens Lam. Im Westen geht die Prärie in Salsolaceen- und Artemisiensteppen über, wobei der Boden allmählich von 400 bis 1000 m ansteigt. Auch Stipa (Stipa setigera J. Presl. und Stipa viridula Trin.) und Andropogonarten (Andropogon macrurus Michx. und Andropogon virginicus L.) fehlen nicht. Südlich vom Arkansastale wird die Prärie zur Dornbuschsteppe, die sich aus lichten, starren Strauchgebüschen aufbaut. Ihr mischen sich bereits eine Reihe neotropischer Xerophytenelemente bei, so Cacteen (Cactus giganteus Engelm.), Agaven und Mimosen (Prosopis juliflora DC. und Prosopis pubescens Benth.). Es sind das Typen, die auf zentral- und südamerikanische Einwanderung hinweisen.

4. Die atlantische Küstenprovinz. Sie besitzt ein Gehölzklima mit 80 bis 100 cm und mehr Niederschlag. Die Regen fallen zu allen Jahreszeiten. Artenreiche Wälder, besonders aus Laubhölzern, bedeckten ursprünglich das Land, sind aber heute vielfach auf den weniger dicht bevölkerten Norden und auf die Alleghanys zurückgedrängt. Je nach der Zusammensetzung der Wälder werden drei Unterprovinzen unterschieden:

a) Die nördliche oder Seen-Unterprovinz. Sie umfaßt das Gebiet der großen Binnenseen und die nordöstlichen Küstenstaaten. Im nördlichen Abschnitt herrschen Nadelwälder, im Süden sind diese vielfach von sommergrünen Laubwäldern durchsetzt. Besonders bezeichnend ist die Weimutskiefer (Pinus strobus L.), welche auf den sandigen Ebenen des Lorenzobeckens oft große Wälder bildet und auch noch weit nach Süden, in das Gebiet der sommergrünen Wälder ausstrahlt. Auch Pinus Banksiana Lamb. bildet hier noch stattliche Bestände. Neben den Kieferwäldern ist Tsuga canadensis (L.) Carr. bestandbildend, ihr gesellen sich öfters Betula lutea Michx., zuweilen Acer pensylvanicum L. bei; auch Taxus canadensis Willd. tritt öfters auf. Sandige Ebenen sind bedeckt mit Vaccinium pensylvanicum Torr. In den Sumpfwäldern („Swamps") bemerkt man Thuja occi-

dentalis L., besonders im atlantischen Küstengebiet, aber auch Larix americana Michx. und Abies balsamea (L.) Mill., die häufig von Coptis trifolia Salisb. begleitet wird. Die Insektivore Sarracenia purpurea L. ist bereits hier zu finden. Dazwischen erscheinen Moore und feuchte Wiesen, die, obwohl allerlei Eigentümlichkeiten aufweisend, immerhin gegenüber den eurasischen Mooren keine wesentlichen Unterschiede zeigen. Im Gebiet von Massachusetts, Connecticut, im südlichen Teil des Staates New York und Pennsylvanien vollzieht sich ein Wechsel, indem mehr und mehr die Laubwälder zur Vorherrschaft gelangen und so eine Uebergangszone zur folgenden Unterprovinz bilden.

b) Die zentrale Unterprovinz sommergrüner Laubwälder. Sie umfaßt die mittleren Teile der Alleghanys und der angrenzenden Hügel und Tiefländer. Diese Sommerwälder erinnern an diejenigen Ostasiens, sind aber immerhin doch nicht ganz so reich an Arten. Der ungewöhnliche Reichtum dieser Waldgebiete kommt besonders im Herbst durch das prachtvolle Farbenspiel des sich verfärbenden Laubes zum Ausdruck. Die wichtigsten Typen sind der Tulpenbaum (Liriodendron tulipifera L., Magnolia acuminata L.), die Lauraceen Lindera Benzoin (L.) Meiß. und Sassafras officinale Nees. Der Zuckerahorn (Acer saccharinum L.) gedeiht besonders auf Hügeln, indessen Acer Negundo L. westlich vom Obersee an Flußufern auftritt. Aesculusarten (Aesculus glabra Willd. und Aesculus Pavia L.) begleiten die Flußläufe, und in den südlichen Landschaften sieht man auch Celtis occidentalis L. und Morus rubra L. in den Uferwäldchen. Juniperus virginiana L. findet sich an den Abhängen enger Taleinschnitte. Von Myricaceen geht Myrica asplenifolia L. südlich bis nach Virginien, dazu gesellen sich Juglans nigra L., Fraxinus americana L., Carya alba Nutt. Noch weiter im Süden nimmt die Zahl der Eichen zu. Quercus laurifolia Michx., Quercus Michauxii Nutt., Quercus rubra L. stellen sich ein, ferner bemerkt man: Gleditschia triacanthos L., Robinia Pseudacacia L., die hier ihre Heimat hat, sowie die amerikanische Silberlinde (Tilia alba Michx.) und die Platanacee Liquidamber styracifluum L. Von Coniferen stocken in flachen sandigen Niederungen Pinus Taeda L. Die Nadelholzstufe etwas höherer Lage hat: Abies Fraseri Lindl. und Picea nigra Link. Längs der Ostküste st Pinus echinata Mill. von den immergrünen südatlantischen Staaten bis nach Long Island zu verfolgen. Pinus rigida Mill., die Pitch-Pine, geht von Karolina bis Braunschweig.

Besonderes Interesse gewähren Unterholz und Begleitflora. Da sieht man mehrere Rhododendren, so das prächtige, bis 6 m hohe Rhododendron maximum L., ferner Rhododendron arborescens Torr. Die „Swamps" bewohnen Rhododendron nudiflorum Torr. und Rhododendron viscosum Torr. Dazu gesellt sich Clethra acuminata Michx., Clethra alnifolia L., Diospyros virginiana L., Ilex verticillata A. Gray, Hamamelis virginiana L., Hydrangea-Arten, Rhus aromatica Ait., die Schneebeere (Symphoricarpus racemosus Michx., Ostrya virginica Willd., die Sapotacee Bumelia lycioides Willd., ferner Viburnum prunifolium, Magnolia tripetala L., Diervilla trifida Mönch, Philadelphus hirsutus Nutt., Berberis canadensis Pursk., die Theacee Stuartia pentagyna L'Hérit. und viele andere. Die prächtige Kalmia latifolia L. geht nördlich bis zum Staate Maine. Dazu kommt endlich eine große Zahl von Schlingpflanzen, so besonders mehrere Reben, die bis in die Wipfel der höchsten Bäume klettern (Vitis aestivalis Michx., Vitis cordifolia Lam., Vitis Labrusca L.); zu ihnen gesellt sich die „wilde Rebe" (Parthenocissus quinquefolia) und Smilax (Smilax hispida Mühl.), Rosa setigera Michx., Clematis virginiana L., die Bignoniacee Tecoma (Campsis) radicans Juss. und Menispermum canadense L.

c) Die südatlantische Unterprovinz immergrüner Laubwälder zieht sich von Louisiana durch das südliche Alabama nach Florida, das bereits starke neotropische Anklänge aufweist, und durch Georgien bis Nordkarolina. Doch Ausstrahlungen dieser Flora sind noch erheblich weiter nach Norden zu verfolgen, die äußersten Vorposten gehen bis Rhode Island. Bezeichnend ist, besonders für den Süden, das Auftreten dreier Fächerpalmen (Sabal), sie gehen bis nach Virginien, dazu gesellen sich Yucca filamentosa L., und Wälder der langnadeligen Sumpfkiefer (Pinus palustris Mill.). Sehr charakteristisch sind auch die Taxodium-Sumpfwälder (T. distichum Rich.) der Küste, mit ihren 3 bis 6 dm hohen Atemwurzeln. Das altamerikanische Element, dem sich weder arktische, noch subarktische Bestandteile beigemengt haben, herrscht vor. Der Unterprovinz gehört auch Quercus virginiana Mill. an (diese Eiche erreicht über 20 m), dazu gesellt sich Magnolia grandiflora L. Alle Bäume sind mit der wurzellosen Bromeliacee Tillandsia usneoides L. behangen. Aehnlich wie in Ostasien sind auch hier zahlreiche, vorwiegend nordische Genera durch immergrüne Arten vertreten. Sommergrüne Laubbäume fehlen jedoch nicht ganz. Wichtige Bestandteile des Waldes bilden Quercus laurifolia Michx. und Q. nigra L.

Das Unterholz besteht aus Ilex Cassine

L., Vaccinium arboreum Marsh., Myrica inodora Bart., Osmanthus americanus Benth. et Hook. Im Inneren erreicht die „Palmetto-Palme" (Rhapidophyllum Hystrix H. Wendl. et Drude ihre schönste Entfaltung; auf kaum erheblich über meterhohem Stamm treibt sie 3 m lange Blätter. Etwas höher im Gebirge wachsen Nyssa biflora Michx., Carya aquatica Nutt., Quercus lyrata Walt., Acer rubrum L., Carpinus americana Michx. Auch zahlreiche Lianen durchziehen diese Wälder, so Vitis cinerea Engelm., Vitis rotundifolia Michx., Ampelopsis, Smilax, Wistaria speciosa Nutt., Rosa laevigata Michx., Lonicera sempervirens L. und die Rhamnacee Sageretia Michauxii Britt. Selbst epiphytische Orchideen (Epidendron conopseum [R. Br.] Ait.) stellen sich ein. So erhalten diese Waldungen einen tropischen Anklang, derselbe wird noch verstärkt durch die bläulich-dichten Klumpen einer saprophytischen Burmanniacee (Apteria setacea Nutt.), wie auch durch die große Zahl stattlicher Farne: Onoclea sensibilis L., Osmunda regalis L., Woodwardia areolata (L.) Moore, und Woodwardia virginica (L.) Sm. sowie durch einige Araceen (Peltandra virginica Raf.). Auf dem Tafelland gibt es noch Sphagnum-Moore, sie enthalten zum Teil die gleichen Arten wie bei uns (Drosera intermedia Drev. et Hayne, Rhynchospora), daneben aber auch eine Reihe höchst interessanter Typen, so Eriocaulon compressum Lam., die moosähnlichen Polster der Mayaca Aublettii Michx., die Gentianacee Sabbatia macrophylla Hook. und besonders mehrere fleischfressende Sarracenien sowie die Venusfliegenfalle (Dionaea muscipula L.).

II. Neotropisches Florenreich.
Neotropis.

„Mittel- und Südamerika nehmen klimatisch eine Mittelstellung ein, zwischen Malesien, dem inselreichen Erdgebiet, und Afrika, dem gedrungenen Kontinent. Sie sind besser bewässert als Afrika, doch weniger gleichmäßig warmfeucht als die malesischen Länder. Dabei hat Mittelamerika ein ziemlich buntscheckiges Klima, während in Südamerika die hohe Anschwellung der Anden der Witterung etwas Ausgeglichenes und Regelmäßiges verleiht. Der regenbringende Südost findet dort auf weiten Strecken ungehinderten Zugang zu den innersten Flächen. Nur die küstennahe Erhebung in Nordostbrasilien bildet einen Wall und schafft trockene Gegenden auf der Leeseite. Sonst erreicht der feuchte Wind erst weit im Westen die Gebirgsleiste des Erdteils. Dort steigt er auf, um von neuem große Wassermengen zu verdichten; daher der Oberlauf des Amazonas ein so regenreiches Gebiet, und daher weiter südlich keine öde Kalahari, sondern die gut bewässerten Striche des „Gran Chaco" (L. Diels).

Physiognomisch zeigen die Tropen der Alten und Neuen Welt, besonders in ihren feuchten Teilen, vielfach gemeinsame Züge und auffällige Uebereinstimmungen. Im Florenbestande ergeben sich aber recht wesentliche Unterschiede. Sie bringen zum Ausdruck, daß die beiden Tropengebiete als differente Florenentwickelungszentren aufzufassen sind. Ganz abgesehen von der gewaltigen Menge endemischer Arten, hat Südamerika eine größere Zahl von Familien, Unterfamilien, Sektionen oder Genera, die entweder auf diesen Kontinent beschränkt sind, oder doch hier ihr ausgesprochenes Massenzentrum aufweisen. Die physiognomische Uebereinstimmung ist daher einfach der Ausdruck der Vereinheitlichung der Flora infolge der gleichartigen Lebensbedingungen.

Entsprechend der langen Trennung der beiden Kontinente, die erst im Miozän zu einem Doppelkontinent verbunden wurden, ist der Austausch der nördlichen holarktischen Florenelemente mit der neotropischen Flora des Südens noch nicht weit vorgeschritten: Daß dieser Austausch so langsam erfolgt, hat zum Teil wohl auch seinen Grund in der schmalen Verbindung und in der Ausbildung eines mittelamerikanischen Xerophytengebietes, das einerseits relativ arm an Arten ist, und andererseits dem weiteren Vordringen der großen Heeresmasse der neotropischen Hygrophyten eine kaum zu überwindende Schranke entgegenstellt. So ist die tatsächliche Vordringungsmöglichkeit auf einen schmalen Küstenstreifen und auf die Vermittelung der westindischen Inselwelt nach Florida beschränkt.

Innerhalb des neotropischen Florenreiches sind vier Hauptentwickelungszentren zu unterscheiden: 1) Fast ganz beschränkt auf die neotropischen Xerophytengebiete sind die Familien der Cacteen und Bromeliaceen sowie die Gattungen Yucca, Dasylirion, Agave mit den verwandten Genera Fourcroya, Polianthes. 2) Die neotropischen Hydromegathermen haben als ihr eigen die Cyclanthaceen, Canaceen, fast alle Marantaceen und Bombacaceen (87 von 110 Arten). Unter den Palmen den ganzen Tribus der Cocoineen, ausgenommen Cocos nucifera L. und Elaeis guineensis L. Aber auch die Mauritieen und Bactrideen sowie die Gattungen Sabal, Copernicia, Geonoma (mit 80 Arten), Phytelephas und viele andere Palmen sind amerikanisch. Ueberhaupt sind die meisten Palmengenera entweder alt- oder neuweltlich. Die Länder und Inseln des karibischen Mittelmeeres beherbergen ein ganzes Heer von Orchideen. Große Gruppen mit Hunderten von Arten sind hier zu Hause, so z. B. die Oncidieen mit über 700 Arten, wovon 300 allein auf die Gattung Oncidium entfallen. Auch Stanhopea mit 20 Species ist tropisch-amerikanisch. Vanilla planifera Andr. hat im östlichen Mexiko ihre Heimat. Auch die Euphorbiaceen sind reichlich vorhanden. Die Kautschukbäume Hevea umfassen 20 tropisch-amerikanische Arten. Manihot zählt 80 Arten, die alle zwischen Argentinien

bis Mexiko auftreten. Hierher der Explosionsfrüchtler Hura crepitans L., ebenso die Sektion Poinsettia der Gattung Euphorbia. Erwähnt seien endlich die als Ameisenpflanzen bekannten und ebenfalls Kautschuk liefernden Cecropien (Moraceen), und die Sinnpflanze (Mimosa pudica L.); damit ist der ungewöhnliche Reichtum dieses Florengebietes an eigenartigen ihm angehörenden Typen wenigstens angedeutet. 3) Das Andengebiet beherbergt zum Teil noch Bäume von tropischer Verwandtschaft, die aber oft sehr hoch ansteigen, so die Wachspalme (Ceroxylon andicola H. B. Kth.), dann besonders die Fieberrindenbäume (Cinchona mit ca. 40 Species, alle in den Anden von Südamerika. Die Fuchsien zählen 60 Arten, nur wenige treten außerhalb Amerika, in Neuseeland, auf. Calceolaria hat 134 Arten, die in den Anden von Chile bis Mexiko verbreitet sind, nur 2 Spezies gehören Neuseeland an. Auch die alpine Strauchformation besitzt ihre Eigenheiten. Hierher gehören die über 300 Arten zählenden Kompositensträucher Baccharis und die Kompositengattung Barnadesia (12 Species); Buddleja (Loganiaceen) mit 70 Arten ist wenigstens vorwiegend andin. Die Saxifragaceensträucher Escallonia zählen 50 ausschließlich südamerikanisch-andine Species. Das Magnoliacceengenus Drimys ist mit 10 Species von Mexiko bis zur Magelhaensstraße verbreitet. Die hochalpine Flora zeigt womöglich noch eine ausgeprägtere Sonderstellung. Groß ist die Zahl eigenartiger Rosetten- (Eryngium humile cav.), Polster- (Azorella diapensioides A. Gray) und Schuppenblattpflanzen (Loricaria ferruginea Wedd., Comp.). Auch das Rosaceengenus Polylepis (10 Species) ist zum größten Teil hochandin. 4) Die südamerikanischen Subtropen. Die Flora dieser Länder hat etwas weniger eigenartiges Gepräge, doch Spezialcharakter ist auch ihr nicht abzusprechen. Araucarien, verschiedene Ilexarten, die Gattung Bougainvillea aus der Familie der Nyctaginaceen, die ebenfalls ihren Schwerpunkt in Amerika hat, die Fächerpalme Thrithrinax sind einige der hervorragendsten Gestalten.

1. Zentralamerikanisches Xerophytenvegetationsreich. Der Schwerpunkt liegt im Hochland von Mexiko; die hauptsächlich nach Südkalifornien, Arizona und Neu-Mexiko gerichteten Ausstrahlungen haben wir bereits kennen gelernt. Dominierend ist das neotropische Xerophytenelement. Doch ist Mexiko ein hochinteressantes Misch- und Uebergangsgebiet, indem die dem Hochland aufgesetzten Gebirge eine Flora von vorherrschend nordischem Charakter beherbergen. Quercus und Pinus bilden auf den hohen Bergen große Waldungen. Die Koniferen sind in Mexiko durch 3 Cupressus, 5 Juniperus, je eine Taxus-, Taxodium-, Pseudotsuga-, Abies-Art und nicht weniger als 17 Pinus vertreten. Der Kiefernwald bestimmt vielfach die Baumgrenze, die Randgebirge sind auf ihrer dem Ozean zugewendeten Seite bis hoch hinauf bewaldet, indessen die Regenschattenseite meist nur baumlose Formationen aufweist. G. Karsten fand in der Nähe der Paßhöhe (1950 m) im hinteren Zacatale sogar einen Podocarpus, der in Amerika hier seine Nordgrenze erreicht. Am Orizaba geht Pinus Montezumae Lamb. bis 4400 m.

Die Begleitpflanzen sind fast alles holarktische Elemente: Arenaria decussata Willd., Potentilla candicans H. B. K., Ranunculus, Helianthemum, Alchemilla; Abies religiosa Lindl. steigt an der Westküste bis in die tropische Region hinab. Die Südgrenze der Kiefer verläuft übrigens bei 13° N., indessen die Eichen nahezu bis zum Aequator vorstoßen. Am Ixtaccihuatl und am Popocatepetl wird die Baumgrenze von Pinus Hartwegii Lindl. bei 4000 m gebildet. Darüber folgen hartblätterige Gräser (Sporobolus, Calamagrostis, Festuca livida Willd., Muehlenbergia), vereinzelt Senecio calcarius H. B. K., Pentstemon gentianoides Poir. Das höchstgehende Gehölz ist Juniperus tetragona Schlecht. Bei der Schneegrenze, die hier bei etwa 4400 m liegt, wachsen Arenaria bryoides Willd., Ceraastium vulcanicum Schlecht., Alchemilla pinnata Ruiz und Draba orbiculata Rosc., meistens Rasen- oder Polsterpflanzen. Die höchsten Gebirgslagen zeigen wohl Mikrothermen-, aber kaum Hekistothermenelemente.

Die Pflanzenwelt der Hochebene hat ein ganz anderes Gepräge. Weite Gebiete sind nahezu baumlos und tragen Steppenwüsten-, ja selbst Wüstencharakter. Nur an Flußläufen trifft man vereinzelt Taxodium mucronatum Ten.; am berühmtesten ist der Riesenbaum bei Oaxaca. Besonders bezeichnend ist aber das Heer sukkulenter Cacteen. In Hunderten von Arten und in den abenteuerlichsten Formen treten Opuntien, Cereus, Mamillaria, Echinocactus mit ihren meistens sehr vergänglichen farbenprächtigen Blüten auf. Hier ist die Heimat von Opuntia Ficus Indica Haw., das Greisenhaupt (Cereus senilis Salm-Dyck.) ist wohl eine der bizarresten Pflanzengestalten, C. nycticalus Link., die „Königin der Nacht", hat Blüten, die so vergänglich sind, daß sie nur wenige Nachtstunden frisch bleiben. Gleich Orgelpfeifen erheben sich die bis 10 m hohen Säulen des C. gemmatus Zucc. Noch gewaltiger und reich verzweigt, von ganz vorsündflutlicher Gestaltung ist C. pecten-aboriginum Engelm. Neben der in einer ungezählten Zahl von Typen variierenden Kaktusform, treten aber im trockenen Hochlande noch andere Gestalten auf, die nicht weniger dazu beitragen dem eigenartigen Vegetationsbild den Stempel des Bizarren aufzudrücken. Neben Yucca aloifolia L. ist die Agavevegetation reich entwickelt. Mit Agave americana L. sieht man öfters A. ferox C. Koch und A. horrida Lem., ferner die eigenartigen Dasylirion-Arten, eine Liliaceengattung, deren sämtliche 10 Arten diesem Florengebiete angehören; der kurze

Stamm trägt einen Schopf langer, flacher, grasartiger, am Rande gezähnter Blätter. Das niedrige Gestrüpp besteht aus Vertretern der Gattung Hechtia (Bromeliacee), sie haben scharfdornige Blattränder; dazu gesellen sich viele blattlose, dornige Sträucher oder niedere Gewächse mit lederigen, weiß behaarten, am Rande umgerollten Blättern. Ganz besonders merkwürdig nimmt sich der vom Grunde an verzweigte, schön rotblühende Tamaricaceenstrauch Fouquieria splendens Engelm. aus. Auch Crassulaceen (Echeveria) kommen vor. Eine saxikole Bromeliacee ist Aechmea paniculata R. et P. Unter den Dornsträuchern fallen besonders Mimosen auf. Dem Hochland fehlen Savannen, dagegen gibt es solche auf der pazifischen Abdachung. Der Händchenbaum, die Sterculiacee Cheirostemon platanoides Humb. et Bonpl., galt lange Zeit als Endemismus der Gebirge von Toluca, südwestlich Mexiko, doch fand sie sich später in Menge an der Grenze der Eichen- und Pinusstufe Guatemalas. Alle diese Pflanzen sind an eine lange und strenge Trockenzeit angepaßt.

2. Neuweltliche Tropen- und Subtropengebiete. Dieses Vegetationsreich umfaßt die atlantischen und pazifischen Küstenlandschaften Mexikos, Zentralamerika, die westindische Inselwelt, und mit Ausschluß der Anden die nördlichen Teile Südamerikas, das ganze Amazonenstromgebiet, sowie das südliche Brasilien mit Ostbolivia und Paraguay, südlich etwa bis zum 33° S.

Vorherrschend sind feucht-tropische Gebiete von Hydromegathermencharakter. Im ursprünglichen Zustand sind dieselben mit Urwald bedeckt. Daneben kommen aber auch Länder mit periodischen Trockenzeiten vor, die entweder laubwerfende, regengrüne Wälder aufweisen, aber auch steppenartige Grasfluren (Llanos, Pampas genannt) oder immergrüne Hartlaubgehölze tragen. Man kann sie als Xerothermen bezeichnen. Sie spielen stellenweise im Landschaftsbild eine wichtige Rolle, so besonders im Orinokogebiet und im Süden der Provinz Minas Geraës bis San Paolo. Die borealen Florenelemente, die sich noch bis Zentralamerika verfolgen lassen, fehlen in Südamerika nahezu ganz. Dieser Mangel ist ein beredtes Zeugnis für die florengeschichtliche Sonderstellung dieses Erdenraumes. Der Artenreichtum ist sehr groß, doch zeigen viele Species ein ziemlich beschränktes Verbreitungsareal. Diese Verhältnisse erlauben die Unterscheidung mehrerer Florenprovinzen, die in ihrem Florenbestand und zum Teil auch in ihrem allgemeinen Charakter nicht unerhebliche Unterschiede aufweisen.

2a) Karibische Provinz (Karibis). Sie umfaßt die Randlandschaften Mexikos, Zentralamerikas, die Antillen und die zum karibischen Meere entwässerten Teile Südamerikas, mit Ausschluß der höheren Anden.

Hat man vom inneren Hochlande Mexikos (mittlere Erhebung ca. 2000 m) kommend die Randgebirge durchquert, so sieht man sich mit einem Schlage in ein ganz anderes Vegetationsgebiet versetzt. Es sind die Tropen in ihrer erstaunlichen Formenfülle und in ihrer verschwenderischen Ueppigkeit, die hier im Gegensatz zur Kahlheit der inneren Landesteile um so überwältigender wirken. Die Grenze der xerophilen und hygrophilen Vegetation ist außerordentlich scharf. Einst bedeckte der tropische Regenwald die ganze Ostnordostflanke des Randgebirgszuges. In den oberen Teilen treten noch immergrüne Eichen, ferner Alnus, Juglans, Myrica, Magnolien, Liquidamber, Cedrela auf; in den tieferen Lagen spielen Palmen, deren Mexiko allein 50 Arten zählt, eine wichtige Rolle. Da erhebt sich die durch ihre Schönheit berühmte Königspalme (Oreodoxa regia H. B. K.), die Kohlpalme (O. oleracea Mart.) wird bis zu 50 m hoch. Auch die als Zimmerpflanzen bei uns viel gehaltenen Chamaedorea sind verbreitet, ferner mehrere Thrinax-Arten und Sabal Palmetto R. et S. Dazu gesellen sich Baumfarne, Cycadeen (Ceratozamia mit 6, Dioon mit 2 Spezies), Musaceen aus der Gattung Heliconia, sowie Musa paradisiaca L. (eingebürgert). Von Nutzhölzern kommen in Betracht der Mahagonibaum (Swietenia Mahagoni L.), eine Meliacee, und das Kampesche- oder Blauholz (Haematoxylon campecheanum L., Leguminose). Die Zingiberaceen sind nur in der Genera Costus und Renealmia vertreten. Cecropien begleiten die Flüsse. Gewaltige Bäume bildet die Combretacee Terminalia. Dazu kommen Lauraceen, Myrtaceen, Anonaceen, Sapotaceen und Wollbäume (Bombax). Die Küsten sind von Mangrovewäldern (Rhizophora Mangle L.) umsäumt, sie bilden einen vortrefflichen Küstenschutz.

Besonders bezeichnend ist aber die intensivere Raumausnutzung. Bis weit ins Geäst sind alle Bäume mit Epiphyten und Lianen über und über bedeckt, auch der Reichtum der Bodenflora ist sehr groß. Da bemerkt man samtblätterige, kletternde Begonien und zahlreiche Araceen mit 5 bis 8 m langen, seilartig herabhängenden Luftwurzeln, wie z. B. das als Zimmerpflanze geschätze Philodendron pertusum Kth. mit seinen durchlöcherten, oder Ph. Imbe Schott mit großen herzförmigen Blättern. Anthurien entwickeln leuchtend rote Spathen. Carludovica utilis Benth. et Hook. ist ein Wurzelkletterer mit zwei-

spaltigen Blättern (Cyclanthaceen). Groß ist die Zahl der Moose, Farne, Hymenophyllaceen, der Selaginellen und Bromeliaceen, die epiphytisch auftreten. Vor allem berühmt sind aber die eine ungeahnte Fülle und Farbenpracht entwickelnden Orchidaceen, bald als grüne Erdorchideen, bald als Saprophyten oder besonders als Epiphyten. Der Endemismenreichtum ist ein außerordentlich großer. Gesneraceen und Melastomaceen sind durch mehrere anisophylle Arten ausgezeichnet. Die Polemoniacee unserer Gärten Cobaea scandens Cav. stammt aus Mexiko, ebenso Commelina coelestris Willd.

Auch das übrige Zentralamerika zeigt nach O. Drude „die Gegensätze zwischen den Abhängen zum Stillen Ozean und zum karibischen Meer, vermittelt durch eine zentrale Plateauflora ohne Coniferen und mit höher hinaufgerückten Eichenformationen". An der Westküste geht der tropische Wald bis 1000 m, alsdann folgen Savannen und über 1300 m Agaven. Noch reicher ist der mit undurchdringlichen Wäldern bedeckte Osthang. Bei 10° n. Br. herrschen dagegen unter dem Einfluß einer von Juni bis Oktober andauernden Regenzeit auch im Inneren des Landes lichte, regengrüne Waldungen von Cedrelen, Bombax-, Bursera-, Cupania- (Sapind.) und Inga- (Leguminosen) arten, begleitet von dornigen Mimosen. Delpino hat auf die große Zahl von Pflanzen mit leuchtend roten, wagerecht abstehenden (Gesnera, Lobelia, Stachys), von Kolibris befruchteten Blüten dieser Region hingewiesen.

Die Flora Westindiens hat dagegen mehr Aehnlichkeit mit derjenigen Südamerikas als mit der von Zentralamerika. Uebrigens zeigen die einzelnen Inseln sehr weitgehende Abweichungen, zurückzuführen auf die nach ihrer Loslösung vom südamerikanischen Festland erfolgte frühzeitige Sonderentwickelung. Kuba und Jamaika besitzen viele für diese Inseln bezeichnende Genera, von oft ausgesprochen konservativem Gepräge. Die Antillen zählen gegen 100 endemische Gattungen. Theobroma cacao L. ist auf den Antillen und von Mexiko bis Guayana einheimisch. In dem feuchtwarmen Klima erreichen die Ueberpflanzen eine erstaunliche Entfaltung, die Hauptmasse, mehrere tausend Arten, stellt wiederum die Familie der Orchideen. Neben Bromeliaceen, Gesneraceen und Rubiaceen trifft man auch epiphytische Ericaceen, Cacteen und Clusiaceen (Gutiferen), ja selbst Sträucher wie die Bignoniacee Schlegelia violacea Griseb. treten epiphytisch auf und entwickeln große Blattflächen. Von borealen Elementen haben die Antillen Pinus occidentalis H. B. et K.; sie entwickelt Stämme von 60 m Höhe und 3 bis 4 m im Umfang, und bildet in einer Meereshöhe von 1200 bis 2300 m prachtvolle Waldungen, doch wird sie vereinzelt bis zur Küste angetroffen. Auch Juniperus virginiana L. und Juniperus bermudiana L. sind auf einigen Inseln anzutreffen, früher lieferten sie fast alles Holz der Bleistifte und Zigarrenkistchen. Nur Kuba, Haiti und Jamaika besitzen eine Hochgebirgsflora (2300 bis 2900 m). In der Bergstufe wachsen Lauraceen wie Phoebe montana Griseb. und Nectandra sanguinea Roland., ferner Podocarpus und eine Walnuß (Juglans jamaicensis C. DC., darüber folgen Farnwälder. Im Regenschatten trifft man auch dürre Croton und Cacteen sowie von Palmen die stachelbewehrte Acrocomia lasiospatha Mart. und die fächerwedelige Sabal umbraculiferum Mart.

Die kolombisch-venezuelische Tropenregion. Dieses Gebiet zeigt in den Vegetationstypen und in der Höhengliederung Uebereinstimmung mit der atlantischen Küstenzone Mexikos; im Florenbestand ergeben sich dagegen viele Unterschiede, indem zahlreiche vikarisierende Arten auftreten. Die Tropenregion erreicht im Andengebiet etwa eine Höhe von 1500 m. Als Charakterpflanze tritt die Elfenbeinpalme (Phytelephas macrocarpa R. et P.) an Flüssen, Bächen, Quellsümpfen der Niederung und Bergstufe auf. Auf kurzem, kaum 2 m hohem Stamm entwickelt sie die mächtigen, schön geschwungenen Fiederblätter. Ihre Steinnüsse liefern vegetabilisches Elfenbein. Auch die Kokospalme (Cocos nucifera L.) scheint hier heimisch zu sein. Im Tropenwalde sind andere Palmen aus den Genera Cocos, Attalea und Iriartea reichlich vorhanden. Aus den jungen Blättern der Carludovica palmata Ruiz et Pav. werden die echten Panamahüte verfertigt. Die verbreitetste Fächerpalme ist aber Mauritia flexuosa L. f., ihr Verbreitungsareal erstreckt sich von Trinidad bis Minas Geraës.

Zum Landschaftbild gehören auch die Myrtaceenbäume Couroupita guianensis Aubl. und weiter westlich Couroupita nicaraguensis DC. Der Kuhbaum (Galactodendron utile H. B. Kth.) liefert einen genießbaren Milchsaft.

2b) Cisäquatoriale Savannenprovinz. Die cisäquatoriale Savannenprovinz umschließt die Llanos des Orinokobeckens, mit Einschluß der Insel Trinidad und der inneren Teile Guayanas. Küstenketten verwehren den feuchten Meerwinden das Eindringen in den Kontinent, so daß sich ein gehölzfeindliches Klima ausbilden mußte. Während unseres Winters und Vorfrühlings herrscht eine etwa fünf Monate dauernde intensive Trockenheit. Die nachteiligen Wirkungen der fehlenden Niederschläge werden noch erhöht durch große Hitze (Mittel 30° C) und durch den trockenen Ostpassat. In dieser Zeit bleibt sogar Taubildung vielfach aus. Daher ist der Wald auf den ziemlich schmalen Küstensaum beschränkt. An Flußläufen trifft man im Binnenland Galeriewald oder in begünstigten Strichen der Savannen lichten Parkwald. In Guyana, wo das Randgebirge niedriger und mehrfach unterbrochen ist, findet ein wiederholter Wechsel von Savanne und Urwald statt. Die anhaltenden Niederschläge der Regenzeit bedingen im Inneren ein Grasflurklima. So bildet dieses Trockengebiet für die meisten brasilianischen Urwaldbäume eine absolute Schranke.

Ein Florenaustausch zwischen Hylaea und Karibis erfolgt fast nur längs der ungesunden

Küstenzone. Im Amazonas- und Orinokodelta wächst die Hutpalme (Manicaria saccifera Gaertn.), um dann weiter nach Trinidad und Zentralamerika auszustrahlen. Aehnlich verhält sich eine Barbacenia (Velloziacee). Der guayanische Küstenwald ist reich an Pfeffergewächsen. Einen „Wald über dem Walde“ bildet die riesenhafte „Mora“ [Dimorphandra guianensis (Schomb.) Bn.], eine Leguminose. Im Galeriewald sieht man besonders Cecropien und Araceen. — Die Llanos am Orinoko sind weite Flach- und Hügelländer, die mit bis 2 m hohen Grasfluren bedeckt sind; vorherrschend sind derbe, xerophytische Paspalumarten, Leptochloa virgata Beauv., Hymmachne amplexicaulis Nees, sowie Panicum-, Cyperus-, Kyllingiaspecies. Hin und wieder erheben sich einige schlanke Mauritia- und Copernicapalmen oder Einzelbäume aus der Familie der Proteaceen (Roupala acuminata Kth.), der Ternströmiaceen oder Leguminosen (Swartzia).

Reicher sind die Savannen Guyanas. Schomburgk gibt folgende Schilderung: „Aus dem zarten Grün leuchten die blauen und hellroten Blütenfarben von Xyrideen und Gentianeen, ganze Strecken einnehmend, wie Blumenbeete hervor, zwischen ihnen die weißen Sterne einer Amaryllis und die Orchideen; an den verdorrten Halmen rankende oder aufrechte Leguminosen, Malvaceen mit großen Blüten und andere Stauden in seltener Ergiebigkeit. In der Mitte des Oktober verliert die 3 bis 4 m hohe Grasflur ihre grüne Farbe und gleicht nun einem reifen, sehr dünn gesäten Getreidefelde, wo die Hitze den verdorrenden Ueberresten der Vegetation ein gelbes oder fahles Kolorit erteilt. Mit dem Eintritt der Regenzeit treiben die Knospen rasch aufs neue, manche Blüten erscheinen schon vor der Entfaltung der Blätter, andere mit ihnen und in kurzer Zeit ist das üppige Grün mit seinem sonstigen Farbenschmuck wiederhergestellt.“

Auf den baumlosen Gebirgskämmen sind strauchige Ericaceen verbreitet, auf der Küstenkette die „Pejoales“ (Gaultheria odorata Willd.) und die an unsere Heidelbeere erinnernde Gaylussacia buxifolia H. B. et K. Das höchste Gebirge, die Roraima (2600 m), hat Savannen. Selten schön ist der Anblick derselben, wenn die Ericaceen und Bejarien, die die Rhododendren der Alten Welt ersetzen, in voller Blüte stehen. In den Erosionsfurchen und an Flußufern ziehen sich Dickichte der herrlichen Kielmeyera angustifolia Pohl (Ternstroem.) hin. Sie sind über und über mit prächtig karminroten, großen, oleanderartigen Blüten bedeckt und blenden beim Sonnenschein durch ihre leuchtende Färbung das Auge.

2c) Hylaea. Das größte und ausgeprägteste Regenwaldgebiet der Erde, das bis zu 3 m Regenhöhe aufweist. Es umfaßt das ganze Amazonasgebiet, die Quellgebiete des Orinoko-, und des Paranasystems. Wir schließen auch noch Ostbrasilien ein. Nur in der Nähe der Küste kommt es durch das zeitweise Herrschen trockener Winde zu einer nicht sehr scharfen Gliederung in Regen- und Trockenzeiten. Etwas ausgesprochener ist der Gegensatz der Jahreszeiten auf der Leeseite der ostbrasilianischen Gebirge. Im gewaltigen Binnenland gibt es weite Ländereien mit Niederschlägen, die das ganze Jahr andauern. Der außerordentlich reich gemischte Urwald läßt zwei Formen unterscheiden, der „Ete“-Wald auf niemals überschwemmten Boden und der „Igapo“-Wald der tiefsten Lagen, die periodisch unter Wasser gesetzt werden und in denen die Palmen (ca. 180 Arten) ihren größten Reichtum entfalten. Der Etewald ist viel reicher gemischt, die meisten Endemen des Gebietes gehören ihm an. Erst an den Abhängen der Kordillere findet der Regenwald seine Grenze; der Uebergang zum Gebirgswald bezeichnet eine allgemeine Verarmung und Verkümmerung der Bäume, die schließlich zu flechtenbehangenen Buschdickichten werden. Gegen Süden ist die Grenze wenig scharf. Der Regenwald geht hier in laubwechselnde Monsumwälder über, die mit zunehmender Trockenheit und stärkeren Temperaturschwankungen mehr und mehr von xerophytischen Strauchformationen und Savannen unterbrochen werden. Ostbrasilien, Nordargentien und Ostbolivien sind dafür Beispiele.

Eine der gemeinsten Palmen des unteren Amazonas, die besonders auf Sandbänken wächst, ist Astrocaryum Tucuma Mart., dazu gesellt sich häufig Manicaria saccifera Gaertn. Die „Jarina“ (Phytelephas microcarpa R. et P.) umsäumt die Flußufer des mittleren und oberen Amazonas und dessen Nebenflüsse, und in etwas größerer Entfernung vom Wasser bemerkt man mehrere Kokospalmen (Cocos Inajai [Spruce] Trail). In den trägen, oft seeartig erweiterten Flußläufen sieht man die gewaltigen, bis 1,5 m im Durchmesser erreichenden Blätter der Victoria regia Lindl. fast stets begleitet von der herrlich blaublütigen Eichhornia azurea K. oder von Pontederia cordata L. In flachen, fast stagnierenden Gewässern siedelt sich dazwischen massenhaft Oryza sativa L. an, J. Huber hält die Pflanze wahrscheinlich für einheimisch. Angeschwemmtes Holz und Gras bilden öfters der Schiffahrt sehr hinderliche Barren.

Die Küstenlinie wird hauptsächlich von vier Vegetationsformen begleitet. An Flußmündungen, Lagunen, stillen Buchten trifft man den Mangrovewald mit seinen drei Leitpflanzen: Rhizophora Mangle L. v. rascemosa Mey., Avicennia nitida Jacq. (Nordbrasilien) und A. tomentosa Jacq. (Verbenacee). Auf sandigen Flächen und den Außendünen herrscht die halophile Pes caprae-Formation. Charakterpflanze ist die an allen tropischen Dünenküsten verbreitete Ipomoea pes caprae

Sweet mit ihren lang hinkriechenden krautigen Stengeln und seitlichen Kurztrieben, die große fleischige Blattbüschel tragen. Weitere langstengelige Sandkräuter sind Ipomoea carnosa R. Dr., das Halbgras Remirea maritima Aubl. und das Stolonengras Stenotaphrum americanum Schrank., Polygala Cyparissias St. Hil. ist Tiefwurzler. An Felsküsten sind zahlreiche starrblätterige Felsenbromeliaceen angesiedelt. Besonderes Interesse gewährt aber die Restinga-Formation, die hinter den Außendünen, öfters in einer Breite von mehreren Kilometern auftritt. Sie besteht hauptsächlich aus immergrünen, dicht belaubten Sträuchern, in offener Vergesellschaftung und wird begleitet von sandbewohnenden Cacteen.

Reichhaltiger ist der „Ete"-Wald, der sich aus mehreren Etagen aufbaut: zuerst die Schattenflora des Bodens, dann kleines Gesträuch, mittelgroße Bäume, hohe Bäume mit stattlicher, ausgebreiteter Krone und Waldriesen, die das zusammenhängende Laubdach weit überragen. Die Palmen fehlen nicht, treten aber ziemlich zurück. Da sieht man Oenocarpus distichus Mart. mit fächerförmig angeordneten Wedeln. Aus dem tropischen Regenwald Südbrasiliens erheben sich die schlanken Euterpe edulis Mart.; Astrocaryum Mumbaca Mart. ist eine der wenigen als Unterholz auftretenden Palmen. Die Hauptmasse bilden Laubhölzer (über 2000 Arten), die zum Teil sehr wertvoll sind, so besonders die „Seringueiras". Die wertvollste Kautschukpflanze ist Hevea brasiliensis Müll. Argov. (Euphorb.), deren Südgrenze bei 15° S. liegt. Dieses Genus ist im Gebiet mit 12 polymorphen Arten vertreten. Die „Seringueira" kommt sowohl auf periodisch überschwemmten als auf trockenen Böden vor. Sehr wichtig ist auch die 50 m hoch werdende Bertholletia excelsa H. B., die der hauptsächlich neotropischen Familie der Leythidaceen angehört. Sie liefert die Paranüsse. Die kleine Familie der Caryocaraceen ist ausschließlich neotropisch, ihr hervorragendster Vertreter ist Caryocar villosum (Aubl.) Pers. Auch die Humiriaceen sind vorwiegend tropisch-amerikanisch, die zu ihnen gehörige Saccoglottis Uchi Hub. liefert eine ölhaltige Frucht. Parkia pendula Benth., eine Mimosoide, bildet schöne Schirmbäume mit lang herabhängenden Infloreszenzen. Bäume erster Größe sind auch die Leguminosen Andira retusa H. B. und Dipteryx odorata Aubl. Die Sapindacee Paullinia Cupana H. B. liefert koffeinhaltige Samen.

Was diese Urwälder aber ganz besonders auszeichnet, das ist die große Zahl an Lianen, Epiphyten und Ameisenpflanzen.

Unter den Lianen bemerkt man häufig die Guirlanden der Vanille (Vanilla aromatica Swartz) sowie die undurchdringlichen Netze von Smilax Spruceana A. DC., einer Art Sassaparille. Die Gattungen Ficus und Coussapoa (Morac.) entwickeln Baumwürger. Epiphytisch treten hauptsächlich auf Moose, Bärlappe, Farne (meist als hygrophytische Luftpflanzen), Platycerium andinum Bak., Polypodium decumanum Willd., Trichomanes punctatum Poir., Asplenium juglandifolium Lam., Orchideen, Araceen (Anthurium, Monstera, Philodendron), Piperaceen (Peperomia), Guttiferen (Clusia), Moraceen, Rubiaceen (Hillia), Bromeliaceen (Aechmea, Billbergia, Nidularia) und im xerophytischen Waldgebiet sogar Cacteen (Rhipsalis spec.). Cereus megalanthus K. Sch. hat weiße, die größten bisher bekannten Cacteenblüten, mit einem Durchmesser von 4 dm. Die Epiphytenflora scheint ihr Massenzentrum in den Gebirgs- und Küstengegenden Südbrasiliens zu haben. Vom größten Interesse ist endlich die stattliche Zahl von Ameisenpflanzen (vgl. den Artikel „Ameisenpflanzen"). Als Wohnräume dienen meistens die Achsenorgane. In erster Linie kommen die Cecropien (Morac.) mit wirtelig gestellten Aesten und großen, meist handförmig gelappten Blättern in Betracht. Oefters gehören sie zu den Charakterpflanzen der Flußufer, wie Cecropia riparia Warb. und Cecropia stenostachya Warb. des Amazonas. Diese Arten stehen meistens auf Stelzenwurzeln, so daß bei Hochwasser nur die Kronen aus den Fluten hervorragen. Cecropia sciadophylla Mart. gehört der „Terra firma" an, Cecropia arenaria Warb. bevorzugt offene, sandige Orte. In der Familie der Polygonaceen sind mehrere Triplaris myrmekophil. Myrmekophyten kommen auch bei Euphorbiaceen (Sapium taburu Uhle usw.), Melastomaceen (Pterocladon Sprucei Hook. f.), Rubiaceen (Duroia hirsuta K. Sch.), Boraginaceen (Cordia nodosa Lam.) usw. vor. Ameisenwohnstätten können auch Blattschläuche (Tococa guianensis Aubl., Melastom.) sein. Spruce berichtet, daß auf seinen Wanderungen auf eine Entfernung eines Breiten- und Längengrades die Hälfte der Flora sich geändert habe, ein sprechendes Zeugnis für die Kleinheit der Areale und die durch die Dichtigkeit des Urwaldes erschwerte Wanderung.

2d) Pampasregion. An die Hylaea schließt sich im Süden die Pampasregion an, sie umfaßt den ganzen Süden Amerikas, östlich von der Kordillere, mit Ausnahme des südlichsten Patagoniens und Feuerlands. Vorherrschend sind Grasländer und Steppen. Wie in Afrika, so löst sich auch in der Neotropis der tropische Regenwald gegen die Savannen, hier „Pampas" genannt, allmählich auf. Baumarmut macht sich zuerst auf den höheren Teilen der Plateaus und der Inselgebirge bemerkbar, später folgt der Wald mehr und mehr den Flußtälern und wird so allmählich zum Gallériewald. Zuletzt sieht man Bäume nur noch in Depressionen, in Form sehr stark gelichteter

Parklandschaften. Nach Süden nimmt die Baumlosigkeit immer mehr zu, so daß am Rio Negro in Patagonien eine einzelne Akazie von den Eingeborenen wie ein Heiligtum verehrt wird. Einzig am Ostfuß der Anden ermöglicht der reichlichere Niederschlag einen Vorstoß eines schmalen Streifens subtropischen Waldes bis zum 27° s. Br. (Catamarca). Die Pampas sind mit den Prärien Nordamerikas zu vergleichen, doch ist das Klima weniger extrem und etwas feuchter, zwei Momente, die für die wirtschaftliche Entwickelung dieser Gebiete zu Getreidekammern und Viehzuchtländern größten Maßstabes von hohem Wert sind.

Die Pflanzenwelt der Pampasregion ist übrigens keineswegs so einförmig, wie diese kurze Vegetationsskizze vermuten lassen könnte. Im Uebergangsgebiet zum subtropischen und tropischen Regenwald gibt es laubwerfende Waldungen, die nur zur Regenzeit frisch-grüne Laubmassen tragen, im Juli und August aber kahl, doch über und über mit Blüten bedeckt sind, — ein höchst eigenartiger Anblick. Th. Herzog gibt ein solches Vegetationsbild aus Ost-Bolivia. „Wir kamen durch leicht welliges Gelände, in dem Savanne und Wald fortwährend wechselten. Die ganze Gegend prangte im entzückendsten Blütenkleid. Sie war der reine Blumenwald, wo die mächtigen, selbst unsere alten Eichen und Linden an Umfang noch übertreffenden Baumkronen ein einziges, volles Blumenbukett bildeten und die buntesten Farben sich zum Strauße ballten. Nicht ein Fleckchen Grün, so weit das Auge blickte, und trotzdem diese Kraft und Fülle in der Pflanzenwelt! Selbst die schlanken, hohen Cusipalmen, die ihre Kronen auf kerzengeraden Säulen noch über die blühenden Kuppen der Waldbäume erheben, schmiegen sich in ihrem zart blaugrauen Kolorit harmonisch in das fremdartige und doch so schöne Bild.“ Diese Wälder bekunden durch ihre bezeichnendsten Bäume nahe Beziehungen zu den brasilianischen „Caatingas“. Bis weit in die Savanne hinein bildet die Wachspalme (Copernicia cerifera Mart.) große, lichte, inselartige Haine, ihr Hauptareal liegt zwischen 20 bis 25° S. Ihr Vorkommen zeigt immer periodisch überschwemmte Böden an. Diese Palmen erheben sich aus hochwüchsigen Grassavannen. Als Begleiter bemerkt man dornige Mimosen (Mimosa cebil Griseb., M. hexandra Micheli) und Akazien (A. Farnesiana Willd.) und Leguminosensträucher (Bauhinia microphylla Vog.), Verbenaceen (Baillonia amabilis Bocq.) oder Capparidaceen (Crataeva coriacea Herzog). Der Graswuchs der Savannen ist überall üppig. Die Halme von Paspalum-Andropogon- und Pennisetum-Arten, der drei herrschenden Gattungen, erreichen durchschnittlich 2 m. Das mesopotamische Gebiet zwischen Parana und Uruguay ist besonders in den Stromtälern noch reich an brasilianischen Typen (ca. 25%), hier und in Paraguay ist die Heimat des Mate (Ilex paraguaiensis St. Hil.) und der in den Mittelmeerländern nun allgemein verbreiteten Kermesbeere (Phytolacca dioica L.), die obwohl nicht verholzend, doch fast Baumform annimmt und in der Pampas vielfach als Schattenspender gehalten wird.

In den niederschlagsärmeren Teilen herrscht von Ostbolivia bis zum Rio Colorado vielfach die Chanjarsteppe, der „Monte“ des Südamerikaners, dichte Dorngebüsche mit eingestreuten Sukkulenten. Es dominieren dornige Krüppelbäume und Sträucher, besonders Mimoseen, wie der „Espino“ (Acacia Farnesiana Willd.), der langstachelige „Kisal“ (Prosopis ruscifolia Griseb.), der „Retortono“ [Prosopis strombulifera (Link) Benth.] mit gerbstoffhaltigen Früchten und oft von einem Wurzelschmarotzer, der Hydnoree Prosopanche Burmeisteri de Bary befallen. Dazu kommt widerhakiger Zizyphus (im Norden Zizyphus oblongifolia J. Moore, südlicher Zizyphus Mistol Griseb.), die Celastracee Maytenus vitis Idaea Griseb., dann Capparidaceen wie Capparis salicifolia Griseb., ferner der Chañar, die Leguminose Gourliea decorticans Gill. Ferner stellen sich ein: Kandelabercacteen (Cereus stenogonus K. Sch.), kriechende oder bäumchenförmige Opuntien, die dickblätterige, rosarotblütige Peireskia sacharosa Griseb. und die stachelige Zwergpalme Trithrinax brasiliensis Mart. Der Boden wird vielfach von einem nahezu lückenlos geschlossenen Bestand von Bromeliaceen mit starren Rosettenblättern bedeckt. Dominierend sind Bromelia Serra Griseb. und Aechmea polystachya (Vell.) Mez. Aus diesen bald dichten, bald offeneren Gestrüppen erheben sich zuweilen vereinzelte Bäume, die Apocynacee Aspidosperma Quebracho blanco Schld., einförmige Gestalten mit runder, breiter, stets flechtenbehangener Krone, die Bulnesia Sarmienti Lor. (Zygophyll.) mit sehr unregelmäßiger, armseliger Krone, die nur dürftig mit einpaarigen Fiederblättern besetzt ist und schließlich die Caesalpinia melanocarpa Griseb. Viele dieser Arten sind im Gebiet endemisch, andere sind brasilianische Einstrahler, dritte finden sich im chilenischen Mesophytengebiet wieder.

Auf dem 600 bis 1000 m über Meer gelegenen südbrasilianischen Hochland von Parana finden sich lichte Waldungen einer zweihäusigen Konifere, der Araucaria brasiliana A. Rich. Neben 2 Podocarpus ist dies das einzige Nadelholz Brasiliens. Die älteren Bäume haben Stämme bis zu 2,5 m Durchmesser und 50 m Höhe, sie tragen eine weitausladende korymbusartige Schirmkrone. Das Verbreitungsgebiet dieses Nadelholzes erstreckt sich von 18 bis 29° 30′ S. In diesen Wäldern wächst in den südlichen Provinzen

häufig der Matebaum, sonst ist der Boden nur mit Gras, Stauden und niedrigem Gesträuch bewachsen.

In Südargentinien kommt die Grassteppe immer mehr zur Hegemonie. Das gilt auch für Patagonien, wo Opuntia Darwinii Hensl. die Südgrenze der Cacteen bezeichnet.

2e) Andines Vegetationsreich. Ununterbrochen erstreckt sich die gewaltige dem pazifischen Ozean stark genäherte Gebirgsmauer der Anden von 9° N. bis zur Magelhaenstraße, um selbst auf Feuerland nochmals ansehnliche Berge zu bilden und erst bei 56° S. auszulaufen. Der größte Teil der Anden fällt in die Tropenregion, der Rest gehört den Subtropen und der südlich gemäßigten Zone an. Infolge der bedeutenden Erhebungen ist aber der tropische Florencharakter nur wenig ausgeprägt und auf die tieferen Lagen beschränkt. Da die Gebirgszüge im mittleren Teil der Kordillere auseinander weichen, so entstehen hier sanft gewellte, sehr niederschlagsarme Hochebenen (Puna), die nur spärliche Sommerregen und somit Wüstencharakter haben. Im Gebiet von Atacama (Südperu bis Nordchile) ist sogar die Küste nahezu regenlos und daher arid. Kulturoasen vermögen hier einzig die wenigen aus dem Gebirge kommenden Bäche zu schaffen, nur während der Winternebel bedeckt sich das Gelände mit einem dürftig grünen Anflug. Doch ist in Südamerika die Wüste im Vergleich zu anderen Kontinenten schwach entwickelt.

Am Westfuß der Anden läßt sich von Norden nach Süden folgender Wechsel der Pflanzendecke feststellen. Von ca. 9° N. bis zur Bucht von Guayaquil herrscht der immergrüne tropische, mittelamerikanisch-karibische Vegetationstypus. Südlich folgt bis zum 18° S. eine Zone mit wenigstens dreimonatlicher Trockenperiode. Vorherrschend sind immergrüne Laubhölzer, die sich zu Urwäldern vereinigen, dazwischen erscheinen xerophytische Vergesellschaftungen, welche besonders weiter südlich immer mehr in den Vordergrund treten. Von 18 bis 28° S. dominieren Wüstensteppen und Wüsten, die später durch eine Zone immergrüner Gebüsche mit mehr oder weniger fehlendem Baumwuchs abgelöst werden. Sie erinnert in mancher Hinsicht an die mediterranen Macchien. Wie die südlichen Mittelmeerländer ist auch dieses Gebiet durch Winterregen (Juli) ausgezeichnet. Mit 34° S. gelangt man in die Region dichter, immergrüner Laubwälder und Gebüsche, neben den letzten Palmen stellen sich südhemisphärische Zapfenbäume ein. Regen fällt zu allen Jahreszeiten. Schon von 40° S. an tritt das antarktische Element mehr und mehr in den Vordergrund.

Südöstlich von Iquique liegt im Gebirge das Hauptverbreitungsareal von Prosopis tamarugo, längs der Küste nördlich Caldera (24° 30′ bis 27° S.) dasjenige von Euphorbia lactiflua Phil. Um Valparaiso (32 bis 35° 30′ S.) bemerkt man Jubaea spectabilis H. B. et K. Südlich und südöstlich von Concepcion (37° 30′ bis 41° S.) bildet Araucaria imbricata Pav. Waldungen. Das Areal von Nothofagus obliqua Bl. liegt zwischen Valparaiso im Norden (33° S.) und Puerto Pont (41° 33′ S.) im Süden. Wichtige Südgrenzen sind: für Polylepis 22° S., Oxalis gigantea Barn. 31° S., Prosopis 35° S., Echinocactus 36° 40′ S., die Rosacee Eucryphia cordifolia Cav. 43° 30′ S., die Bromeliaceen 44° 40′ S., die Colihue-Bambusen 49° 25′ S. und die baumartigen Myrtaceen, wie Myrtus luma Barn. 53° S.. In den südlichsten Anden trifft man merkwürdigerweise auch einige boreale Typen wie die Mehlprimel (Primula farinosa L.); südlich von 39° 30′ S. ferner: Draba incana L., Empetrum nigrum L., zum Teil in einer rotfrüchtigen Rasse, Erigeron alpinus L., Trisetum subspicatum Pal., Phleum alpinum L. usw. Beachtenswert sind ferner Beziehungen zum nordpazifischen Florengebiet. Es sei an Libocedrus, an Mimulus luteus L. erinnert, die sowohl Kalifornien als Chile angehören, im Zwischengebiet aber fehlen. Die Polemoniacee Colloma grandiflora Dougl. gehört Kalifornien an, die nah verwandte Colloma Cavanillesii Hook. et Arn. Chile. Auf das häufige Auftreten von Elementen der Chanjarsteppe Argentiniens in Chile ist schon hingewiesen worden. Aber selbst zur Flora Neuseelands ergeben sich auffallende Beziehungen. K. Reiche erwähnt nicht weniger als 64 Arten, von denen 14 antarktische Elemente sind. Beziehungen zur Tropenflora sind wesentlich nur in den Farnen zu bemerken. Chile und besonders dessen südliche Teile besitzen somit eine höchst merkwürdige Mischflora. Von besonders hervorragenden Bäumen sind noch hervorzuheben die in bewässerten Tälern mit der Seifenrinde (Quillaja saponaria Mol.) auftretende Lauracee Boldu chilanum Nees, sowie die in Peru und Chile mit 6 Arten heimische Rosaceengattung Kageneckia. Die Form der Lilienbäume ist in mehreren Arten durch die Bromeliacee Puya vertreten.

Die zentralandine „Puna“ hat eine Flora, die viel Aehnlichkeit mit derjenigen des trockenen mexikanischen Hochlandes zeigt. Auf weite Gebiete herrscht eine Dornbusch- und Cacteensteppe. Einzelne Arten, wie Alvaradoa amorphoides Liebm. (Sapind) finden sich sowohl in Mexiko als in der „Tucuman-Zone“, fehlen aber dem Zwischengebiet. Die Mehrzahl der Holzgewächse sind dornige, dicht-beastete Gestrüppe: Colletia spinosa Lam., Acacia macracantha H. B., Capparis retusa Griseb. Bestimmend für das Landschaftsbild sind die Kandelaberstämme von Cereus peruvianus Mill., deren Dornstacheln öfters goldgelbe Flechten oder buntblühende Tillandsien schmücken. Saftiges Grün

bemerkt man nach Th. Herzog nur am Ufer der schnell dahinfließenden, silberklaren Bäche. Schinus Molle L. säumt überall die Ufer, an feuchten Hängen sieht man Büsche von Alnus jorullensis H. B. K. krummholzartige Bestände bilden. Passiflora umbilicata Griseb. und Mutisia viciaefolia Cav. (Comp.) und zwei Weiden durchziehen das Gebüsch und schmücken dasselbe mit violettpurpurenen und orangeroten Blüten. In der Grassteppe der Hochlagen begegnet man vereinzelten Podocarpus Parlatorei Pilger und Krüppelwäldchen von Polylepis incana Kth. Zwischen 4000 und 5000 m verschwinden auch diese Gewächse. In der wüstenhaften Hochgebirgssteppe sieht man die riesenhaft verholzten Polster von Azorellaarten, Krüppelbüsche der Baccharis Tola Thil. die harten Grasbüschel der Stipa Ichu Kth. und bizarre Säulencacteen. Besonders auffällig ist der prächtige, bis 3 m hohe Pilocereus Celsianus Cels., dessen hechtblauen Säulen an der Spitze große, zartgelbe, von einem ganzen Strahlenkranz silberschimmernder Haare umgebene Blütenkelche entsprossen. Die eigentliche Puna ist fast vegetationslose Wüste. Unter den Pflanzen der höheren Gebirgslagen spielen holzige Kompositen (Barnadesia, Chuquiraga, Mutisia) und noch höher weißfilzige Stauden derselben Familien eine wichtige Rolle, so Culcitium nivale H. B. Kth. in Ecuador; Espeletia grandiflora Humb. Bonpl., ein „baumförmiges Edelweiß" wird bis 6 m hoch und bedeckt bei Bogota mit Zwergpalmen weite Strecken. Unter den Stauden und Kräutern der alpinen Stufe findet man einerseits boreale (Saxifraga, Alchemilla, Astragalus, Gentiana), andererseits südliche Typen (Acaena, Azorella, Bolax). Die Kartoffel wächst in der trockenen Region, auch im größten Teil von Chile wild.

Der Ostabhang der Kordilleren von Bolivia, sowie die beiden Hänge nördlich von 10° S. haben reichere Niederschläge, so daß der Hydromegathermencharakter bis hoch ins Gebirge (3400 m) gewahrt bleibt. Der wertvollste Bestandteil dieser Wälder sind die Fieberrindenbäume (Cinchona), und der Cocastrauch (Erythroxylon Coca Lam.), das beliebte, allgemein verbreitete Genußmittel der Eingeborenen (vgl. den Artikel „Genußmittel"). Im nebelreichen, kühlen Gebirgsklima fühlt sich sogar noch eine Palme, Oreodoxa frigida H. B. Kth. heimisch. In den Kordilleren von Columbia geht die stattliche Wachspalme Neugranadas (Ceroxylon andina Humb. Bonpl.) bis 2924 m. Auch andere, tropische Formen, wie Bambusen, steigen außergewöhnlich hoch an. Die Bambuse Chusquea aristata Munro findet sich bei Quito zwischen 3950 bis 4570 m; die verwandte Ch. Fendleri Munro geht von der Küste bis zu 3625 m. Im Tiefland beträgt die mittlere Jahrestemperatur 25° C, an der oberen Grenze nur 6,5° C. In der Kordillere Columbiens liegt die Südgrenze der Eichen und Nußbäume.

III. Paläotropisches Florenreich
Paläotropis.

Die Paläotropis zerfällt in 2 Gebiete:

1. Das indoafrikanische Vegetationsreich (Indoafricanum). Das Indoafricanum umfaßt Vorderindien mit Ausschluß von Ceylon und den größten Teil Afrikas, vom Südrand der Sahara bis zum Orange River, nebst den ostafrikanischen Inseln. Im Norden bilden ausgedehnte Wüstenländer und Hochgebirge eine wirksame Florenschranke gegen die Holarktis. Im Süden bewirkt die pflanzenfeindliche Kalahari eine ähnliche Sonderung gegenüber der Kapflora. Gegen das Malesicum bildet der weite indische Ozean eine wirksame Barriere; einzig in Assam und im östlichen Bengalen vermittelt eine verhältnismäßig schmale Landbrücke den Uebergang nach dem malesischen Gebiet. So ist das indoafrikanische Vegetationsreich nach allen Seiten scharf abgegrenzt. Es umschließt Hydromegathermen- und Xerophytengebiete, ausgedehnte Wald- und Steppenländer. Bald herrscht der eine oder der andere dieser Landschaftstypen auf weite Strecken, bald findet ein ziemlich reger Wechsel statt, bedingt durch entsprechende klimatische Differenzen. Die Niederschläge sind durchschnittlich geringer als in Malesien, die thermischen Verhältnisse zeigen größere Schwankungen. Damit geht Hand in Hand ein lebhafterer Wechsel der Formationen, obwohl wie L. Diels hervorhebt, die Formenmannigfaltigkeit der Flora entschieden geringer ist.

Der Wechsel im allgemeinen Landschaftsbild vollzieht sich in doppelter Weise. Die reichsten Niederschläge hat die Aequatorialregion. Von hier nehmen dieselben nach Norden und nach Süden ziemlich gleichmäßig ab, so daß man in beiden Richtungen aus dem gewaltigen Urwaldgebiet der tropischen Regenwälder, durch offene Parklandschaften, in Savannen mit Galleriewäldern, in Steppen und schließlich in Wüstenländer gelangt. Im Süden vollzieht sich der Wechsel rascher als im Norden. Diese Verhältnisse treffen ganz besonders für Westafrika, das klimatisch unter atlantischem Regiment steht, zu. Im gebirgigen Ostafrika und in Vorderindien wird durch die lokale Topographie ein regerer Klima- und Florenwechsel bedingt. Hier sieht man das Waldgebiet von Steppen durchsetzt, die stellenweise sogar beinahe

Wüstencharakter annehmen. In dieser viel mannigfaltiger gestalteten ostafrikanischen Region wird die Pflanzenwanderung weder durch lange Gebirgsketten, noch durch einen ausgedehnten, zusammenhängenden Urwaldgürtel behindert. Sie ist daher für den Austausch der Floren von großer Wichtigkeit. Die Hochländer tragen eine Mesophytenvegetation. Eine ganze Reihe von Savannenbäumen und xerophytischen Kräutern (im Westen an die Uebergangsregion gebunden) sind im Osten durch das ganze Gebiet verbreitet. Südafrikanische Typen, wie Podocarpus und Blaeria (Ericacee) treten auch in Hochabessinien und am Kilimandscharo neben mediterranen Einstrahlungen, wie Erica arborea L., auf, selbst boreale Waldpflanzen (Sanicula europaea L.) fehlen nicht ganz. Der nordische Einfluß macht sich aber noch auf andere Weise geltend. Mehrere mediterrane und boreale Typen treten in abweichenden, vikarisierenden Formen auf. So kennt man tropisch-afrikanische Varianten der mediterranen Arabis albida Stev., wie des borealen Cerastium caespitosum Gilib.; Veronica Chamaedrys L. ist durch die verwandte V. javanica Bl., die auch im Himalaja und auf Java wiederkehrt, vertreten. Das boreale Anthoxanthum odoratum L. tritt in Zentralafrika in mehreren abweichenden Rassen auf; dasselbe gilt für Koeleria cristata (L.) Pers. Die Luzula abyssinica Parl. ist wahrscheinlich von L. spicata (L.) DC. abzuleiten. Wenn immerhin die Zahl mediterraner und borealer Typen der afrikanischen Hochgebirge gering ist, so liegt dies, wie A. Engler betont, darin, daß in der Schneeregion Afrikas der Boden mehrere Monate länger schneefrei ist, als in den Alpen und daß während der Trockenzeit bei der starken Insolation der Tau schon in wenigen Stunden verschwunden ist. Alpine, hygrophile Pflanzen finden sich nur an kleinen Bächen und in feuchten Felsspalten. Die Trockenheit ist aber andererseits auf den nebelreichen afrikanischen Gebirgen nicht so groß als auf mediterranen Gipfeln, daher das Zurücktreten von Dorn-, Filz- und Stachelpflanzen; einzig Steppengräser gehen bis zu bedeutenden Höhen hinauf.

Die niederschlagreichsten, wenigstens 200 cm jährliche Regenhöhe erreichenden Gebiete sind: Der Golf von Guinea mit dem Kamerunberg als Hauptregenzentrum, die südliche Abdachung Abessiniens, die West-Ghats Indiens (bis 663 cm), der Südabfall des Himalaja, und die Khasia-Hills. Das Regenmaximum wird bekanntlich mit einem Mittel von 1252,5 cm erreicht in Tscherrapundshi auf dem Plateau der Khasia-Hills. Das sind auch die Länder mit der üppigsten Entfaltung des tropischen Regenwaldes. Die meisten Niederschläge hat fast immer der Sommer. Regenbringer sind im Norden die alsdann herrschenden Südwestwinde, weiter im Süden aber hauptsächlich südöstliche Luftströmungen. Weniger die Wärmeschwankungen, als vielmehr die Unterschiede in den Niederschlags- und Feuchtigkeitsverhältnissen der Atmosphäre bedingen einen bald schwachen, bald ausgesprocheneren Witterungswechsel, der öfters auch in der Vegetation eine entsprechende Periodizität zur Folge hat.

Das bezeichnendste Landschaftsbild Afrikas ist aber nicht der Urwald, sondern die Grasflur, ein helles, blendendes Gelände, voll Lichtfülle. Nach Geschlossenheit, Wuchsform und Höhe des Graswuchses gibt es zahlreiche Varianten, ebenso wechselvoll sind die eingesprengten Begleitbäume. Aber trotz regem floristischem Wechsel bleibt der Gesamtcharakter monoton, überall kehrt die fahle Färbung des Laubwerkes, der öfters von Trockenrissen durchzogene rötlichbraune Boden wieder. Vorherrschend sind weite, ebene Flächen, einförmig wellige Hügel- und Bergländer, hin und wieder unterbrochen von einem dem Tafelland aufgesetzten Gebirgsstock oder einer erloschenen Vulkankuppe. So erscheint die afrikanische Savannenlandschaft von dem saharischen Uebergangsgebiet an der Grenze von Senegambien bis zu den Nilländern, und von dem Somali- und Gallaland bis zum Sambesi und nach Transvaal.

Zahlreiche Andropogon-, Aristida-, Chloris-, Eragrostis-, Panicum-, Pennisetum-Arten und andere Gräser bilden hohe, Getreidefeldern ähnliche Bestände. Sehr oft herrscht eine Art weit vor. Diese Gräser sind ausschließlich hart- und steifblättrig, sie erheben sich garbenähnlich aus scharf gesonderten, etwas erhabenen Wurzelstöcken. Zwischen ihnen bleibt immer ein mehr oder weniger beträchtlicher Teil des Bodens nackt. Bald sind die Gräser unter Manneshöhe, so daß das Durchstreifen und eine genügende Umschau keine Schwierigkeiten bereitet oder die Grasflur ist 2 bis 3 m hoch, und so fest geschlossen, daß das Abweichen von gebahntem Wege teils sehr erschwert, teils ganz unmöglich ist. Die geschlossene Grasflur wird fast ausschließlich von Paniceen, deren Halme 4 bis 5 m hoch sind, gebildet. Eine ganz andere Hochgrasvegetation begleitet den Tsadsee, die Ufer des oberen Nils, des Kongos und Nigers, es sind die Bestände der Papyrusstaude (Cyperus Papyrus L.), meilenweite Strecken werden ununterbrochen von ihren 5 bis 6 m hohen, dunkelgrünen Mauern begleitet. Der undurchdringliche Papyrussumpf wird öfters von Cucurbitaceen und anderen Lianen durchflochten. Phrag-

mites communis Trin. ist über das ganze tropische Afrika verbreitet.

Infolge der zeitweisen Trockenperioden sind die in der Savanne eingesprengten Bäume und Sträucher meistens genötigt eine längere Ruheperiode zu durchlaufen. Die häufigsten und verbreitetsten sind daher laubwerfend. Bezeichnend ist besonders das mehr oder weniger reichliche Vorkommen von Akazien mit tiefgehenden Wurzeln und meistens doppeltgefiederten Blättern. Die nördliche Verbreitungslinie der weißblütigen Gummiakazie (Acacia Verek G. P. R.) bezeichnet die Grenze der Savannenregion gegen die eigentliche Sahara, an ihren Stämmen schwitzt sie Gummi aus. In der laubwerfenden Dornbuschsteppe sind die meisten Gehölze nur 2 bis 4 m hoch, so A. mellifera Benth. Abessiniens. A. subulata Vatke hat kräftige Nebenblattdornen und tritt auch in 8 bis 10 m hohen Bäumen auf. A. Seyal Delile bildet an Obstbaumhaine erinnernde Vergesellschaftungen, A. spirocarpa Hochst. sehr charakteristische Schirmbäume. Zu parkartigen Gehölzen vereinigt, tritt auch die Tamarinde (Tamarindus indica L.) auf. Einer der interessantesten und bezeichnendsten Savannenbäume ist der gewaltige Affenbrotbaum (Adansonia digitata L.). Der nicht selten 3 bis 4 m dicke, fleischige Stamm hat nur wenig verholzte Substanz und dient als ausgezeichnetes Wasserreservoir; gleich einer gewaltig-vergrößerten Eiche trägt die Krone ein knorriges, weit ausladendes Geäst. Auch die Sapotacee Butyrospermum Parkii (G. Don) Kotschy ist ein charakteristischer Steppenbaum, der niemals in die Wälder eintritt, sondern sonnige, trockengründige Bergabhänge besiedelt. Ein sehr großer Baum, von nicht weniger eigenartigem, vorsündflutlichen Aussehen ist der Seidenbaumwollbaum (Eriodendron [Ceiba] anfractuosum DC., eine Bombac.), der eine sehr große tropische Verbreitung besitzt, indem er sowohl in Mexiko, auf den Antillen, in Guyana, als auch in Afrika, in ganz Ostindien und im malayischen Archipel auftritt. In den Savannen um den Nyassasee sieht man auch Bombax rhodognaphalon und die Leguminose Afzelia africana Smith. Zu den Baumsteppen gehört ferner die Dumpalmsteppe, sie tritt besonders in der Nähe von Flußufern und Seen auf. Aus dem hohen Gras von Chloris myriostachya Hochst. und Sporobolus robustus Kunth haben sich zahlreiche, verzweigte Hyphaene coriacea Gaertn. mit ihren Fächerblättern angesiedelt. Wie die Hyphänen, so ist die Borassus-Palme (Borassus flabellifer L.), ein lichtbedürftiger Bürger der offenen Grasflur. Sie kann zu den echten Grundwasserbäumen gerechnet werden. Einige Terminalia- und Combretumarten, die Anacardiacee Heeria insignis (Del.) O. Kuntze, sowie Sterculia triphaca R. Br. und Zizyphus mucronatus Willd. werden in den Savannen angetroffen; an Fluß- und Bachufern wohl auch der in Aegypten seit den ältesten Zeiten angepflanzte Ficus Sycomorus L. Baumgrassteppen treten zwar schon im Küstenland auf, doch viel reichlicher sind sie im Binnenland anzutreffen.

In anderen, trockeneren und vor allem steinigeren Gegenden herrscht Dornbusch- und Sukkulentensteppe. Beispiele dieser extremen Vergesellschaftungen, die bald als Trocken-, bald als Wüstensteppen bezeichnet werden, liefern einzelne Partien der Somaliländer mit der Insel Socotra, Teile von Hochabessinien und die Kalahari. Die Pflanzenwelt Socotras ist nach mehreren Richtungen von besonderem Interesse. Etwa 30% der Arten sind endemisch und verraten durch ihre isolierte systematische Stellung ein hohes Alter, darunter finden sich mehrere ganz antike Typen. In den obersten Lagen des 1506 m erreichenden Gebirges stockt ein lichter Drachenbaumwald (Dracaena Cinnabari Balf. f.), der sich aus fast undurchdringlichem Buschholz erhebt. Im Somaliland tritt D. schizantha Bak., in Nubien D. Ombet Kotschy et Peyer an seine Stelle. Ganz phantastisch nehmen sich die unförmlichen, wenig verzweigten, verdickten, säulenförmigen Stämme der endemischen Apocynacee Adenium socotranum Vierh. aus. Der Stamm erreicht 2 m im Durchmesser und trägt am Ende der wulstigen Zweige dürftige Blattbüschel; dazu gesellt sich Croton socotranus Balf. f. Von ähnlicher Tracht ist die steinige Trümmerfelder bewohnende Dendrosicyos socotrana Balf. f., die einzige baumförmige Cucurbitacee. Auch das Genus Euphorbia ist durch mehrere Endemismen vertreten, so die baumförmige E. arbuscula Balf. f., nächst verwandt mit E. aphylla Brouss. der Kanaren. Die artenarme Burseraceengattung Boswellia hat auf Sokotra nicht weniger als 5 Repräsentanten.

In den Trockentälern Abessiniens trifft man die durch Nordafrika bis Yemen verbreitete Hyphaene thebaica Mart. Während der sechsmonatlichen winterlichen Dürre behält die Begleitflora zum Teil ihr derbes Laub (Gymnosporia senegalensis [Lam.] Loesm.), meistens wird aber das Blattwerk abgeworfen, so bei Acacia mellifera Benth. und Commiphora africana Engl. Als Seitenstück zu den neuweltlichen Xerophytengebieten mit ihren Cacteen bildet die kräftige Stammsukkulente Euphorbia abessynica Raeusch große Bestände; soweit das Auge sieht, bedecken zwischen 1500

bis 2000 m die grasgrünen Kandelaber die Berghänge über dem Roten Meere. In felsigen Schluchten wächst die Blattsukkulente Aloë Schimperi Tod.; auf meterhohem Schaft bringt sie ihre feuerroten Blüten zur Entwickelung. Boswellia papyrifera Hochst. hat wollig-behaarte, vier- bis fünfjochige Blätter, die aber nur während der sommerlichen Regenzeit zu sehen sind. Den größten Teil des Jahres ist der auf sonnig-dürren Abhängen wachsende Baum kahl, aber gerade zu dieser Zeit entwickelt er an den Astenden seine rosaroten Blüten. Für die obere Bergstufe ist der bis 40 m Höhe erreichende Juniperus procera Hochst. bezeichnend, es ist einer der wichtigsten Waldbäume der Hochgebirge des tropischen Afrika. Wie Rosa abyssinica R. Br. ist dieser Wacholder als südlicher Ausläufer einer sonst ausschließlich nördlichen Gattung aufzufassen, doch geht der Wacholder viel weiter nach Süden, er überschreitet den Aequator und dringt bis in die Bergländer Deutsch-Ostafrikas vor. Mit Ausschluß der Atlasländer ist dies die einzige Conifere des nördlichen äquatorialen Afrika. Von Süden her, bis nahe an den Nyassasee reichen dagegen Vertreter des südhemisphärischen Genus Callitris.

Das ausgesprochenste Trockengebiet ist aber die Kalahari. Der Uebergang zum tropischen Regenwald wird durch Waldsteppen bezeichnet. Die wichtigsten Vertreter sind meist schwachstämmige Caesalpiniaceen, wie Burkea africana Hook. und Bauhinien. Copaifera coleosperma Benth. ist weitaus die mächtigste, einigermaßen an Adansonia erinnernde Gestalt. Auf den Kalksandsteinflächen der mittleren Kalahari herrscht Strauchsteppe, gebildet von Acacia horrida Willd., Cassia obovata Coll. und den Asclepiadaceen Sarcostemma viminale R. Br. und Pterodiscus luridus Hook. Als einzigen Baum bemerkt man die noch 5 m hoch werdende Commiphora betschuanica Engl. Auch um den im Schwinden begriffenen Ngamisee herrscht Buschsteppe mit Acacia giraffae Willd., A. hebeclada DC. und dem Asclepiadaceenstrauch Boscia Pestalossiana Gilg.; im Gebüsch rankt die tropische Cucurbitacee Momordica Charanthia L. Ein großer Teil der Kalahari hat unregelmäßige Sommerregen, doch die Westküste ist nahezu völlig regenlos. Diese Wüstenregion ist das Verbreitungsgebiet einiger höchst eigenartiger Gewächse, die sowohl habituell, als biologisch-systematisch und pflanzengeographisch eine ausgesprochene Sonderstellung einnehmen. Der bekannteste Vertreter ist das monotypische Gnetaceengenus Tumboa (T. Bainesii Hook. = Welwitschia mirabilis Hook. f.), das nur 2 bandförmige, an der Ansatzstelle jahrzehntelang nachwachsende, derbe Laubblätter entwickelt; dazu gesellt sich der sukkulente Zwergbaum Vitis Bainesii Hook. f.; Sesamothamnus Seineri Engl. ist ein bis 2 m hoher Pedaliaceenstrauch der mittleren, östlichen Kalahari, der bisher nur in 2 Exemplaren beobachtet worden ist. Er besitzt eine große, als Wassergewebe dienende, oberflächlich verkorkte Stammknolle mit dicken, kurzen Aesten und winzigen, grauweißen Blättern. Adenia (Echinothamnus) Pechuëlii (Engl.) Harms ist eine Felsenpassifloracee mit sukkulentem, kugeligem Stamm, von dem nach allen Seiten stark verzweigte Aestchen wie die Borsten eines Igels abstehen, habituell erinnert die Pflanze ganz an neuweltliche Kugelkakteen. Cissus Cramerianus Schinz, eine Vitacee, wird 4 m hoch und hat bis 30 cm dicke, am Ende dichotom verzweigte, kurz knollige Aeste, welche Büschel fleischiger Blätter tragen. Von ähnlichem Habitus, doch nur wenig über 2 m erreichend, ist die Apocynacee Pachypodium giganteum; Copaifera Mopane Kitk. hat zweijochige Blätter, die wie die australischen Eukalypten Kantenstellung zeigen. Euphorbia Dinteri A. Berg bildet mannshohe, vielkantige Säulen; noch bizarrer ist die im trockensten Kies wachsende E. namibensis Marloth, sie ist einem verdickten Doppelkegel vergleichbar, dessen über die Erde vorragender oberer Teil mit zahlreichen kurzen Infloreszenzachsen dicht besetzt ist. Sarcocaulon rigidum Schinz ist eine Geraniacee mit bis 4 cm dickem, wasserspeicherndem Stamme und ausgespreizten, eine Harzschicht absondernden, mit langen Stacheln besetzten Aesten. Acacia detinens Busch bildet längs den meist trockenen Flußbeeten Gebüsche und ist über und über mit Dornen besetzt. Ein fürchterlicher Stachelstrauch ist auch die Dünenpflanze Acanthosicyos horrida Weber, eine Cucurbitacee. In den Trockentälern der Walfischbai und am Orange River gedeiht Tamarix usneoides Busch. Nach F. Seiner ist der Grundstock dieser Flora tertiär. Das Auftreten von Pelargonium ceratophyllum l'Hérit. und von mehreren Mesembryanthum weist deutlich auf die Capensis hin. Bemerkenswert ist die Abwesenheit der Palmen des Sudans und der Gesträuchformation des Kaplandes mit ihren Proteaceen.

Neben Savannen- und Wüstensteppen wird das afrikanische Landschaftsbild in zweiter Linie durch tropischen Regenwald bestimmt. Seine Hauptentfaltung gehört dem Kongo- und Nigersystem an. Die westafrikanische Urwaldregion ist reich an eigentümlichen Typen, die daselbst ihr Massenzentrum haben, zum Teil aber auch, jedoch mehr vereinzelt, bis Ostafrika vor-

kommen. Daneben ergeben sich eine Reihe beachtenswerter Uebereinstimmungen mit dem tropischen Südamerika. An Formenfülle und Großartigkeit steht der westafrikanische Wald sowohl hinter dem neotropischen, als auch, und zwar in noch erhöhtem Maße, hinter dem malesischen Regenwald entschieden zurück. Auch an Ausdehnung ist derselbe den beiden anderen tropischen Waldgebieten durchaus nicht gewachsen. In einem verhältnismäßig schmalen Streifen folgt der Regenwald der Küste von Senegambien bis Kamerun und weiter südlich bis ins mittlere Angola. Noch schmaler, und vielfach unterbrochen ist die Waldzone in tropisch Ostafrika. Von den Küsten Westafrikas aus folgt der Wald den großen Flußläufen, dieselben in einem breiten Gürtel begleitend, um gegen die innerafrikanische Seenplatte allmählich zu verarmen und sich mehr und mehr in zerstreute, von der überhand nehmenden Savanne getrennte Waldinseln aufzulösen. Als Ausläufer des großen Waldgebiets treten in den peripherischen Flußtälern Galeriewälder, Wald- und Buschsteppen und schließlich die Begleitbäume der Savanne auf.

Von wichtigen Charakter- und Nutzpflanzen der westafrikanischen Waldregion seien erwähnt, die Oelpalme (Elaeis guineensis Jacq.), die hervorragendste Nutzpflanze des äquatorialen Westafrika, und gleichzeitig einer seiner schönsten Charakterbäume. Seine natürliche Verbreitung fällt ziemlich zusammen mit der des ehemaligen großen Waldgebietes. Dem ganzen Nilsystem, wie auch Ostafrika ist sie fremd. Doch ist die Oelpalme vorzugsweise ein Baum der offenen Landschaft, der dichte primäre Urwald sagt ihr nicht zu. Für die Guinea-Kongoländer ist auch die Weinpalme (Raphia vinifera Beauv.) bezeichnend. Ein Bürger des Regenwaldes ist die Leguminose Erythrophloeum guineense Don. Die Rinde enthält ein sehr wirksames Herzgift. Der Baum findet sich von Togo und Kamerun bis ins Land der Niam-Niam und zum Nyassagebiet. Kokabäume (Coca acuminata [B. de B.] R. Br. und C. vera K. Sch.) liefern ein den Völkern Afrikas unentbehrliches Anregungsmittel, das seit einiger Zeit sich auch im Welthandel einer zunehmenden Nachfrage erfreut. Diese stattliche Steculiacee mit ihrer edel belaubten Krone bevorzugt feuchte Niederungen und begleitet öfters die Wasserläufe bis in deren Mündungsgebiete. Dort erhebt sich Vernonia conferta Benth., ein hoher weichholziger Kompositenbaum mit riesigen Blättern und langen endständigen Blütenrispen. Auf verlassenem Farmland stellt er sich gern als erster Ansiedler ein. Verbreitet ist auch die Moracee Musanga Smithii R. Br. dazu kommen zahlreiche Combretaceen, mehrere Ficusarten, im Osten ist Musa Ensete Gmel. verbreitet. In Ober- und Niederguinea wächst der Liberia-Kaffee (Coffea liberica Hiern.); wichtiger ist C. arabica L., heimisch vom Seengebiet (Viktoria Nyansa) bis Südabessinien. Die Gattung Coffea ist auf die Tropen der alten Welt beschränkt, in Afrika ist zwischen 15° N. bis 12° S. ihr Hauptverbreitungszentrum. Von den 35 Arten gehören 20 Westafrika an, dann folgt Ostafrika. Südasien hat nur wenige Arten; am weitesten nach Norden geht C. bengalensis Roxb. (bis in die tropischen Gebiete des Himalaja); im Osten findet sich der letzte Vertreter auf Neu-Guinea (C. uniflora K. Sch.).

Von den Wäldern zwischen Nil und Kongo gibt Schweinfurth folgende Schilderung: „Bäume mit gewaltigem Stamm und von einer Höhe, die alles im Gebiete der Nilflora Gesehene weit in den Schatten stellt, bilden hier dichtgedrängte, lückenlose Reihen, in deren Schutz sich minder imposante Gestalten in wüstem Gemenge stufenweise abgliedern. Im Inneren dieser Hochwälder gewahrt man Säulengruppen, ägyptischen Tempelhallen ebenbürtig, in ewig tiefen Schatten gehüllt und von aufeinander gelegten Laubdecken oft dreifach überwölbt. Von außen betrachtet erscheinen sie wie eine undurchdringliche Wand des dichtesten Blattwerkes, im Inneren eröffnen sich dagegen überall Laubgänge unter den Säulenhallen, voll murmelnder Quellen und Wasseradern. Die durchschnittliche Höhe des obersten Laubdaches beträgt 80 bis 100′ und scheint nirgends unter 70′ herabzusinken. Am Boden füllen fast undurchdringliche Staudenmassen der verschiedensten Art die noch übrig gebliebenen Lücken in diesem großartigen Laubgewirr. Vor allem sind es die 15 bis 20′ Höhe erreichenden Dschungeln der Anoma und von Costus. Und nun die wundervolle Farnwelt, zwar nicht mit baumförmigen Formen imponierend, aber mit um so riesiger entwickeltem Laube.“

An der Küste, am Rande von Lagunen und an Flußmündungen herrschen die für alle Tropen bezeichnenden dunkelgrünen Mangrovebestände. Die häufigste, mit ihren Stelzenwurzeln am weitesten ins Meer vordringende Art ist Rhizomorpha mucronata Lam., sie erreicht eine mittlere Höhe von 7 bis 10 m. Mehr landeinwärts, auf den Ebbe und Flut noch ausgesetzten Sandflächen bemerkt man die Lythrariee Sonneratia caseolaris und die Verbenacee Avicennia officinalis L., zusammen weitausgedehnte Bestände bildend, zu denen sich auch öfters der Farn Acrostichum aureum L. gesellt. Auch mehrere Schraubenbäume (Pandanus), teils strauchig, teils baumartig entwickelt begleiten die Meeresufer. Südlich dringen sie an der Ostküste bis ins Mündungsgebiet des Sambesi. Doch bemerkt man vereinzelte Pandanusarten auch im Binnenland, meist an Flußläufe ge-

bunden, bis etwa zu 800m. An Ufern und auf Flußinseln bildet die mit der Dattelpalme nahverwandte Phoenix reclinata Jacq. massige Dickichte. Die ostafrikanische Mangrove setzt sich mithin aus ostindischen Elementen zusammen, indessen die westafrikanische Mangrove amerikanischen Ursprungs ist. Diese Tatsache ist eine unmittelbare Folge der herrschenden Meeresströmungen (Solms-Laubach).

Die ruhigen Fluten des oberen Nil schmücken die weiße und blaue Seerose, fälschlich als Lotosblume bezeichnet (Nymphaea Lotus L. und Nymphaea coerulea auct.); öfters wird in diesen Gewässern die Schiffahrt durch Pflanzenbarren gehemmt oder gesperrt.

In der oberen Regenwaldstufe nimmt der Reichtum an Schlingpflanzen (Cissus, Dioscorea) und Epiphyten zu. Da sieht man Asplenium nidus L., auch Baumfarne fehlen nicht. Am Kamerunberg, bei ca. 1400 m, tritt Alsophila Kamerunensis Diels massenhaft auf. Für das Mittelgebirge (ca. 1500 m) kommen auch noch Podocarpus usambarensis Pilg. und der Bambuswald (Arundinaria alpina K. Schum.) in Betracht.

Von ca. 3800 m an tritt in den Hochlagen des äquatorialen Afrika eine sehr eigenartig zusammengesetzte Hochsteppe auf. Am Kilimandjaro besteht sie hauptsächlich aus dem baumförmigen Senecio Johnstoni Oliv., dem sich derbe Gräser, Helichrysum- und Blaeriasträucher beigesellen. Um 4000 m treten am Ruwenzori ähnliche Vergesellschaftungen auf. Aus den über kniehohen Büscheln von Carex runssoroënsis Schum. erheben sich phantastisch, gleich gewaltigen Fackeln, Lobelia Wollastonii Oliv. und der baumartige Senecio adnivalis Stapf.

Nach Drude stellt sich Südarabien als ein merkwürdiges Gemisch eigener Tropenerzeugnisse ostafrikanischer Verwandtschaft mit abessinischen Arten und tief nach Süden eingreifenden Wüstenformationen dar. Zu den Charakterpflanzen gehören waldbildende Akazien, Weihrauch- und Balsambäume und der Katstrauch (Celastrus edulis Vahl.).

Die ostafrikanischen Inseln haben eine in mancher Hinsicht eigenartige Flora, die aber naturgemäß die meisten Anklänge an die afrikanischen Tropen zeigt. Daneben gibt es Beziehungen zu Malesien, ja selbst zu den Kanaren und Amerika, in dem die Musacee Ravenala mit ihren gewaltigen, fächerförmig am Ende des Stammes angeordneten, großen, eingerissenen Blättern in Madagaskar durch eine Art (R. madagascariensis J. F. Gmel.) und im tropischen Amerika durch eine zweite Art (R. guyanensis Steud.) vertreten ist. Lagerstroemia und Areca weisen auf Indien.

Auch die Gebirgsflora stellt merkwürdige pflanzengeographische Probleme. Das einzige Veilchen des tropischen Afrika, Viola abyssinica Steud., findet sich außer in Abessinien nur noch auf dem Kamerungebirge und im Hochlande Madagaskars. Scilla Berthelotii W. et B. gedeiht auf den Kanaren, am Kilimandjaro, auf Sokotra und Madagaskar; von ähnlicher Verbreitung ist Geranium simense Hochst. Für eine lange Absonderung vom afrikanischen Kontinent spricht auch der gewaltige Endemismus. Baron zählt 4100 einheimische Arten, davon sind 3000 (73%) endemisch.

In der Niederung herrscht tropischer Niederungswald, zum Teil von Savannen durchsetzt. Unter den Pandaneen fällt besonders Pandanus obeliscus Thou mit meterdickem bis 18 m hohem Stamm und 3 bis 4 m langen, dichtrosettig gehäuften Blättern auf. Wichtiger ist P. utilis Bory, dessen Blattfasern technisch verwertet werden, indessen die orangeähnlichen Früchte eßbar sind. Der Wald hat zahlreiche Epiphyten, besonders viel Orchideen, in zum Teil sehr abenteuerlichen Formen. Angraecum sesquipedale Thou hat 25 cm im Durchmesser erreichende Blüten, deren Sporn 30 cm lang ist. Das zentrale Hochland ist nur spärlich mit Bäumen und Sträuchern besetzt, vorherrschend sind wellige, moorartige Hochflächen mit kümmerlicher Grasvegetation.

Für die Maskarenen gibt O. Drude folgende Charakteristik. Bestimmend sind Baumfarne und Orchideen. Für Réunion werden als Charakterbäume genannt Imbricaria petiolaris A. DC. (Sapot.) mit unverwüstlichem Holz, Elaeodendron orientale Jacq. (Celastr.), Sideroxylon cinereum Lam. (Sapot.) und die sehr häufige Acacia heterophylla Willd. Sie gehen bis etwa 1300 m, wo ein Gürtel von Nastus borbonicus J. F. Gmel. (Gram.) von 950 bis 1300 m den Tropenwald abschließt, doch steigt Monimia rotundifolia Thou. (Monim.) mit immergrünen Blättern bis zu 2000 m Höhe. Auf Réunion leben allein 240 Farne, darunter vier hohe Cyatheaceen. Die Palmen sind ihrem Charakter nach gemischt. Latania als Borassinee ist afrikanisch, Hypophorbe und Arecineen sind teils indisch, teils von amerikanischer Verwandtschaft, alle endemisch. Auf Mauritius vertreten Phyllica und Philippia das Kapelement.

Die dem Aequator nahe gerückten Seychellen haben bei 338 Arten 60 (18%) Endemen, darunter 5 Palmen. Berühmt ist die einzig hier vorkommende Seychellennuß (Lodoicea seychellarum Labill.), deren bis 15 kg schweren Früchte lange vor der Pflanze bekannt waren.

Vorderindien mit Ausschluß von Ceylon ist noch ein Stück Afrika in Asien, und zwar sowohl nach dem geologischen Aufbau, wie auch nach der Vegetation, die nicht nur nach ihrem Wechsel von feuchtem Urwald (Assam, West Ghats mit Malabarküste) und trockenen Steppengebieten (Dekanplateau) an Ostafrika erinnert, sondern auch in der Zusammensetzung der Vegetation selbst sehr ausgesprochene Beziehungen zum schwarzen Kontinent aufweist. Das gilt in erster Linie für das Dekan-

hochland, auf dem, je nach der Regenmenge Dornbusch oder Steppe herrscht. Einzelne Autoren suchen die engen Beziehungen zur afrikanischen Flora auf eine einstige direkte Landverbindung (Lemurien) zurückzuführen, andere sind der Ansicht, daß eine mehr oder weniger kontinuierliche Inselreihe, wie sie in Resten zum Teil noch heute erhalten geblieben ist, genügt haben mag, um einen Florenaustausch der jetzt entfernten Länder zu ermöglichen. Das größte Urwaldgebiet ist das untere Tal des Brahmaputra im N. E. Durch dichte Bevölkerung und intensive Bodenkultur ist die ursprüngliche Vegetation im Gangestal stark beeinträchtigt. Ueberhaupt ist Indien das erste und älteste Tropenkulturland. Das Mündungsgebiet des Ganges wird bis in unsere Zeit von Dschungeln aus riesenhaften, schilfartigen Gräsern eingenommen. Im äußersten Nordwesten nimmt die Regenarmut (ca. 60 bis 30 cm) so zu, daß dadurch allmählich der Uebergang zum nordafrikanisch-indischen Wüstengebiet vermittelt wird. Auch auf dem Dekan gibt es einzelne, fast regenlose Strecken. Der Temperaturgang ist ziemlich ausgeglichen, so daß weniger die Wärmeunterschiede als die Niederschlagsverhältnisse ausschlaggebend sind. Nur in den mittleren und oberen Lagen des Himalaja kommt es zur Ausbildung einer warmen und kalten Jahreszeit und damit auch zu einer entsprechenden Periodizität der Vegetation.

Die nur einmal blühende, dann absterbende Talipotpalme (Corypha umbraculifera L.) schmückt die Malabarküste. Als „Papierlieferant" war sie schon bei den alten Indern geschätzt; ebenso bezeichnend ist Caryota urens L. Die schlanke Kokospalme erreicht hier ihre Westgrenze. In den tropischen regengrünen Waldungen des westlichen Dekhan gibt es Bestände des Teakholzes (Tectona grandis L., Verbenac.), sie liefern das kostbarste Schiffsbaumaterial; dazu gesellen sich mehrere Palmen, wie Phoenix silvestris Roxb. und Borassus flabellifer L., ferner das Sandelholz Santalum album L., die Acacia Catecha Willd., die gelbblütige Leguminose Butea frondosa Roxb. und Cedrela Toona Roxb. (Meliac.). Vielfach sieht man den heiligen Feigenbaum (Ficus religiosa L.). Mit seinen aus den Aesten hervorwachsenden säulenförmigen Luftwurzeln vergrößert er sein Areal nach allen Seiten, so daß ein einziges Exemplar einen kleinen Wald für sich bilden kann.

Besonderes Interesse beansprucht der Himalaja. Der tropische Wald reicht bis etwa 1000 m. Acacia Catechu Willd., Dalbergia Sissoo Roxb., eine Leguminose, sind neben Pinus longifolia Roxb. und der bereits erste Andeutungen einer Winterruhe zeigenden Dipteracee Shorea robusta Gaertn. bestandbildend. Ficusarten mit gürtelförmigen Kletterwurzeln, die Aracee Raphidophora decursiva Scott, umschlingen den Stamm oder ziehen von Baum zu Baum. Die Liane Bauhinia anguina Roxb. hat einen bandförmig gewellten, verholzten Stengel. — Oberhalb 1000 m beginnt die subtropische (1000 bis 2100 m) und später die warm gemäßigte tropophile Waldstufe (2100 bis 3600 m). Erstere zeigt Anklänge an die Mediterraneis (Celtis australis L., Rhus coggygria Scop.), noch mehr aber an das warmtemperierte China und Japan (Cornus macrophylla Wall., Rhus semialata Murr.). In den unteren Partien sieht man im Unterholz und auf Lichtungen noch Baumfarne, weiter oben Rhododendren. Die Hauptwaldpflanzen sind jetzt immergrüne Eichen wie Quercus incana Roxb., Quercus dilatata Lindl., In der kalttemperierten Zone überwiegen Nadelhölzer, wie die auch bei uns viel gehaltene Pinus excelsa Wall., dazu kommen Abies Webbiana Lindl. und die Himalajazeder (Cedrus Deodara Loud.), ferner boreale blattwechselnde Laubbäume wie verschiedene Ahorne, Ulmen, Eschen, Weiden, Erlen, Hainbuchen, zum Teil mit europäischen (Prunus Padus L., Juglans regia L.), zum Teil mit ostasiatischen (Aesculus indica Coleb.) Typen übereinstimmend. Die Baumgrenze wird bei 3660 m von Betula Bhojpattra Wall. gebildet. In der bis zur Schneelinie (3900 m) reichenden alpinen Region wachsen strauchige Rhododendren (Rhododendron anthopogon D. Don., Rhododendron lepidotum Wall.), also meistens boreal-himalajensisch-ostasiatische Elemente, im Osten stellen sich zahlreiche malesiche Typen ein. Ueberhaupt zeigt der viel trockenere Westhimalaja von dem feuchten Osten einen so verschiedenen Vegetationscharakter, daß die beiden Gebiete pflanzengeographisch scharf zu unterscheiden sind.

2. Malesisches Vegetationsreich (Malesicum). Große Feuchtigkeit, verbunden mit gleichmäßiger Wärme ist das Charakteristikum dieses Vegetationsreiches, das abgesehen von Hinterindien aus einem wahren Labyrinth großer und kleiner Inseln und Inselgruppen besteht. Mit der Gleichmäßigkeit des Klimas geht Hand in Hand die Entwickelung einer zwar außerordentlich üppigen, aber physiognomisch auf weite Strecken sich ziemlich gleichbleibenden Vegetation. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß die einzelnen Gebiete öfters eine stattliche Zahl Endemismen aufweisen. Die Zerstückelung des Landes in Inselschwärme und die damit verbundene Florenisolierung mußte zur Entwickelung insularer Rassen, Abarten und Arten führen. Die jährliche Regenhöhe übersteigt meistens 2 m, doch gibt es Orte mit mehr als 12 bis 14 m. Der Sommer hat meistens mehr Niederschläge als der Winter, so daß es dann stellenweise sogar zu mehr oder weniger ausgesprochenen Trockenperioden kommt. Im ursprünglichen Naturland hat daher der tropische Regen-

wald unter allen Formationen weitaus vorgeherrscht. Selbst heute ist dies der Fall für die von der Kultur noch wenig berührten Teile Malesiens, und dies trifft für den größten Teil des Vegetationsreiches immer noch zu.

Baumfarne, Palmen, Bambusen, zahlreiche Epiphyten (Moose, Farne, Orchideen) und Lianen, wie die bis über 200 m lange Rotangpalme (Calmus Rotang L.), beherrschen auch im malesischen Regenwald das Vegetationsbild. Vom Meeresspiegel bis in die Nähe der Baumgrenze bleibt sich der Gesamtcharakter des Urwaldes ökologisch und physiognomisch ziemlich gleich, nicht aber floristisch.

Auch in Südasien baut sich der Tropenwald in mehreren Etagen auf. Die Riesen erster Größe erreichen 50 bis 70 m Höhe und mehr. Häufig sieht man Schirm- und Kandelaberbäume, erstere besonders bei Leguminosen (Caesalpinia, Pithecolobium), letztere bei Garuga (Burserac.), Argyrodendron amboinense (Euphorb.). Daneben erheben sich schwerfällige, gewaltige Feigenbäume. Am Südfuß des Himalaja und in Südindien wächst der Banyon (Ficus bengalensis L.). Aus der Unterseite seiner weitausladenden Aeste entsprossen Unmengen von Stützwurzeln. Aehnlich verhält sich der vom östlichen Vorderindien durch ganz Malesien verbreitete Ficus retusa L., aber auch der besonders in Assam heimische Ficus elastica L. bildet Stützwurzeln. Andere Ficusarten, wie auch Bignoniaceen, Dipteraceen, Meliaceen, Sterculiaceen entwickeln Bretterwurzeln, so Canarium decumanum Rumph. (Burser.) von Sumatra und den Molukken und Ficus glabella Bl. Die Blätter der südasiatischen Tropenbäume sind meist dunkelgrün, glatt und glänzend, viel häufiger als bei uns ganzrandig, oft sind dieselben mit einer „Träufelspitze“ versehen. Die meisten Bäume sind immergrün, während des ganzen Jahres werden neue Blätter gebildet, alte abgeworfen, ohne daß die Bäume je selbst kahl stehen. Selbst in diesem gleichmäßig feuchten Tropenklima gibt es nicht wenige Arten, die wie Palaquium macrophyllum (Sapot.) sich periodisch belauben; doch werfen die einzelnen Bäume ihr Laub nicht gleichzeitig ab.

Ungemein verbreitet, wie sonst wohl nirgends, ist die Kauliflorie. Man trifft sie in den verschiedensten Familien. Die Blüten brechen aus alten Aesten, aus dem Stamm, ja sogar aus Wurzeln hervor. Beispiele sind Ficus variegata Bl., Ficus heteropoda Miq. und Ficus Roxburghii Wall. (Birmas), ferner Phaleria longifolia Boerl. (Thymel.) und Saurauja cauliflora DC. (Ternstroem.). Die Reisenden berichten häufig von der Blumenarmut des südasiatischen Tropenwaldes. Dies trifft aber nur zum Teil zu. Während in unseren Breiten der Blütenreichtum sich jeweilen auf wenige Wochen konzentriert, ist derselbe in den Tropen fast ununterbrochen über das ganze Jahr verteilt und daher nicht so auffällig. Gerade Südasien besitzt einige Pflanzen mit abenteuerlich geformten, sehr großen Blüten. Die absonderliche, auf wilden Reben (Cissus) wachsende Rafflesia Arnoldi R. Br. Sumatras entwickelt die größte, 1 m im Durchmesser erreichende Blüte der Welt. Andere Rafflesien mit wenig kleineren Blüten kennt man aus dem Inneren Borneos, Javas und von den Philippinen. Einen der gewaltigsten Blütenstände entwickelt Amorphophallus Titanum Bec., eine Aroidee Westsumatras. Der Blattstiel wird bis 5 m lang, die einzelnen Abschnitte der geteilten Blätter erreichen eine Länge von 3 m und der mit zahllosen Blütchen besetzte Kolben ragt über 2,5 m in die Höhe. Nicht weniger bezeichnend sind für das Malesicum die daselbst in zahlreichen Arten verbreiteten Nepenthes, deren Blätter für den Insektenfang zu kannenartigen Fallen umgebildet sind. Das Massenzentrum der Gattung liegt in Westmalesien, die äußersten Vorposten gehören dem Himalaja, den Seyschellen, Madagaskar und Australien an.

Auch in diesem Vegetationsreich wird die Meeresküste vielfach von Mangrovewäldern begleitet. Rhizophora conjugata L. wandert mit ihren Stelzenwurzeln am weitesten in die Flachsee hinaus. Zur Zeit der Ebbe ist der Boden weithin mit dünnen, fingerförmigen oder dickkegelförmigen senkrecht aufgerichteten Atemwurzeln (Pneumatophoren) bedeckt. Avicennia officinalis L., Sonneratia alba Smith., Xylocarpus granatum Koen. sind weitere Leitpflanzen. Mit der Mangrove vergesellschaftet und meist ihren Innensaum bezeichnend tritt die Nipaformation auf, charakterisiert durch die stammlose, gesellig auftretende Nipa fruticans Wurmb., sie bedeckt z. B. am javanischen Strande ungeheure Strecken. Von den Küsten Indiens bis zu den entferntesten Eilanden Ozeaniens ist die Kokospalme (Cocos nucifera L.), eine der wichtigsten Nutzpflanzen Malesiens, verbreitet; sie ist das Wahrzeichen meerumtoster Atolle.

Der tropische Niederungs- und Bergwald ist meist reich gemischt, doch gibt es auch nahezu reine Bestände. Etwa ein Drittel der Wälder Javas wird von dem zur Trockenzeit kahl werdenden Tiekbaum, der Verbenacee Tectona grandis L. gebildet; nur wenige andere Bäume, wie Acacia leucophloea Willd., einige Albizzien, Lagerstroemia speciosa Pers. (Lythrac.) mit prachtvoll blauen Blüten, begleiten den Tiekwald. — Mehr im Gebirge, etwa von 800 bis 1600 m, trifft man vielfach Bambuswälder. In elegantem Schwung erheben sich die leicht gebogenen Stämme mit ihren schmalen, zitternden Blättern.

Alles wird aber durch die an Arten ungemein reichen Mischwälder übertroffen. Gegen 300 verschiedene Palmen hat das südasiatische Monsumgebiet, davon sind nahezu die Hälfte Lianen. Die Sundainseln allein zählen gegen 200 Arten. Die Talibotpalme (Corypha umbraculifera L.) stirbt nach der Blüte ab, die schlanke Arekapalme (Areca Catechu L.) liefert Betel-

nüsse, das unentbehrliche Kaumittel der Malaien. Sehr bezeichnend sind auch Caryota mitis Lourr., eine Palme mit doppelt-fiederschnittigen Wedeln, und die Zuckerpalme (Arenga saccharifera Labill.), die zuckerhaltigen Saft (Palmwein) liefert. Die im malaiischen Archipel heimischen echten Sagopalmen Metroxylon Rumphii Mart. und Metroxylon sagus Rottb. enthalten die beste Sago. Zwischen den Palmen erheben sich einige laubholzähnliche südhemisphärische Nadelhölzer der Genera Dammara und Podocarpus, oder die als Nahrungspflanzen so wichtigen Bananen (Musa paradiaca L.); auch zwei Dipteraceen, der Kampferbaum Borneos, Dryobalanops aromatica Gaertn., und der Salbaum, Shorea robusta Gaertn. f., sind zu erwähnen. Die Myrtacee Eugenia aromaticus L. liefert die Gewürznelken und der Mangobaum (Mangifera indica L.), eine Anacardiacee, große pfirsichartige Früchte. Beide Bäume werden daher vielfach in Kultur genommen. Zingiberaceen, besonders die riesigen Elettarien und Dillenia pentagyna Roxb. werden bis 20 m hoch und entwickeln gewaltige Blattflächen. Am üppigsten ist der Mischwald übrigens zwischen 700 und 1350 m. Anonaceen, Guttiferen, Moraceen erreichen gewaltige Dimensionen, die holzigen Lianen sind am zahlreichsten vorhanden.

Jede Insel hat übrigens ihre Besonderheiten; darauf gründet sich die Unterscheidung verschiedener Bezirke, nämlich: a) Ceylon; b) Hinterindien (Birma, Siam, Annam) mit vielen Clusiaceen, immergrünen und sommergrünen Mischwäldern, zahlreichen Magnoliaceen, borealen Typen wie Quercus, Pinus Merkusii Jung. (auch auf Sumatra); c) Westmalesien (Sumatra, Java, Borneo, Philippinen), letztere bereits schon mit starken Anklängen an Formosa und Südchina; mit dem Hauptreichtum der malesischen Flora, einer der artenreichsten Teile der Erde; d) Ostmalesien (Celebes und Molukken) scheint gegenüber dem Westen entschieden ärmer zu sein; e) Papuasien mit Neuguinea und Nachbarinseln hat wiederum viele Endemen, zum Teil von ganz isolierter Stellung und vielfach antikem Gepräge.

Neben Regenwäldern gibt es in den trockenen Gebieten Malesiens auch Monsumwälder. Sie beherrschen diejenigen Teile Hinterindiens und der Inseln, welche eine ausgesprochene Periodizität einer feuchten und einer trockenen Jahreszeit aufweisen. Mit Beginn der Trockenzeit erfolgt bei vielen Arten der Laubfall; es sind dies mithin regengrüne Wälder, wie sie besonders in Hinterindien und im östlichen Java verbreitet sind. Die bereits erörterten Tiekwälder gehören hierher. Die gegenüber dem Regenwald kleineren Bäume zeigen Jahrringbildung, die Blätter sind ebenfalls kleiner, Lianen und Epiphyten spärlicher und in geringerer Mannigfaltigkeit. Kauliflorie fehlt nahezu. Der Wald ist meist lichter und zeigt öfters Parkcharakter. Palmen sind spärlicher. Für diese periodischen Trockengebiete ist auch die Palmyrapalme (Borassus flabelliformis L.) bezeichnend. Große Strecken sind mit mehr oder weniger dichthaarigen Sträuchern bedeckt, zwischen denen sich Lygodiumarten winden.

In den malaiischen Savannen ist der 1,5 m hohe Alang (Imperata arundinacea Cyr.) bestandbildend, er bedeckt oft weithin ausgedehnte, einförmige Fluren, dürfte aber ursprünglich nicht Südasien angehört, sondern erst sekundär durch Rodung der Urwälder diese Bedeutung erlangt haben. In den Trockengebieten Hinterindiens bilden die riesenhaften Halme von Arundo madagascariensis Kunth. ähnliche Vergesellschaftungen, sie werden 3 bis 4 m hoch.

Mit etwa 1350 m ändert sich das Vegetationsbild allmählich. Viele Typen der unteren Stufe verschwinden. Lauraceen und Eichen beherrschen in mehreren stattlichen Arten den Bergwald. Von 1500 m an folgt die Nebelregion, ausgezeichnet durch die Fülle von Moos und Farnen. Baumfarne, Lianen, Orchideen nehmen ab. Der Wald wird lichter, die Blätter kleiner. In meterlangen Strängen hängen die Moose von den Aesten herab, in mächtigen Polstern legen sie sich an die Stämme, selbst das zarte Blattwerk wird nicht verschont. Solche „Mooswälder“ machen einen ganz eigenartigen, greisenhaften Eindruck.

In einer Höhe von etwa 2800 m wird in den Sommermonaten die Luft trocken und hell. Mit diesem Wechsel der Lebensbedingungen ändert sich auch die Vegetation. An Stelle des Mooswaldes treten Krummholzbestände, deren Stämme und Aeste in schlangenartigen Windungen sich zu dichten Geflechten verwirren und an ihren Enden lederartige Laubblätter tragen. Sie erheben sich höchstens 4 bis 5 m über den Boden. Das trifft für die Gipfelregion des Pangerango und des Gedeh auf Java zu. Die wichtigsten Arten dieser Vergesellschaftung sind Ericaceen, besonders Vaccinium floribundum Miq. und Vaccinium varingiaefolium Miq., das dicht beschuppte, in Blattform und Blütengröße an unsere Alpenrosen erinnernde Rhododendron retusum Benn., die Myrtacee Leptospermum floribundum Jungh., die Ternstroemiacee Eurya japonica Thunb., die breitblätterige Myrica javanica Reinw., die Araliacee Heptapleurum rugosum Seem., ferner Myrsine avenis DC. Die Bodenflora ist reich an eigenartigen und zum Teil engbegrenzten Arten. Auf dem Pangerango ist endemisch die prachtvolle, bis 50 cm hohe Primula imperialis Jungh., daneben erheben sich Ranunculus javanicus Reinw. Polygonum chinense L. entwickelt lianenartige Sprosse. Weitere Vertreter der Gipfelflora sind Valeriana javanica Bl., Sanicula montana Reinw., Sweertia javanica Bl. und die zierliche Gentiana quadrifaria Bl., eine der kleinsten Blütenpflanzen. Es stellen sich mithin

in den Hochlagen Malesiens zahlreiche boreale Genera ein.

Ueber der Krummholzstufe folgt endlich ein dichtes mannshohes Gesträuch, mit meist kleinen xerophil gebauten Blättern. Nur ganz vereinzelt sieht man noch kleine, knorrige Usneen-behangene Bäumchen von Leptospermum floribundum Jungh., ihre schirmförmigen Kronen sind im Dezember dicht mit weißen Blüten bedeckt. Unter den Sträuchern dominiert Anaphalis javanica Schultz, eine blendend weißfilzige Komposite; dazu kommen zahlreiche glattblätterige Sklerophyllen, zum Teil mit schwacher Neigung zur Sukkulenz, so Gaultheria punctata Bl., Eurya glabra Bl., selbst gedrungene Farnbäume kommen vor.

Im Osten verarmt die Fülle der malesischen Flora. Es lassen sich, wie L. Diels hervorhebt, gewissermaßen drei Arme unterscheiden. Der südliche Arm geht nach Nordaustralien und folgt alsdann der Ostküste in schmalem, wiederholt unterbrochenem Bande nach Süden, um in den letzten Spuren bis Tasmanien auszustrahlen. Wir werden auf diese Florenbestandteile bei Erörterung der Australis zurückkommen. Der nördliche Arm umfaßt Mikronesien und Polynesien und zeigt nach Osten eine zunehmende Verarmung seiner Vegetation. Eine Ausnahme machen die stark nach Norden vorgeschobenen ozeanischen Sandwichinseln, welche eine höchst eigenartige, malesisch-amerikanische Mischflora aufweisen. Von den 705 Blütenpflanzen sind jedoch 653 Arten, d. h. 92,6% endemisch. Das amerikanische Element wiegt aber vor; manche Gattungen zeigen einen ausgesprochenen progressiven Endemismus. Dabei muß hervorgehoben werden, daß die ältesten Teile der Inselgruppe die reichhaltigste Flora aufweisen, und zwar nicht nur nach Artenzahl und Endemismus, sondern auch nach der Mannigfaltigkeit der Vegetationsbilder.

Der interessanteste Abschnitt der östlichen Teile des Malesicums ist aber ohne Zweifel der zentrale Inselbogen, hauptsächlich die Salomonen, Neuen Hebriden, Neukaledonien und endlich Neuseeland umfassend. Jede dieser Inselgruppen hat pflanzen-geographisch ihr eigenes Gepräge und jeweilen eine sehr große Anzahl markanter Endemismen aufzuweisen. Neukaledonien zerfällt in ein südwestliches niederes Flachland mit Savannencharakter und in ein nordöstliches, wenigstens ursprünglich waldbestandenes Gebirge. Der Grundstock der Flora ist malesisch, hat aber dadurch ein besonderes Interesse, als die feuchtmalesische Flora hier viele anderswo sonst fehlende xerophytische Abkömmlinge hervorgebracht hat. Daneben sind sehr deutliche Anklänge an die australische Flora festzustellen.

Der Grundstock der Flora Neuseelands ist ebenfalls melanesisch. Der Osten ist trocken und hat Heiden, Grasfluren und Triften; der Norden und Süden sind reich an Niederschlägen und tragen hauptsächlich Regenwälder, in denen sich bereits eine Reihe geringere Wärmeansprüche machender Pflanzengruppen, wie Nadelhölzer und Farne, bemerkbar machen. Die mannigfaltigen Geländeformen, Trift- und Hügelländer, Seenplatten, Schluchten, Fjorde, einzelstehende Vulkankegel, Hochgebirge, Hochländer, bedingen auch einen regen Formations- und Florenwechsel. Auf den südlichen Hochplateaus und Gebirgen sind antarktische Elemente in größerer Zahl vorhanden, auch die eigentliche Alpenflora trägt antarktisches Gepräge. Die Solanderbuche der Gebirgswälder (Fagus Solandri Hook. f.) ist antarktisch. Proteaceen, wie Knightia excelsa R. Br., weisen auf Australien.

IV. Kapländisches Florenreich

Capensis.

Die Capensis ist weitaus die kleinste pflanzengeographische Einheit der Erde, doch die große Selbständigkeit ihrer Pflanzendecke, die sowohl systematisch, als auch in dem Auftreten einer großen Zahl eigenartiger biologischer Typen zum Ausdruck kommt, berechtigt deren Loslösung vom indoafrikanischen Abschnitt der Paläotropis.

Streng genommen ist der „Kapflora" eigentlich nur der südlichste Teil des Kaplands, südlich der „Langen Berge", und die westliche Küstenlandschaft bis gegen den Olifants River zuzuzählen. Weiter nördlich kommen in den Inselgebirgen der Karroo noch einige größere Kolonien dieser Flora vor. Weit vorgeschobene zerstreute Posten im südlichen Teil Zentralafrikas sprechen für eine früher weitere, zusammenhängende Verbreitung der „Kapflora".

An diese Kapflora s. str. schließt sich im Norden eine höchst eigenartige Pflanzenwelt an, die, obwohl genetisch der Paläotropis zuzuzählen, ein so spezifisch eigenartig-einheitliches „südafrikanisches" Gepräge aufweist, daß man dieselbe, wie das bereits P. Ascherson und neuerdings wieder L. Diels und R. Marloth getan haben, auch der Kapflora zuzählt, — es ist das die Karroo und daran weiter nördlich anschließend das „Roggeveld" mit seiner karrooiden Flora. L. Diels sagt: „Floristisch liegt in dem kapländischen Florenreich eine Zweiheit vor: eine Kategorie von tropisch-afrikanischen Typen, die oft starke Veränderung durchgemacht haben, und eine andere ganz eigener Elemente, die sich aus einer uralten Flora der südlichen Erdhälfte herzuleiten scheinen. Es ist also ein ähnliches Verhältnis wie auf Neuseeland, nur daß auf Neuseeland die tropischen Formen das Uebergewicht haben,

im Kapland die eigenartig südlichen. Deshalb muß am Kap ein eigenes Florenreich angenommen werden." In diesem erweiterten Sinn würde mithin die Kapflora annähernd das ganze Kapland südlich vom Oranje River umfassen, so daß im östlichen Küstengebiet (Natal) auch noch subtropische Wälder in die Capensis einstrahlen. Mithin gliedert sich die Kapflora in ein litorales Mesophyten- und in ein inneres Xerophytengebiet. Trotz des Vorherrschens von unfruchtbaren Böden, trotz relativer Kleinheit des Areals und einförmigem geologischem Aufbau ist die Flora ungewöhnlich reich. Man zählt gegen 10000 Gefäßpflanzen, wovon die Großzahl dem Gebiet eigentümlich ist, sehr viele Arten haben ein ungemein beschränktes Areal. Nur ein kleiner Bruchteil überschreitet die Grenzen des Kaplandes. Die höheren, trockenen Gebiete des Sudans und Ostafrikas beherbergen eine Reihe kapländischer Elemente, andererseits sind verwandtschaftliche Beziehungen zur Flora Madagaskars und der Maskarenen, zu den ozeanisch-südatlantischen Inseln (St. Helena, Tristan da Cunha-Gruppe), zu Südamerika und Australien nicht zu verkennen.

A. Südafrikanisches Mesophytengebiet.
Küstenregion.

Das südafrikanische Mesophytengebiet läßt zwei Provinzen unterscheiden:

1. Die südostafrikanische subtropische Waldprovinz. Sie umfaßt den Küstenstreifen von der Knysnabucht im Süden (34° S.) bis gegen die Delagoabai (ca. 26° S.). Das Klima ist sehr gleichmäßig und hat eine jährliche Niederschlagsmenge von 70 cm bis zu 1 m. Der Sommer ist feucht, ohne Extreme der Temperatur und Feuchtigkeit. Infolge der periodisch auftretenden heißen, trockenen Winde zeigen die Bäume trotzdem mehr oder weniger xerophilen Bau. Der immergrüne Wald trägt durchaus paläotropisch-afrikanischen Charakter mit ganz wenig eingesprengten Kapelementen. Das Laub ist oberseits meist stark glänzend. Der Wald baut sich aus mehreren Stockwerken auf.

Im Knysnawald ist am häufigsten (18,8%) das bis 25 m hohe, in Abessinien wieder auftretende Eisenholz (Olea laurifolia Lam.). Die beiden größten, über 30 m hohen Bäume sind das endemische Gelbholz (Podocarpus Thunbergii Hook.) mit 10,8% und Podocarpus elongata l'Hérit. (0,6%), die auch noch Ostafrika und Abessinien angehört. Die dritte häufige Art ist (15,24%) die monotypisch-endemische Apocynacee Gonioma Kamassi E. Mey. Diese vier Arten zusammen beanspruchen 45,5% des Waldbestandes. Von Charakterpflanzen dieser Region seien noch erwähnt: Ilex capensis Sond. et Harv. (auch Ostafrika) und Baumfarne aus der Gattung Hemitelia (Hemitelia capensis R. Br.); Todea barbara (L.) Moore gehört nicht nur Südafrika von Kapstadt bis zu den Drakensbergen an, sondern findet sich auch wieder in Ostaustralien und im nördlichen Neuseeland. Ferner die Cycadeengenera Encephalartos (in Australien durch Marcrozamia ersetzt) und Stangeria (monotypisch). In Afrika reicht an der Ostküste das Palmenareal am weitesten nach Süden; Phoenix reclinata Jacq. geht bis zur St. Francisbai (34° S.). Als Begleiter feuchter Waldpartien und Flußufer tritt die „Calla" unserer Blumentische, die Aroidee Richardia africana Kth. auf. Aehnliche Standorte besiedelt auch die merkwürdige Musacee Strelitzia; ihre 5 Arten sind alle auf das Kapland und das angrenzende Gebiet beschränkt. Für die kapländische Waldregion besonders bezeichnend ist Elaeodendron capense Eckl. et Zeyh. (Celastr.). Das kapländische Florenelement wird durch Faurea saligna Harv. repräsentiert. Diese Proteacee bildet stattliche, bis meterdicke Bäume. Lianen, die wie Cissus (Vitis) capensis Willd. armsdicke Stämme entwickeln und große Bäume bedecken, zahlreiche Epiphyten und im Schatten des Waldes Gleichenia polypodioides Sm., Hymenophyllum, Davallien, Lomarien vervollständigen das subtropische Waldesbild. Kleine Waldinseln von ähnlicher Zusammensetzung finden sich selbst noch in den Schluchten des Tafelberges.

2. Die kapländische Hartlaubgehölzprovinz. Klimatisch hat diese Provinz viel Aehnlichkeit mit der südlichen Mediterraneis. Das trifft besonders für den äußersten Südwesten, das Gebiet der reichsten Entfaltung der Kapflora zu. Die jährliche Regenhöhe schwankt in Mittel zwischen 30 bis 70 cm, in Gebirgslagen wird öfters 1 m überstiegen. Das südliche Kapland ist ein Winterregengebiet, fallen doch die meisten Regen in dieser Jahreszeit (30 bis 70%), indessen im Sommer die Regenmenge meist nur 10 bis 20% der jährlichen Regenhöhe beträgt. Starke Schwankungen werden übrigens bedingt durch die wechselvolle Gliederung des Geländes. In der ungemein großen Mannigfaltigkeit der Flora finden diese Verhältnisse ihren beredten Ausdruck. Die Temperaturen sind ausgesprochen ozeanisch.

Für das unberührte Naturland Südafrikas ist das Fehlen eigentlicher Wälder bezeichnend. Wald gibt es nur in wenigen Schluchten. Was man von Bäumen sieht, ist angepflanzt und meistens eingeführt. Um die Wohnungen der Kolonisten bemerkt man Eukalypten und Akazien Australiens, mediterrane Nadelhölzer (Pinus), nordische Eichen und längs der Bäche unsere Erlen. Weite Strecken sind jetzt dem Weinbau tributär.

In den Gebirgen kommt die Einheitlichkeit der Kapflora besonders scharf zum Ausdruck. Für die ursprüngliche Landschaft sind physiognomisch bestimmend Hartlaubgehölze und Felsenheiden; letztere entwickeln periodisch eine Unmenge eigen-

artiger Knollen-, Zwiebel-, Rhizomgewächse und Therophyten. Doch wir wollen uns mit einer kurzen Charakterisierung der ersteren begnügen. Physiognomisch und ökologisch zeigen die Hartlaubgehölze mit den mediterranen Macchien die größte Uebereinstimmung, die floristische Zusammensetzung ist aber eine ganz andere.

Ueppig ist die südafrikanische Macchie nur in schluchtenartigen, von Wasseradern durchzogenen Tälern entwickelt. Hier nehmen die Sträucher öfters Baumform an, und erreichen eine Höhe von 3 bis 5, zuweilen aber von über 12 m. An offenen Hängen wird die Mannshöhe selten überschritten. Kleinblätterigkeit ist ein Hauptmerkmal der Sklerophyllen Südafrikas. Vorherrschend sind Oliven- und Myrtenblätter, oder ericoide und zypressoide Typen. Das Laub ist glanzlos, oft mit Harz- oder Wachsüberzug versehen. Auch Filzpflanzen kommen vor. Von untergeordneter Bedeutung ist die Dornbildung. Einzelne Arten werden unter günstigen Verhältnissen zu ansehnlichen Bäumen. Das gilt für Olea verrucosa Link, die Proteacee Leucadendron argenteum R. Br., den berühmten Silberbaum des Tafelberges, die lorbeerblätterige Celastracee Gymnosporia laurina (Thunb.) Szysz. Auch Callitris cupressoides Schrad., die sogenannte Zwergzypresse, tritt im offenen Gelände auf. Sie bedeckte einst die Felskämme der Kalkgebirge, oberhalb 900 m.

Floristisch sind an der Zusammensetzung der kapländischen Macchien zunächst besonders die Proteaceen beteiligt. Den 262 Arten des südwestlichen Kaplandes stehen nur 30 Arten im ganzen übrigen Afrika gegenüber. Protea mellifera R. Br. wird 3 m hoch. Diese Gattung allein zählt in der Kapprovinz 60 Species, dazu kommen 70 Leucadendren, 52 Serrurien, 24 Leucospermum, um nur die 4 artenreichsten Gattungen aufzuzählen. Fast alle Genera fallen durch ihre blendende Farbenpracht und durch die Mannigfaltigkeit ihres Laubwerkes auf. Leucospermum conocarpum R. Br. ist das Krüppelholz der Kolonisten. Besonders reichlich sind die Ericaceen vertreten. Die Gattung Erica zählt in Südafrika 456 Arten, sie tritt uns in einer ungeahnten Fülle meist kleinwüchsiger, aber farbenfreudiger, oft großblütiger Species entgegen. Alle übrigen Florenreiche zusammen haben nicht so viele verschiedene Erica aufzuweisen wie Südafrika. Eine häufige charakteristische Ericacee ist auch Blaeria ericoides L. Die Gattung Rhus weist mehrere Arten auf. Metrosideros angustifolia Sm. ist die einzige Myrtacee Kaplands. Fast grasartig schmale und steife Blätter besitzt die häufige, sehr merkwürdige Rosacee Cliffortia graminea L. Dazu kommen zahlreiche Kompositen, besonders aus den Gattungen Helichrysum (137 Arten) und Helipterum (12 Species), ferner Metalasia muricata R. Br. Die Rhamnaceen sind durch Phylicaarten, die Polygalaceen durch Mundia spinosa L. und durch mehrere endemische Polygala spec., die Myrsinaceen durch Myrsine africana L. vertreten. Besonderes Interesse gewährt ferner die etwa 30 Arten zählende Gattung Pelargonium. Das bis über 2 m hohe Pelargonium cucullatum Ait. bildet im Frühling dichte rote Blütenmassen. Von kleineren Familien fallen besonders noch Vertreter der Rutaceen-Diosmeen (180 spec.), der Penaeaceen (22 spec.), Bruniaceen (44 Arten) und Santalaceen auf. Unter den Papilionaceen entwickelt Podalyria calyptrata Willd. große, herrlich duftende Blüten. Aspalathus gehört den Genisteen an. Als Begleiter dieser Buschbestände bemerkt man in den Lücken zwischen den Gesträuchen zahlreiche Iridaceen (161 Arten), Restionaceen (80 spec.) und Gräser (z. B. Tristachya leucothrix Trin.).

Im südlichsten Südafrika findet sich somit eine beispiellos große Zahl endemischer Arten, Gattungen und Ordnungen auf kleinstem Raume zusammengedrängt. R. Marloth hebt hervor, daß fast alle Arten, mögen sie noch so differenten, systematischen Gruppen angehören, die gleiche äußere Tracht angenommen haben. Für diese Einheitlichkeit muß in erster Linie das durch lange Zeiträume in gleicher Weise einwirkende Klima verantwortlich gemacht werden. Der Ursprung dieser Flora dürfte in den Anfang des Tertiär zu verlegen sein. Die Kappflanzen müssen nicht nur die sommerliche Trockenperiode, die winterliche Nässe, sondern auch die alles zarte Laubwerk zerstörenden sommerlichen Südwinde ertragen. Das sind die drei Faktoren, welche den eingesessenen Pflanzen, wie auch allen Eindringlingen dasselbe Gewand aufzwangen und allen Formenkreisen, die sich diesen Verhältnissen nicht anzupassen vermochten, unerbittlich das Ueberschreiten der Grenzen ihrer Herrschaft unmöglich machten. So wurde das südwestliche Kapland zu einem Erhaltungs- und Bildungsherd ersten Ranges und seine Pflanzendecke zu einem eigenen Florenreiche umgestaltet.

B. Südafrikanisches Xerophytengebiet.

Binnenlandregion.

3. Die Karroowüstensteppe oder die kapländische Sukkulentenprovinz. Ganz verschieden, aber nicht weniger eigenartig ist die Pflanzenwelt der an die kapländische Sklerophytenprovinz anschließenden Karroo. Wie bereits betont, ist sie genetisch dem großen paläotropischen Florenreiche zuzuzählen, doch von demselben physiognomisch und ökologisch kaum weniger scharf geschieden, als die eigentliche Kapflora. Wohl 90% der Vegetation bestehen aus Sukkulenten, beträchtliche Strecken werden nur von Saftpflanzen bewohnt, den Rest bilden Zwergsträucher und Dornbüsche. In den fast stets trockenen

Flußbetten haben sich Akazien (Acacia horrida Willd.) und Karreebäume (Rhus viminalis Vahl.) angesiedelt.

Gegenüber den Küstengebieten sind die Sommerregen viel spärlicher. Die jährliche Regenhöhe liegt meistens unter 60 cm und fällt zuweilen bis unter 20 cm. Das ist das Reich der Mesembrianthemum-, der Kleinia-, Cotyledon-, Crassula-, der Portulacaria-, Aloëarten, sowie der Stapelien und sukkulenten Euphorbien, die an Mannigfaltigkeit der Form den Cacteen nicht nachstehen. Unter den Sukkulenten steht Mesembrianthemum obenan. Von den 300 Arten sind 75% auf die Karroo und ihre Nachbargebiete beschränkt. Die Mannigfaltigkeit der Form ist fast unbegrenzt, noch wunderbarer ist die Anpassung an die Umgebung. Einige Arten liefern die schönsten Beispiele von Schutzfärbung im Pflanzenreich.

Mesembrianthemum canum Haw. hat Blätter, deren Form nicht nur den Steinen, zwischen denen sie lebt, völlig gleicht, auch die rötlich-bläuliche Schieferfarbe beider ist identisch. Mesembrianthemum calcareum Marl. kommt auf Kalktuff vor. Gestein und Blätter sind weißlich, hier und da dunkelbraun gesprengelt. Anacampseros ustulata E. Mey. hat Kurztriebe, die den sukkulenten Stengeln aufsitzen, und nur winzige Blättchen besitzen. Und erst die absonderlichen Formen von Crassula: selbst im blütenlosen Zustande sind sie ein Schmuck der öden Felsen- und Schotterfluren dieser Halbwüsten; gar abenteuerlich nehmen sich ihre oft weißlichen, rot geränderten Blätter aus. C. pyramidalis L. bildet kleine vierkantige, äußerst zierliche, aus unzähligen gegenständigen Blattpaaren aufgebaute Säulen. Trichocaulon piliferum N. E. Br., eine Stapeliacee, erinnert an kleine Cereussäulen. Bei Laingsburg sind weite Strecken des steinigwüstenhaften Bodens mit Euphorbia mauritanica L. besetzt, sie geht auch auf das karrooide Terrain über. Cotyledon fascicularis Ait. bildet einen mannsdicken bis 2 m hohen Stamm, der als Wasserspeicher dient, er findet sich an den trockensten, steinigsten Stellen der Karroo. Die Aloës haben ihr Hauptverbreitungszentrum in den Grassteppen der Kaffernländer und Natals. Ganz isoliert steht Aloë plicatilis Mill., mit ihrem dichotom verzweigten Stamm und der zweizeiligen Blattstellung bildet sie eine eigene Untergattung (Kumara). Aloë africana Mill. entwickelt bis 7 m hohe Stämme und bis 50 cm lange, gelbe Blütenähren. Bei Cotyledon reticulata Thb. ist auch der Stamm sukkulent, die seitlichen Infloreszenzachsen verholzen und bleiben stehen, die Blätter werden im Lauf des Sommers abgeworfen. Sarcocaulon Patersonii Eckl. et Zeyh. ist eine fleischige Geraniacee, deren Stamm sich durch Ausschwitzung von Harz wie mit einem Panzer gegen Wasserverdunstung schützt. Nicht im ebenen Gelände, sondern in der Hügel- und Berglandschaft tritt Testudinaria Elephantipes (l'Hérit.) Burch. auf. Sie bildet bis metergroße Knollen, die mit Ausnahme der korkigen Außenschicht aus Wassergewebe bestehen. Die alten Triebe verholzen und bilden ein wirres Dorngeflecht, das später allmählich abgestoßen wird. — Südafrika ist aber auch das „Paradies der Blumen". Mit der Regenzeit entsproßt dem scheinbar toten Boden eine Unmenge schönblühender Gewächse, Knollen- (Irideen) und Zwiebelpflanzen (Liliaceen, Amaryllidaceen, Oxalis). Bei Buphane sind die Zwiebeln über kopfgroß. Wasserspeichernde Wurzeln haben beispielsweise Fockea angustifolia K. Schum., Euphorbia tuberosa L.; wasserspeichernde Knollen: Cissus cirrhosa Willd., Eriospermum latifolium Jacq. Auch die im Mittelmeergebiet eingeschleppte Oxalis cernua Thunb. besitzt Saftwurzeln. Vertikalstellung der Blätter ist häufig. Beispiele sind: Protea grandiflora Thunb., Crassula falcata Willd. Neben der Sukkulententrift kommen besonders in der Randpartie der Karroo auch Dornbuschformationen, Felsenheide und Garigues-artige Vergesellschaftungen vor, in denen auch Rutenpflanzen öfters auftreten, so Cadaba juncea (L.) Benth. et Hook. (Capparid.) und Sarcostemma viminale (L.) R. Br. (Asclepiad.). Vasallenpflanzen nennt Marloth Gewächse, die immer im Schutz dorniger oder starrer Büsche auftreten und so vor Tierfraß mehr oder weniger geschützt sind.

Die Karroo kann somit als ein Bildungsherd, ja geradezu als eine natürliche Zuchtanstalt für Sukkulenten gelten. Mit der allmählichen Aushöhlung der Karroo zwischen den großen Zwartbergen im Süden und dem Nieuwveldgebirge im Norden wurde das Klima wärmer und trockener. In dieser langsamen, aber kontinuierlichen Veränderung sieht Marloth den von außen auf die Pflanzenwelt stets einwirkenden anregenden Reiz, der eine der Hauptursachen für den überraschenden Artenreichtum, aber auch für die ökologische Einheitlichkeit der Flora sein dürfte.

4. Das Roggeveld- oder karrooïde Hochland. Es umfaßt den größten und pflanzengeographisch wie floristisch noch am wenigsten bekannten Teil des nördlichen Kaplands. Nach Nordwesten nimmt das Land Wüstencharakter an, nach Nordosten geht es in die Savannen und Grassteppen der östlichen Kalahari und Transvaals über. Die dürftige Vegetation scheint in gewissen Bezirken hauptsächlich aus strauchartigen Compositen zu bestehen, daher hat Bolus dieses Gebiet als „Compositenregion" bezeichnet. Gegenüber den südlichen Gebieten ist das karrooide Hochland durch in der Regel noch geringere Niederschläge (15 bis 40 cm) und vor allem durch die Unregelmäßigkeit derselben ausgezeichnet, so daß öfters Perioden großer Dürre zu verzeichnen sind. Wenn endlich reiche Regengüsse fallen, so werden die weiten Ebenen in kurzer Zeit zu grünenden und blühenden Fluren. Im Winter herrschen Fröste und Schneestürme. Bolus sagt: „Der vorherrschende Charakter ist

der einer Heide, welche mit niederem Gebüsch von graugrüner Farbe bedeckt ist und nur so wenige andere Pflanzen trägt, daß sie den allgemeinen Eindruck nicht beeinflussen.“

V. Australisches Florenreich
Australis.

Australien trägt Hochlandcharakter. Aehnlich der Karroo ist die Mitte gegenüber der Umgebung vertieft. Die Randpartien haben zum Teil Gebirgsnatur und sind meistens von einem relativ schmalen Küstenstreifen begleitet. So kommen die Niederschläge hauptsächlich den Küstenregionen zu gut, das Binnenland ist daher ein ausgesprochenes, vielfach Wüstencharakter annehmendes Trockengebiet. Aber selbst die Niederschlagsmengen der Randlandschaften sind meistens dürftig, so daß der größte Teil der australischen Flora mehr oder weniger ausgesprochene Xerophytenstruktur aufweist. Aus diesen topographischen Verhältnissen ergibt sich somit eine allmähliche Abnahme bezw. ein Dürftigerwerden der Vegetation gegen die zentralen Teile des Kontinentes hin. An der Peripherie ist der Wald vorherrschend und zwar je nach Breitenlage und örtlichen Verhältnissen in verschiedener Ausbildung, als tropischer oder subtropischer Regenwald, als Sklerophyllen- oder Savannenwald, dann folgen in mehrfachen Varianten Savanne und Skrub und im Zentrum verschiedene Wüstentypen. Die vegetationsfeindliche zentrale Wüstenregion und das Auseinanderreißen des Waldgebietes durch gelegentliches Vordringen von Skrub, Savanne oder Wüste bis zur Küste hat zur Folge, daß das Florenreich in einzelne, mehr oder weniger selbständig entwickelte Provinzen zerfällt. In den Hauptzügen läßt sich ein nördliches und östliches Hydromegathermen-, sowie je ein Mesothermengebiet im Südwesten und in den östlichen Gebirgen unterscheiden. Die Hauptmasse bildet aber die große zentrale Xerophytenregion, zu der die ganze Wüsten-, Savannen- und Skrubregion, aber auch noch Teile des Waldgebietes zuzuzählen sind.

Nach unserer heutigen Kenntnis umfaßt die Gesamtzahl der Gefäßpflanzen Australiens etwa 10000 Species, davon kommen nur ca. 1400 Arten auch in anderen Florengebieten vor. Schon aus diesen Zahlen ergibt sich die große Selbständigkeit der Flora Australiens, immerhin darf dieselbe nicht als Einheit aufgefaßt werden. Es sind vielmehr drei Hauptflorenbestandteile zu unterscheiden. Der Norden und die Ostküste, südlich bis über den Wendekreis, trägt in der Hauptsache malesisches Gepräge. Im Bergland von Tasmanien und in den Alpen von Viktoria und Neusüdwales ist dagegen das antarktische Element reichlich vertreten. Im größten Teil Australiens herrscht jedoch das australe Florenelement, mit deutlichen Beziehungen zur Kapflora Südafrikas und zu derjenigen des südlichsten Südamerikas.

Nordaustralien mit sämtlichen mittleren Monatstemperaturen über 20° C gehört noch zur tropischen Zone, weiter südlich folgt eine subtropische Region. Südaustralien liegt im gemäßigten Gürtel mit heißen Sommern und milden Wintern an der Küste, kalten Wintern im gebirgigen Hinterland. Die 10° C Isotherme des kältesten Monats streift gerade noch die Nordküste Tasmaniens. In bezug auf die Regenverteilung gehört der Norden zum tropischen Sommerregengebiet, der Süden hat Regen zu allen Jahreszeiten, aber mit etwas vorherrschendem Winterregen. Die Dürre des Binnenlandes beeinflußt jedoch Klima und Vegetationsverhältnisse der feuchteren Küstengebiete, indem die heißen und trockenen, aus dem Innern wehenden Glutwinde der Pflanzenwelt nicht selten sehr schädlich werden. Das gilt ganz besonders für Südaustralien. Das Innere ist zwar nicht regenlos, aber, wie alle Wüstengebiete durch große Unregelmäßigkeit der Niederschläge ausgezeichnet. Die zentrale „Eremäa“ hat eine verarmte Flora, gewissermaßen eine Auslese der extremsten Typen der Nachbarfloren, ohne besondere selbständige Zutaten. Klimatisch ist Ostaustralien gegenüber dem Westen ganz entschieden begünstigt, das zeigt sich auch in der Vegetation.

Die Pflanzendecke ist übrigens nicht so einförmig, als man vielfach annimmt. O. Drude sagt: Die Formationen bestehen in tropischen Waldungen und Savannen, in sehr reichen, feucht-immergrünen, tropisch und subtropisch gemischten Wäldern und Gebüschen, in kühl temperierten immergrünen Bergwäldern mit Coniferen und Buchen, und in Grassteppen, Kräuter- und Dornbuschsteppen, nebst ausgesprochenen Wüstenformationen.

1. Das nördliche, tropische Australien. Das nördliche tropische Australien trägt noch durchaus malesischen Charakter. Ueberall bedrängt und umringt vom Savannenwald der Eukalypten, hält er sich doch unvermischt in seinem rein malesischen Gepräge. Hart und unvermittelt, sagt L. Diels, stoßen beide aneinander; durch die lichten Bestände des Eukalyptusparkes sieht man plötzlich im Hintergrund die schwarze Kulisse des tropischen Regenwaldes aufgetürmt, wie eine schroffe Mauer. Trotz seiner tropischen Elemente, und obgleich ein Rotang (Calamus australis Mart.) an den Bäumen emporklettert, erwecken der nordaustralische Tropenwald und der Palmenwald von Queensland lange nicht den lebensfrohen Eindruck Indiens oder gar Ceylons. Es ist nicht leicht,

in diese dichten Buschwälder zu dringen. Nur längs der Flüsse atmet man freier auf, und hier eröffnet sich dem Wanderer oft eine reizende Szenerie. Der Tropenwald wird beherrscht durch indisch-malaiische Palmen- und Pandanusarten. Hohe Bäume mit Plankenwurzeln (Ficus) und kauliflore Lianen durchziehen den Wald. Schlingpalmen und eine Bambuse (Bambusa Morcheadiana Balley) sind am häufigsten. Die Stämme werden von den mächtigen Laubmassen verschiedener Araceen, wie Epipremnum mirabile Schott. (auch Java) und von Pothos longipes Schott., sowie von Scitamineen und Piperarten umsponnen und bedeckt. Platycerium alcicorne Desv., Asplenium Nidus L., andere Farne und Orchideen treten epiphytisch auf. Pisangarten (Musa) vervollständigen das echt malesische Waldesbild.

Schon bei 400 bis 500 m über Meer wird der tropische Regenwald lichter, die Lianen spärlicher und weniger mächtig, das Unterholz dürftiger. Einige der wichtigsten Elemente sind ein mit Java gemeinsamer Podocarpus (Podocarpus amarus Bl.), die mächtige Agathis Palmerstoni (Pinac.), Cedrela (Meliac.), Lauraceen, die Euphorbiacee Aleurites moluccana Willd. Ihr besonderes Gepräge erhalten aber diese Regenwälder durch die Beimischung der beiden australischen Araucarien, Araucaria Bidwillii Hook. und Araucaria Cunninghamii Sweet., welche aus dem Laubdach der dikotylen Baumgestalten emporragen. Archontophoenix Alexandrae H. Wendl. et Drude, eine überaus schlanke, zierliche Palme, die Cyatheacee Alsophila australis R. Br. gehen in lokal bevorzugten Lagen bis 34° 30′ S., die Palme Livistona australis Mart. erreicht in Ostaustralien ihre Südgrenze sogar erst bei 37° 30′ S. In Westaustralien liegt die Südgrenze jedoch schon erheblich nördlicher (bei ca. 30° S.). Wo die Winterregen regelmäßiger und ergiebiger werden, verändert sich der Anblick und die Zusammensetzung des Waldes allmählich, so daß man von einem subtropischen Regenwald sprechen kann. Er ist formenärmer. Auch infolge der Durchdringung mit Eucalypten nimmt er ein abweichendes Aussehen an. Weiter südlich tritt er nur inselartig in Mulden und engen Tälern auf, soweit sie geschützt sind vor der Einwirkung der kalten antarktischen Winde. Hier herrscht ein außerordentlich dichter Pflanzenwuchs. Riesenhafter Eucalyptus amygdalina Labill., die Myrtacee Eugenia Smithii Poir., Pittosporum bicolor Hook., Elaeocarpus cyaneus Sims. und der baumförmige Aster argophyllus Labill. sind einige der wichtigsten Bestandteile dieser Waldungen. Durch das Gewirr der Bäume spinnen sich Smilax australis R. Br. und Clematis aristata R. Br., ferner Baumfarne wie Dicksonia antartica R. Br. und Todea barbara (L.) Moore bilden den Stolz dieser Wälder. Der mächtige „Sassafrasbaum“ Atherosperma moschatum Labill. mit buchenartigem Stamm ist ganz mit Moosen besetzt. Dazu kommen bereits antarktische Typen, wie z. B. Nothofagus-Arten und strauchige Kompositen. Allerorts sieht man in diesen Waldungen Eucalypten, sie werden vielfach zur vorwaltenden Gattung und damit kommt hier im Süden eine ganz eigentümliche Verbindung zwischen dem malesischen Regenwald und dem australischen Eucalyptuswald zustande, zwei Bildungen, die im Norden überall scharf voneinander getrennt sind.

Die Zusammensetzung des tropischen und subtropischen Regenwaldes Australiens weist, wie bereits betont, auf tropische Verbindung mit dem malesischen Gebiet der Paläotropis hin. Im gleichen Sinne pflanzengeographisch tributär sind die Palmen Australiens, ebenso die zahlreichen Myrtaceen, die außerordentlich mannigfaltige Tracht zeigen. Einige dieser Arten, wie Melaleuca (100 Arten) und Eucalyptus (über 150 Arten), wohl auch auf tropisch-malesische Typen zurückzuführen, sind aber fast ausschließlich australisch. Nur ganz wenige Spezies gehören auch den Malaien an; dasselbe gilt für die strauchigen Leptospermum spec. mit ihren weißen an Rosaceen erinnernden Blüten. Tropische Anklänge lassen auch die wohl 400 Arten zählenden Acacien, die sich in ihrer Formenfülle fast allen Formationen Australiens angegliedert haben, erkennen. Dasselbe gilt für zahlreiche Baumfarne, Orchideen, Sterculiaceen und Rutaceen.

2. Die Eremäa, das zentrale Wüstengebiet. Die Eremäa, das zentrale Wüstengebiet, hat jährliche Regenhöhen unter 20 cm. Völlig vegetationslos sind fast nur die Salzpfannen. Sonst ist der Pflanzenwuchs dürftig, aber nicht ohne eine gewisse Mannigfaltigkeit. Die Zusammensetzung wechselt nach der Bodenbeschaffenheit. Blattsukkulente Chenopodiaceen herrschen auf lehmigen Böden. Steiflaubige Acacien bilden das wichtigste Gehölz der Lehmwüste. Auf den großen Binnenlandsdünen sieht man die dunklen Kronen der Frenela (Callitris), die blattlosen Zweiggewirre von Casuarinen und Exocarpus-(Santal.)Arten, oder aber kümmerlicher Eucalyptus, niedriger Fusanus (Sant.), wohl auch das Wahrzeichen der australischen Wüste, den sogenannten „Spinifex“, Verbände äußerst starrer, hochgradig xerophytischer Gräser. Es sind Triodiaarten, die dichten Bänder und Matten ihres fahl-gefärbten, stechenden Blattwerkes bezeichnen die traurigsten Striche des australischen Binnenlandes.

Im Herzen der Wüstenregion schaffen die Gebirgsketten etwas günstigere Bedingungen. Am Fuß der Berge gibt es Salzseen, umgeben von Salzbuschvegetation aus Atriplex nummularia Lindl., Rhagodia, Polygonum und Muehlenbeckia (Polygon.). Am Gebirgsrande und im Gebirge (Macdonnell Rge.) entsteht eine breite Oase, wo die stärkeren Sommerregen eine Art Savanne mit Graswuchs schaffen und in den Flußtälern etwas Baumwuchs gestatten. Eucalyptus rostrata Schlecht. wird bis

30 m hoch. Von Grevillea striata R. Br. sieht man 20 m hohe Exemplare, Frenela (Callitris) verrucosa Cunn. bedeckt die Abhänge der Erosionsschluchten. Als weit versprengtes Fragment des Palmenareals tritt Livistona Mariae F. Muell. auf. Das dunkle Laub dieser Fächerpalme hebt sich wirkungsvoll ab vom Hellgrün der Eucalypten.

3. **Südwestaustralien.** Hier tritt die echt australische Flora fast ungemischt und in reinster Ausbildung auf. L. Diels hat darauf aufmerksam gemacht, daß sowohl im tropischen, als auch im extratropischen Bezirk sich ein stark ausgesprochener, progressiver Endemismus geltend macht: Myrtaceen, Rutaceen, Proteaceen, und die „Grasbäume" sind artenreicher als im übrigen Australien. Dazu kommen einige altertümlich anmutende Endemismen von durchaus isolierter Stellung, so z. B. Nuytsia floribunda R. Br., ein Loranthaceenbaum, aus einem Genus, dessen übrige Arten alle Madagaskar und Abessinien angehören. Das spezifisch-australische Element zählt etwa 300 endemische Genera, es zeigt geringe Beziehungen zur antarktischen, stärkere zur malesischen Flora. Es umfaßt die Hauptmenge der in Australien vorkommenden Pflanzen. 82% der Blütenpflanzen dieses Gebietes sind endemisch.

Von Familien und Sippen sind ganz besonders hervorzuheben: die Rhynchosporeen, Centrolepidaceen, Restionaceen, mehrere Unterabteilungen der Liliaceen, Amaryllidaceen, Iridaceen und Orchideen, Casuarinaceen, Santalaceen, Proteaceen, Droseraceen, Pittosporaceen; unter den Leguminosen die Podalyrieae, Genisteae, Acacia; die Boronieen (Rut.), Stackhousiaceen, die Büttnerieen und Lasiopetaleen unter den Sterculiaceen, die Chamaelaucieen und Leptospermen unter den Myrtaceen, die Epacridaceen, Myoporaceen, Goodeniaceen, Stylidaceen usw. Die Flora des Südwestens macht einen sehr einheitlichen, ausgeglichenen Eindruck.

Wir müssen uns damit begnügen, einen kurzen Blick auf die wichtigsten Vegetationsbilder Westaustraliens zu werfen. Es sind:

3a) Der Eukalyptuswald. Wegen der Vertikalstellung der Blätter gibt der Eukalyptuswald sozusagen keinen Schatten. Das sind die berühmten „schattenlosen Wälder" Australiens. Der Eukalyptus ist mit seinen graugrünen derben Blättern, mit seiner in Längsstreifen unordentlich abgeschälten Rinde und seinem schlanken hohen Wuchs ein Wahrzeichen der australischen Landschaft. Der Eukalyptuswald hat meistens nur eine geringe Anzahl von Leitarten. Oft besteht er aus einer einzigen dominierenden Species, oder es sind mehrere Arten gemischt, zuweilen stellen sich jedoch auch Casuarinen und Acacien oder kleine Banksiabäume ein. In den regenreichen Teilen Südwestaustraliens (30 bis 35° S.) herrschen Eucalyptus marginata Sm. und Eucalyptus diversicolor F. Muell., sie bilden nahezu reine Eukalyptuswaldungen. Einzelne Eukalypten erreichen Riesendimensionen, die mit den berühmten Mammutbäumen Kaliforniens wetteifern, so Eucalyptus amygdalina Labill. und Eucalyptus Globulus Labill., eine Höhe von über 130 m. Das junge Laub ist meist rötlichgrün, der strauchige Unterwuchs sehr mannigfaltig. Der Eukalyptus tritt übrigens auch als Begleitbaum der Savanne, des Skrubs, und vereinzelt des Regenwaldes auf.

3b) Sklerophylle Buschgehölze. Sie erinnern lebhaft an die mediterranen Macchien; und stocken besonders auf Kalk oder Dünen der Litoralzone. Mittlere Niederschläge (50 bis 100 cm) und ausgeprägte Trockenheit in der heißen Jahreszeit sind für diese Gebiete bezeichnend. Annähernd mannshohe, meist immergrüne Sträucher wachsen in dichtem Gewirr.

Acacia cyclopis A. Cunn. ist häufig. Die Rhamnacee Spyridium globulosum Benth. hat große habituelle Aehnlichkeit mit niederen Formen der Steineiche. Glänzendes Lederlaub trägt die Apocynacee Alyxia buxifolia R. Br. Meist herrschen sonst fahle Farben im Laubwerk, nur die Dilleniacee Hibbertia cuneiformis Sm. mit ihren gehäuft frischgrünen Blättern macht eine Ausnahme. Sie ist die stattlichste Erscheinung dieser westaustralisch so artenreichen Gattung. Starres Astwerk von seidigem Silbergrau hat die Leguminose Jacksonia furcellata; bei Rhagodia Billardieri R. Br. (Chenop.) sind die fleischigen Laubtriebe mehlig bestäubt, wollig-filzig bei den Kompositensträuchern Olearia candidissima und Calocephalus Brownii F. Muell. Auf Kalkfelsen erheben sich die breiten, weit ausladenden Kronen von Callitris robusta R. Br., ihr Grün ist düsterer selbst als das der Zypressen.

3c) Der Savannenwald. Er ist in Westaustralien von verhältnismäßig begrenzter Verbreitung, um so größer ist seine Bedeutung in Süd- und Ostaustralien, wo er in den äußeren Zonen des australischen Tafellandes ausgedehnte Flächen in Anspruch nimmt. Es sind offene, mehr oder weniger parkähnliche Bestände; das Unterholz ist spärlich, die Bodenflora wird von derben hohen Gräsern gebildet. Die herrschenden Bäume sind wie überall verschiedene Eukalypten und Casuarinen; von kleineren Bäumen sind Akazien (Acacia acuminata Benth.) zu nennen. Doch treten auch andere Typen in den Savannenwald über, so Nuytsia, das Wahrzeichen der Südwestprovinz, ein Reliktendemismus von ausgesprochenem Kollektivtypus, der in sich Merkmale der Loranthaceen und Proteaceen vereinigt. Auch Banksiaarten, in gewissem Sinne die ausgezeichnetste Gattung des Südwestens, indem sie im übrigen Australien fast völlig fehlt, gehen vereinzelt auf die offenen Savannenflächen

über, so z. B. Banksia attenuata R. Br. und Bansksia ilicifolia R. Br. Dazu kommen Casuarinen; auch Macrozamia Fraseri Miq. überschreitet das eigentliche Waldgebiet, es ist die einzige Cycadee des Südwestens. Unter den Wahrzeichen Australiens stehen die der Liliiflorenreihe angehörigen „Grasbäume" in erster Linie. Im Kernlande des Südwestens und in den Landschaften der Ostküste sind sie am mannigfaltigsten entwickelt und am meisten verbreitet. Sie bilden eine der bizarrsten Gestalten der an Eigentümlichkeiten so reichen australischen Flora. Ostaustralien hat nur eine Reihe von Arten aus der Gattung Xantorrhoea, im Südwesten treten aber neben dieser Art das morphologisch recht selbständige Genus Dasypogon und die durch ihren einfachen, säulenförmigen, mit einem riesigen Blattbüschel abschließenden Stamm palmenähnliche Kingia hinzu. Alle diese Typen lassen wohl noch Spuren einer gewissen Verwandtschaft erkennen, stehen aber im übrigen so gesondert da, daß an unmittelbare Beziehungen nicht zu denken ist. Der wichtigste Grasbaum des Südwestens ist Xantorrhoea Preisii Endl., sie schließt sich den verschiedensten Formationen an. Auf Tafel VIII seines klassischen Werkes gibt L. Diels nach photographischer Aufnahme von E. Pritzel ein höchst originelles Vegetationsbild dieses Grasbaumes als Bestandteil eines Savannenwaldes, aus dem Distrikt Darling, vergesellschaftet mit Kingia australis R. Br., Xylomelum occidentale R. Br. (Proteac.) und Federbuschbäumen von Banksia grandis R. Br.

3d) Der Skrub. Der Skrub ist die am meisten bezeichnende Vegetationsform Australiens. Sie bedeckt besonders im Innern Westaustraliens ungeheure Strecken. Diese Strauchgestrüppe treten in recht verschiedenen Varianten auf. Man unterscheidet 3 Haupttypen:

α) Der Malleeskrub: Landschaften von abschreckender Dürre und Einförmigkeit. Vielästige, fahlgrüne Sträucher, die, wo sie dicht stehen, fast nicht zu durchqueren sind. Trotz der Einförmigkeit des ersten Eindruckes erweist sich das Gebüsch floristisch als recht mannigfaltig. Verschiedene strauchige Eukalypten spielen auch in diesen Vergesellschaftungen eine wichtige Rolle: „Die gleichmäßige Höhe der Gewächse, die mattbläuliche Farbe des Laubes sehen von weitem aus wie eine bis zum Horizont sich dehnende Meeresfläche." Oft ist dieser Skrub auch artenreicher; neben Eukalypten treten Casuarinen, Melaleuca, starre Exocarpus, Dodonaea (Sapind.) und Frenela in den Bestand hinein. Große Uebereinstimmung der Tracht systematisch oft weit abstehender Genera ist bezeichnend. Im Unterwuchs bemerkt man hauptsächlich Xerogramineen.

β) Der Brigalowskrub: gehört mehr Nordaustralien, dem westlichen Queensland an, und grenzt landeinwärts an die Wüste. Akazien sind hier Leitpflanzen, so z. B. Acacia harpophylla F. Muell., deren bläulichgraues Laub den Beständen von weitem ein merkwürdig düsterfahles Kolorit verleiht. Die Verzweigung der Zwergbäume ist unregelmäßig knorrig, die Stimmung ernst, fast traurig. Zur Leitart treten andere Gesträucher, besonders aus den Familien der Rhamnaceen, Sterculiaceen, Apocynaceen, Leguminosen, Sapindaceen, Malvaceen (Sida), Compositen (Vittadinia), Convolvulaceen usw.; auch Eukalypten kommen vor, doch immer nur spärlich. Die Brigalow ist somit eine sehr xerophile Gehölzformation, xerophiler als der Savannenwald.

γ) Der Mulgaskrub: steht genetisch näher den Savannenwäldern. Im Westen beginnt er etwa nördlich von 30° S. Herrschend sind Akazientypen (besonders Acacia aneura F. Muell.) mit starren, schmaloblongen Phyllodien und graugrünem Kolorit.

4. Südostaustralien (mit Tasmanien). Alle diese Formationen finden sich auch in Südostaustralien, doch größenteils in floristisch anderer Zusammensetzung. Dazu kommt das Auftreten des subtropischen Regenwaldes und eigentlicher Farnwälder mit ungemein wirkungsvollen Perspektiven. F. Cohn sagt: „Von märchenhaftem Reiz, wie eine Landschaft der Urwelt, sind die Wälder der Baumfarne an den feuchten Küstenabhängen von Südaustralien, wo Cyatheen, Aslophilen, Dicksonien auf 16 bis 20 m hoher, überschlanker Säule ein Kapitäl spitzenartig fein gefiederter Spitzenwedel tragen, während zwischen ihnen die plumpen, nur meterhohen Stöcke der Todea verwittern, mit Farnkraut bewachsenen Felsblöcken gleichend." Acacia pendula A. Cunn. mit trauerweidenartig herabhängenden Zweigen hält sich an die Flußläufe. Verbreitet ist in Ostaustralien auch der Savannenwald; im Hinterland ganz besonders aber die Savanne, sie bildet unabsehbare Grasfluren; es sind wellige Länder, mit sehr wenig Baumwuchs, der fast nur längs der Wasserläufe auftritt. Andropogon sericeus R. Br. (Blue-Grass.), Astrebla pectinata F. Muell. (Michell-Grass.), ferner mehrere Panicum, Danthonia, Sporobolusarten treten abwechselnd bestandbildend auf. Viele Savannen sind wichtige Weidegründe.

Die südaustralischen Alpen von 1200 bis 2000m zeigen ein merkwürdiges Florengemisch. Neben antarktischen Buchen gesellen sich alpine Eucalyptusarten (Eucalyptus alpina Lindl., alpine Ericaceen (Wittsteinia) und

Matten, die in ihrer generischen, aber nicht in ihrer artlichen Zusammensetzung an unsere Alpen erinnern (Alchemilla, Aster, Gentiana).

Nicht weniger interessant ist die Pflanzenwelt Tasmaniens, der antarktische Charakter ist noch stärker ausgesprochen. Die auch in Victoria vorkommende Fagus Cunninghamii Hook. bildet skrubartige Bestände, F. Gunnii Hook. ist endemisch. Tasmanien hat 12 Koniferen, davon kommen nur 2 auf dem australischen Festlande vor, die übrigen 10 Species sind endemisch. Arthrotaxis cupressoides D. Don. bildet auf den höheren Bergen undurchdringliche Dickichte. Außer dieser Art sind auch die beiden anderen Species auf der Insel heimisch, ebenso Dacrydium Franklinii Hook., Phyllocladus asplenifolia Hook. f., Fitzroya Archeri Benth. et Hook., sowie je eine Podocarpus-, Callitris-, Microstachys-, und Phaerosphoraart. Im inneren Taffelland trifft man Grasflächen und waldige Gebirge. Ueber das dichte Unterholz ragen hohe Eukalypten empor, in den Küstengebieten treten aber auch mehrere Proteaceen auf, Casuarinen entfalten ihre zierlichen Formen, Melaleuca bildet kompakte Dickichte, gleich anmutig durch ihre gefälligen Formen, wie durch das liebliche Grün ihres Laubes und durch ihre eigentümlichen Blüten.

VI. Antarktisches Florenreich.

Antarktis.

Rings um das antarktische Festland findet sich, verloren im Südmeere, eine Inselwelt mit meist sehr verarmter, aber ungemein eigenartiger Vegetation. Weitaus am reichsten entwickelt ist dieselbe noch im südwestlichsten Südamerika, wo sie das südlichste Chile mit Feuerland und die benachbarten Archipele umfaßt. In Neuseeland, Tasmanien und Südaustralien ist diese Flora auf die höheren Gebirgslagen zurückgedrängt. J. D. Hooker hat zuerst auf den zirkumantarktischen Charakter dieser Flora hingewiesen. Seither spricht man von einem antarktischen Florenelement.

Die südlichsten Ausläufer des Andensystems bilden eine scharfe Grenzscheide zwischen der ungemein regnerisch-stürmischen, ozeanisch-pazifischen Westseite, wo der Himmel fast stets bewölkt, die Temperatur gleichmäßig kühl ist, und Nebel beinahe immer über dem Lande liegen, — und der trockenen atlantischen Ostseite, die eine Steppenvegetation von Stipa humilis Cav. oder Polster- und Horstpflanzen, wie Mulinum spinosum Pers. (Umbellifere) und steinharte Azorella madreporica Clos. aufweist.

Besonders bezeichnend für das australandine Gebiet ist die Entwickelung eines überaus üppigen temperierten Regenwaldes und die große Verbreitung von Moosmooren. Die Baumgrenze liegt tief, um Valdivia bei etwa 1300 m, in Feuerland schon zwischen 400 und 500 m. Darüber folgen Bergmoore, lichte Strauchtriften, Geröll und Felsfluren von zum Teil Tundrencharakter. Ganz im Süden durchstoßen einzelne Gletscherzungen die ganze Breite des temperierten Regenwaldes, und erreichen wie in Grönland den Meeresspiegel.

Die wichtigsten Leitpflanzen des australtemperierten Regenwaldes stellt das aus 7 Arten bestehende Genus Nothofagus, nächst verwandt mit den holarktischen Buchen. 4 Species sind sommer-, 3 immergrün. Die dauerblätterige N. Dombeyi Bl. bildet geschlossene mehr oder weniger reine Bestände. Die meisten Arten treten aber in Mischung mit immergrünen Bäumen auf. Das Laubwerk ist ziemlich kleinblätterig, tief-dunkelgrün, das Geäst weit ausladend horizontal abstehend, so daß sich die Krone etagenartig aufbaut. N. antartica Oerst. folgt dem Ostfuß der südlichen Anden; in den höheren Gebirgslagen, südlich von 40° S. bildet sie nur noch fußhohe Laubkissen. Die südlichste Buche ist die immergrüne N. betuloides (Mirb.) Bl., sie wird selten über 12 m hoch. Zu den Buchen gesellen sich eine Reihe Gewächse von subtropischer oder selbst tropischer Verwandtschaft, so die Magnoliacee Drimys Winteri Forst, die Lauracee Persea Lingue R. et P., mehrere Myrtaceen (Luma apiculata [Hook.] Phil.), Monimiaceen wie Laurelia und Peumus; Euphorbiaceen, wie Aextoxicum punctatum R. et P. An Australien erinnern einige Proteaceen, so Embothrium, Guevina, Lomalia. Die Celastracee Maytenus magellanica Lam. bildet zuweilen Unterholz. Auch die Raumausnutzung erinnert an den Tropenwald. Neben Bambusen bemerkt man vereinzelte Lianen und viele kryptogame Epiphyten. Die starke Entwickelung von Moosen und Farnkräutern kehrt auch im Regenwald Neuseelands wieder. Stamm und Astwerk der Bäume sind zumeist mit einem schwellenden Moosmantel bedeckt. Dickichte bilden Berberis ilicifolia L. f., und Pernettya mucronata (L. f.) Gaud. Zu den Charakterpflanzen Feuerlands gehört auch ein blattloser, phanerogamer Parasit (Myzodendron punctulatum Banks et Sol.) Cyttaria Darwini, verwandt mit den Morcheln, schmarotzt auf den Buchen und bildet, neben einigen Beerenfrüchten, die einzige vegetabilische Nahrung der Feuerländer. Am Waldrande bemerkt man die Riesenblätter von Gunnera scabra R. et P.

(Haloracee). Neben den vorherrschenden antarktischen Elementen treten auch andine (Fuchsia) Florenbestandteile und nordische Typen auf, zum Teil in Formen, die unseren Arten sehr nahe stehen. Antarktische Typen dringen, wie wir bereits gesehen haben, in den hohen Kordilleren, wenigstens vereinzelt, sehr weit nach Norden. Gegen Osten und Norden geht der vorwiegend immergrüne temperierte Regenwald in sommergrünen Wald über, wobei die laubwechselnden Nothofagusarten tonangebend sind.

Die waldlosen Teile der Südspitze Amerikas sind mit einer Polsterheide bestanden, die man als Bolaxheide bezeichnen kann, indem Bolax glebaria Comm. (Umbellif.) öfters die wichtigste Pflanze ist; sie bildet große kompakte Polster, dazu kommen Gesträuche von Chiliotrichum diffusum (Forst.) Reiche (Comp.) Berberis empetrifolia Lam. Die Komposite Abrotanella emarginata Cass. ist ebenfalls polsterbildend. Sehr charakteristisch ist auch Euphrasia antarctica Benth. Auf der Gebirgsheide treten als Polsterbildner auf Bolax Bovei (Speg.) P. Dus., Azorella selago Hook. f. und Azorella lycopodioides Gaud. Die antarktischen Moore, obwohl von Wäldern umsäumt, erinnern durch ihre Artenarmut bereits an die arktischen Moore; auch Sphagnummoore kommen vor.

Von ähnlich monotonem Charakter und vielfach mit derselben floristischen Zusammensetzung folgen weiter östlich die mikrothermen, waldlosen Falklandinseln. Graue Steppen, deren wichtigster Bestandteil das Steppengras Cortaderia pilosa (Urv.) Hack. ist, schwärzlich-grüne Empetrumheide und moorige Sümpfe beanspruchen den größten Raum. Am Strande wächst die auch in Südgeorgien heimische, prachtvolle kugelrunde, bis 2 m hohe Rasen bildende Poa flagellata (Forst.) Hook. f.; strauchig ist Senecio falklandicus Hook. f.; Azorella und Bolax glebaria Comm. fehlen auch nicht. Von den 135 Blütenpflanzen sind 26 (20%) endemisch.

Südgeorgien, zwischen 54 bis 55° S. gelegen, ist bereits größtenteils vergletschert, nur in geschützten Tälern und an der Küste gibt es spärliches Pflanzenleben. Das Klima ist kühl und außerordentlich ozeanisch. Auf Sumpfböden ist die Rosacee Acaena adcendens Vahl. häufig, sie bildet einen Bestandteil der Festuca- (Festuca erecta Urv.) Steppenwiese. Am Fuß der Abhänge machen sich Flecken von Deschampsia antarctica (Hook.) Desv. bemerkbar.

Auch die mikrotherme Kerguelengruppe ist baumlos und vorwiegend von Moorbildungen eingenommen. Das Klima ist nebelig-feucht. Unter den 25 Phanerogamen nimmt die endemische Crucifere Pringlea antiscorbutica R. Br., der Kerguelenkohl, systematisch eine sehr isolierte Stellung ein. Monotypisch ist die Caryophyllaceengattung Lyallia (Lyallia kerguelensis Hook. f.), sie steht der andinen Pycnophyllum am nächsten. Ein Drittel der Flora sind Farne, davon zwei südafrikanisch, der Rest magellhaenisch.

In der Nähe von Neuseeland liegen bereits die Campbell- und Aucklandinseln, sie sind wohl als Trümmer einer einst weiter in die Antarktis hineinragenden neuseeländischen Gebirgsachse aufzufassen. Auch sie haben manche Endemen von antarktischem Gepräge, doch ist die Flora wiederum sehr verarmt. Obwohl in der Breitenlage von Berlin gelegen, zählen diese Inseln nur 75 bezw. 150 Arten.

In der Antarctis, dem „Kontinent des eisigen Südens", hat man bisher keine einzige Blütenpflanze aufgefunden. Aira antarctica Hook. ist die am weitesten gegen den Südpol vorgeschobene Phanerogame, doch schon bei 62° S. hat sie ihren absoluten Südpunkt erreicht. Auf der nördlichen Hemisphäre entspricht diese Breitenlage etwa derjenigen der Farörinseln, oder derjenigen von Südfinnland bezw. von Jakutsk, mitten im sibirischen Urwalde.

Bis zur Expedition des Norwegers C. E. Borchgrevik (1898 bis 1900) galt die Antarktis sogar für völlig vegetationslos, seither sind auf Südvictoria Land (ca. 71 bis 72° S.) und am Mac Murdo Sund (77° 30′ S.) einige Algen, Pilze, Flechten und Moose, darunter die neue antarktische Gattung Sarconeurum nachgewiesen worden.

Die Temperaturverhältnisse der Antarktis sind nicht der Art, daß sie höheres vegetatives Leben absolut ausschließen müssen; auch fehlt es durchaus nicht an Ansiedelungsmöglichkeiten. Im antarktischen Sommer werden einzelne Teile dieser Länder schneefrei. Die tiefsten Temperaturen (ca. 57° C) bleiben hinter denjenigen des Kältepoles im ostsibirischen Urwalde zurück.

Das Auffinden von Kohlen und von Pflanzenabdrücken lehrt, daß auch dieses Land einst mit Vegetation bedeckt war. Doch muß die Vereisung den sechsten Kontinent zeitweise ganz mit seinem weißen Leichentuche bedeckt haben, denn wo auch immer das Land jetzt eisfrei ist, da sprechen Moränen- und Rundhöckerlandschaften nur zu deutlich von der ehemaligen völligen Vergletscherung. In dieser Zeit ist wohl die höhere Pflanzenwelt zugrunde gegangen. Sie konnte sich nicht, wie die arktische Vegetation, nach begünstigteren Erdstrichen zurückziehen, um von diesen Refugien aus, nach dem Rückgang des Eises, das verödete Land neuerdings zu besiedeln. Auf ihren gesamten Rückzugslinien begegnete die präglaziale antarktische Flora einer unüberwindlichen Schranke: einem tiefen, sich beinahe überall über 20 Breitengrade und mehr erstreckenden Weltmeere. Es sind also nicht thermisch-klimatische, sondern wohl eher erdgeschichtliche Momente, welche die vollständige Verödung des antarktischen Kontinentes verursacht haben.

Es ist nur die Hauptliteratur berücksichtigt. Größere Literaturverzeichnisse in den mit einem Stern (*) versehenen Werken.

Literatur. A. Pflanzengeographie der ganzen Erde. **A. de Candolle,** Géographie botanique raisonnée. 2 Bde. Paris 1855. — **A. Grisebach,** Vegetation der Erde. 2 Bde. Leipzig 1872. — **A. Engler,** Versuch einer Entwickelungsgeschichte der Pflanzenwelt. 2 Bde. Leipzig 1879. — **B. Ascherson,** Von der Verbreitung der Pflanzen und Pflanzengeographie in Joh. Leunis, Synopsis der Pflanzenkunde. **1**, S. 724—834, ed. III. Hannover 1883. — **O. Drude,** Handbuch der Pflanzengeographie, mit 4 Karten. Stuttgart 1890. — **A. F. W. Schimper,** Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898. — **O. Drude,** Die Pflanzenwelt der Erde; in Skobels Geogr. Handbuch. **1**, S. 122—163, ed. V, 1912. — **A. Engler,** Die Entwickelung der Pflanzengeographie in den letzten 100 Jahren. Humboldt-Zentenarschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin, 1899. — **W. Koeppen,** Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt, mit 2 Karten; Hettners Geogr. Zeitschrift. **1**. Leipzig 1900. — **C. Raunkiaer,** Types biologiques pour la géographie botanique. Oversigt over det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger, 1905. — **H. Graf zu Solms Laubach,** Die leitenden Gesichtspunkte der allgemeinen Pflanzengeographie. Leipzig 1905. — **O. Drude,** Pflanzengeographie. in G. v. Neumayers Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtungen auf Reisen. Ed. III, **2**, S. 321—388, Hannover 1906. — **L. Diels,** Pflanzengeographie. Leipzig 1908. — **P. Graebner,** Lehrbuch der allg. Pflanzengeographie. Leipzig 1910. — **M. Rikli,** Richtlinien der Pflanzengeographie. In E. Abderhaldens: Fortschritte der naturwissenschaftlichen Forschung, **3**, Berlin u. Wien 1911.

Kartographie: **O. Drude,** Atlas der Pflanzenverbreitung. Abt. V in Berghaus Physikalischem Atlas. Gotha 1887. — **C. Schröter,** Ueber pflanzengeographische Karten. Actes du IIIme Congrès international de Botanique, Bruxelles 1910. T. I, 1912.

Vegetationsbilder: **G. Karsten und H. Schenck,** Vegetationsbilder. Reihe **1**, Heft 1 bis 8, 1903; Reihe **11**, 1913. — **A. Kronfeld,** Bilder-Atlas zur Pflanzengeographie. Leipzig u. Wien 1899. — **A. Hansen,** Pflanzengeographische Tafeln. Berlin, seit 1900.

B. Pflanzengeographie einzelner Floren- und Vegetationsreiche. — I1 Arktis: **A. G. Nathorst,** Studien über die Flora Spitzbergens. Englers Bot. Jahrb., **4**, 1883. — **F. R. Kiellman,** Aus dem Leben der Polarpflanze. Studien und Forschungen von meinen Reisen im hohen Norden, **7**; Deutsche Ausgabe, Leipzig 1885. — **E. Warming,** Ueber Grönlands Vegetation. Englers Bot. Jahrb., **10**, 1888. — **A. O. Kihlman,** Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. Acta soc. pro fauna et flora fennica, T. **6**, N. 3. Helsingfors 1890. — **Gun. Andersson,** Zur Pflanzengeographie der Arktis. Hettners Geogr. Zeitschr., **8**, tab. 1—5, S. 1—23, 1902. — **R. Pohle,** Pflanzengeographische Studien über die Halbinsel Kanin und das angrenzende Waldgebiet. Acta horti Petropolitani, T. **21**, fasc. 1, 1903. — **M. Rikli,** Beiträge zur Kenntnis von Natur und Pflanzenwelt Grönlands, mit 7 Tafeln. Verhandlungen der schweizerischen naturforschenden Gesellschaft, **92**. Jahresversammlung, Lausanne. **1**, 31 S. Basel 1909.

I2 West-Europa: **F. C. Schübeler,** Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania 1873 bis 1875. — **C. W. Watson,** Cybele britannica. 1847 bis 49. — **David Moore und Good. Moore,** Cybele hibernica. 1866, ed. II, 1898. — **Magnin,** La végétation deus la région Lyonnaise 1886. — **Ch. Flahault,** „Carte botanique forestière et agricole de la France“. Bull. soc. Bot. de Fr., 1894.

Alpenländer: **C. Schröter,** Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1908. — **A. Engler,** Die Pflanzenformationen und die pflanzengeographische Gliederung der Alpenkette usw. Notizblatt des Kgl. Bot. Gart. u. Museums zu Berlin, App. **7**, 1901. — **R. Chodat und R. Pampanini,** Sur la distribution des plantes des Alpes austroorientales. Le Globe. Genève 1902. — **J. Briquet,** Le développement des flores dans les Alpes occidentales. Rés. sc. du Congrès intern. de Bot. de Vienne 1905, 1906. — **Leon Marret,** Icones florae alpinae plantarum. Fasc. 1(1911)—5(1912), leider bereits wieder eingegangen. — **H. Christ,** Das Pflanzenleben der Schweiz. Zürich 1882. — **Ed. Rübel,** Pflanzengeographische Monographie des Berninagebiets. Leipzig 1912.

Zentral-Europa: **Schnizlein und Friklinger,** Die Vegetationsverhältnisse der Jura- und Keuperformation in den Flußgebieten der Wörnitz und Altmühl, 1848. — **R. Gradmann,** Das Pflanzenleben der schwäbischen Alb. 2. Bde., Tübingen, ed. II, 1900. — **H. Hausrath,** Pflanzengeographische Wandlungen der deutschen Landschaft. Leipzig und Berlin 1911. — **Sendtner,** Die Vegetationsverhältnisse Süd-Bayerns, 1854. — ***O. Drude,** Der hercynische Florenbezirk. Bd. **6** von A. Engler u. O. Drudes Vegetation der Erde, Leipzig, 1902. — ***P. Gräbner,** Die Heide Nord-Deutschlands. Bd. **5** von A. Engler u. O. Drude, Vegetation der Erde, 1901.

Ost-Europa: ***L. Adamovič,** Die Vegetationsverhältnisse der Balkanländer. Bd. **11** von A. Engler u. O. Drude, Vegetation der Erde, 1909. — ***F. Pax,** Grundzügeder Pflanzenverbreitung in den Karpathen. Bd. **2**, 1898 u. Bd. **10**, 1908 d. Vegetation d. Erde. — **Fr. Th. Köppen,** Geographische Verbreitung der Holzgewächse des europäischen Rußlands und des Kaukasus. St. Petersburg, 2 Bde., 1888/89.

Vegetationsbilder: **Boris Fedtschenko und A. Fleroff,** Rußlands Vegetationsbilder. Deutsch u. russisch, Serie I, 1—4, 1907 bis 1911.

I3 a) Ganz Makaronesien: **A. Engler,** Das Afrika benachbarte Makaronesien. Abschnitt V v. A. Engler, Die Pflanzenwelt Afrikas, Bd. **1**, 2, S. 816—870, in Bd. **9** von A. Engler u. O. Drude, Die Vegetation der Erde, 1910.

b) Kapverden: **E. H. Krause,** Flora der Insel St. Vincent in der Kapverdengruppe. Englers Bot. Jahrb. **14**, 1892, S. 394—425.

c) Kanaren: **P. Webb und S. Berthelot,** Histoire des iles Canaries. T. III. — **H. Christ,** Vegetation und Flora der kanarischen Inseln. Englers Bot. Jahrb., Bd. **6**, 1884. — **H. Meyer,** Die Insel Teneriffa. Leipzig 1896. — **H. Schenck,** Beiträge zur Kenntnis der Vegetation der kanarischen Inseln. Deutsche Tiefsee-Expedition, Bd. **2**, 1, Abschnitt III, 1907. — **J. Pitard und**

L. Proust, *Les îles Canaries. Flore de l'Archipel. Paris 1908.* — **C. Schröter**, *Eine Exkursion nach den kanarischen Inseln. Zürich 1909.*

d) Madeiragruppe: **M. Vahl**, *Ueber die Vegetation Madeiras. Englers Bot. Jahrb., Bd.* 36, *1905.*

14 *Mediterraneïs:* **M. Koch**, *Beiträge zur Kenntnis der Höhengrenzen der Vegetation im Mittelmeergebiet. Halle 1910.* — ***M. Rikli**, *Lebensbedingungen und Vegetationsverhältnisse der Mittelmeerländer und atlantischen Inseln. Jena 1912.*

Iberische Halbinsel: ***M. Willkomm**, *Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der iberischen Halbinsel. Bd.* 1 *v. A. Engler u. O. Drude, Die Vegetation d. Erde, Leipzig 1896.*

Mediterranes Frankreich: **Forsyth Major**, *Die Tyrrhenis. Kosmos, Bd.* 13, *1883.* — **Durand und Ch. Flahault**, *Les limites de la région mediterranéenne en France, mit Karte. Bull. soc. bot. de Fr., vol.* 33, *1886.* — **M. Rikli**, *Botanische Reisestudien auf einer Frühlingsfahrt nach Korsika. Zürich 1903.*

Italien: **Ed. Strassburger**, *Streifzüge an der Riviera. Ed. II, Jena 1904.* — **Th. Herzog**, *Ueber die Vegetationsverhältnisse Sardiniens. Englers Bot. Jahrb., Bd.* 42, *1909.*

Nord-Afrika: **Ch. Flahault**, *Herborisations en Oranie. Rapport sur les herborisations de la société bot. de Fr., Bull. soc. bot. de Fr., T.* 59, *1907, p.* 87—179. — **A. Engler**, *Das mediterrane Afrika mit der angrenzenden Sahara. In A. Engler u. O. Drude, Vegetation der Erde IX, Bd.* 1, *1, 1910, S. 4—50.* — ***M. Rikli und C. Schröter**, *Vom Mittelmeer zum Nordrand der algerischen Sahara. Zürich 1912.*

Balkan: **G. Beck v. Managetta**, *Die Vegetationsverhältnisse der illyrischen Länder. In A. Engler u. O. Drude, Vegetation der Erde, Bd.* 4, *1901.* — **L. Adamovič**, *Die Pflanzenwelt Dalmatiens. Leipzig 1911.*

Charakterbäume, Nutzpflanzen: **Th. Fischer**, *Der Oelbaum. Petermanns Mitteil., Ergänzungsheft* 147, *1904.* — **E. A. Müller**, *Ueber die Korkeiche. Abh. der k. k. geogr. Gesellschaft Wien, Bd.* 2, *N. 7, 1900.* — **L. Trabut**, *Etude sur l'Halfa, Alger 1889.*

Vegetationsbilder: Führer zu den wissenschaftl. Exkursionen des II. internat. bot. Kongresses. Wien 1905. Betrifft d. österr. Küstenland und die illyrischen Länder, von **A. Ginzberger, K. Maly und V. Schiffner.**

15 *Süd-Rußland und Ungarn:* **A. v. Kerner**, *Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck 1863.* — **G. J. Tanfiljew**, *Die südrussischen Steppen. Wiss. Ergebnisse des internat. bot. Kongresses, Wien 1905, Bd.* 1, *1906.*

Aralo-Kaspisches Gebiet: **Borszczow**, *Materialien zur aralokaspischen Pflanzengeographie. St. Petersburg 1865.* — **Krassnoff**, *Entwickelung der Pflanzenwelt im Tian-schan. Jahresb. d. schles. Gesellsch. für vaterl. Kultur, 1887, und Verh. d. Gesellsch. für Erdkunde, Berlin 1888.*

Kaukasusländer: ***G. Radde**, *Grundzüge d. Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern. In A. Engler u. O. Drude, Vegetation d. Erde, Bd.* 3, *1899.* — **J. S. Medwedew**, *Ueber die pflanzengeogr. Gebiete des Kaukasus, mit Karte. 1907.*

16 *Paläoaridis:* **P. Ascherson**, *Die aus dem mittleren Nordafrika bekannt gewordenen Pflanzen. In G. Rohlfs „Kufra", 1881, Abschn.* 7, *S. 462 bis 501, Hauptquelle für zentrale Saharaflora.* — **Th. Fischer**, *Die Dattelpalme. Petermanns Mitteil., Ergänzungsheft* 64, *1881.* — **G. Volkens**, *Die Flora der ägyptisch arabischen Wüste. Berlin 1887.* — **J. Massart**, *Un voyage botanique au Sahara. Bull. soc. bot. voy., Belgique,* 37, *1898.* — **F. Foureau**, *Documents relatifs à la Mission saharienne. T. I/II, Paris 1905.* — **A. Engler**, *Das mediterrane Afrika mit der angrenzenden Sahara. In A. Engler u. O. Drude, Vegetation der Erde IX, Bd.* 1, *1, S. 4—50, 1910.*

17 *Ost-Asien:* **J. J. Rein**, *Japan. Bd.* 1. *Natur u. Volk des Mikadoreiches, Abschnitt 7, Leipzig 1881.* — **Jo Tanaka**, *Untersuchungen über die Pflanzenzonen Japans. Geograph. Mitteilg., 1887, S. 161.* — **H. Mayr**, *Aus den Waldungen Japans. München 1891.* — **S. Honda**, *Description des Zones forestières du Japon. Paris 1900.* — **Yaroku-Nakamura**, *Die japanische Waldflora. Untersuchungen aus dem forstbot. Institut, München* 3, *17.* — **A. Engler**, *Beiträge zur Flora des südlichen Japan und der Liu-Kiu-Inseln. Im bot. Jahrb.* 4, *353;* 6, *49.*

Vegetationsbilder: **M. Miyoshi**, *Atlas of Japanese vegetation. Sect. I, 1905 etc.*

18 *Nord-Amerika:* **John W. Harshberger**, *Phytographic Survey of North America. Mit einer deutschen Inhaltsübersicht von O. Drude, Bd.* 13 *v. A. Engler u. O. Drude, Vegetation der Erde, 1911.* — **A. Engler**, *Die Pflanzengeographische Gliederung N.-Amerikas. App.* 9 *zum Notizblatt des Kgl. bot. Gartens u. Museums zu Berlin, 1902.*

II Mittel- und Süd-Amerika: **Th. Kotschy**, *Ueberblick der Vegetation Mexikos. Sitzungsb. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien 1852.* — **Alb. Mathsson**, *Reisebericht eines Kakteensammlers in Mexiko. Gartenflora, 1890, S. 463 ff.* — **F. V. Coville und D. U. Mac Dougal**, *Desert Botanical Laboratory of the Carnegie Institution. Washington 1903.*

C. F. P. v. Martius, *Flora Brasiliensis. Fasc. I, 1840, fortgesetzt v. A. W. Eichler.* — ***K. Reiche**, *Grundzüge der Pflanzenverbreitung in Chile. Bd.* 8, *1907.* — ***A. Weberbauer**, *Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden. Bd.* 12, *(1911), v. A. Engler u. O. Drude, Die Vegetation der Erde.*

III Palaeotropis: **A. Engler**, *Die Pflanzenwelt Afrikas, insbesondere seiner tropischen Gebiete. Bd.* 9 *(Abt. I, 1 u. 2, 1910; Abt. II, 1908), v. A. Engler u. O. Drude, Die Vegetation der Erde.*

G. Haberlandt, *Eine botanische Tropenreise, indo-malaiische Vegetationsbilder u. Reiseskizzen. Ed.* 1, *1893; ed. 2, 1910.*

IV Capensis: ***R. Marloth**, *Das Kapland, insonderheit das Reich der Kapflora, das Waldgebiet und die Karroo. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition (Valdivia-Expedition). Bd.* 2, *T. 2, 1908. Monumentales Werk.*

V Australis: ***L. Diels**, *Die Pflanzenwelt von Westaustralien südlich des Wendekreises. Mit einer Einleitung über die Pflanzenwelt Gesamt-Australiens in Grundzügen, Bd.* 7, *1906, von A. Engler u. O. Drude, Vegetation der Erde.*

M. Rikli.

b) Oekologische Pflanzengeographie.

Einleitung. 1. Lebensbedingungen der Pflanzengesellschaften: a) Klimatische Faktoren. α) Wärme. β) Feuchtigkeit. γ) Licht. δ) Wind. ε) Physiographische Faktoren. b) Edaphische Faktoren. α) Minerogene Böden. β) Humusböden (Bodenstetigkeit). c) Biotische Faktoren. α) Phytobiotische Einwirkungen (Formationsstetigkeit). β) Zoobiotische Einwirkungen. d) Gesamtwirkung der Faktoren. α) Klimacharakter. β) Ersetzbarkeit der Faktoren. γ) Die ökologischen Wuchsformen. δ) Floristische Zusammensetzung. 2. Uebersicht über die Pflanzengesellschaften der Erde: a) Definition der Einheiten. b) Einteilungen. c) Vegetationstypus Lignosa, Gehölze. α) Formationsklasse Pluviilignosa, Regengehölze. αα) Formationsgruppe Pluviisilvae, Regenwälder. ββ) Formationsgruppe Pluviifruticeta, Regengebüsche. β) Formationsklasse Laurilignosa, Lorbeergehölze. αα) Formationsgruppe Laurisilvae, Lorbeerwälder. ββ) Formationsgruppe Laurifruticeta, Lorbeergebüsche. γ) Formationsklasse Durilignosa, Hartlaubgehölze. αα) Formationsgruppe Durisilvae, Hartlaubwälder. ββ) Formationsgruppe Durifruticeta, Hartlaubgebüsche. δ) Formationsklasse Ericilignosa, Heidengehölze. αα) Formationsgruppe Ericifruticeta, Heiden. ε) Formationsklasse Deciduilignosa, Fallaubgehölze. αα) Formationsgruppe Aestatisilvae, Sommerwälder. ββ) Formationsgruppe Aestatifruticeta, Sommergebüsche. γγ) Formationsgruppe Hiemisilvae, Monsunwälder. ζ) Formationsklasse Conilignosa, Nadelgehölze. αα) Formationsgruppe Conisilvae, Nadelwälder. ββ) Formationsgruppe Conifruticeta, Nadelholzgebüsche. d) Vegetationstypus Prata, Wiesen. α) Formationsklasse Terriprata, Bodenwiesen. αα) Formationsgruppe Duriprata, Hartwiesen. ββ) Formationsgruppe Sempervirentiprata, immergrüne Wiesen. γγ) Formationsgruppe Altherbiprata, Hochstaudenwiesen. β) Formationsklasse Aquiprata, Wasserwiesen. αα) Formationsgruppe Emersiprata, emerse Wasserwiesen. ββ) Formationsgruppe Submersiprata, submerse Wasserwiesen. γ) Formationsklasse Sphagniprata, Hochmoore. e) Vegetationstypus Deserta, Einöden. α) Formationsklasse Siccideserta, Steppen. β) Formationsklasse Siccissimideserta, Wüsten. γ) Formationsklasse Frigorideserta, Kälteeinöden. δ) Formationsklasse Litorideserta, Strandsteppen. ε) Formationsklasse Mobilideserta, Wandereinöden. f) Vegetationstypus Phytoplankton. 3. Die Sukzessionen oder der Formationswandel: a) Begriffe. b) Neulandbesiedelung. c) Offene Dauerformationen. d) Offene Wander-, geschlossene Dauerformationen. e) Geschlossene Wander- und Dauerformationen.

Einleitung.

Die Vegetation der Erde ist von ungeheurer Mannigfaltigkeit, kein Fleck Erde ist identisch mit einem anderen. Um aber dem menschlichen Geiste verständlich zu werden, muß Aehnliches in Begriffe zusammengefaßt werden und Namen erhalten, damit man sich verständigen kann. Man muß eine Einteilung schaffen, ohne die jede Masse von Dingen eine ungegliederte Masse bleibt. Als Grundlage, als Einheiten der Vegetation, drängen sich gesetzmäßig wiederkehrende Verbindungen von Pflanzen auf: „die Pflanzengesellschaften“. Es hat sich mit der Zeit eine umfangreiche Lehre der Pflanzengesellschaften, die „Synökologie“ (Schröter), entwickelt, als ein Teil der Oekologie einerseits, der Pflanzengeographie andererseits.

Unter Oekologie versteht man die Gesamtheit der Beziehungen zwischen der Einzelpflanze oder der Pflanzengesellschaft einerseits und dem Standort andererseits; mit anderen Worten: Die Oekologie (in der Botanik, das entsprechende auch in der Zoologie) oder die ökologische Pflanzengeographie studiert die Pflanzen und ihre Gesellschaften in ihren Beziehungen zur Außenwelt. Die Oekologie umfaßt demnach die Lehre von den Standortsbedingungen und Anpassungserscheinungen der einzelnen Art (Autökologie) und der Pflanzengesellschaften (Synökologie oder Formationslehre).

Die Synökologie studiert also die Pflanzengesellschaften in ihrer Zusammensetzung, ihren Standortsbedingungen und Anpassungserscheinungen.

Unter Standort versteht man die Gesamtheit der an einer geographisch bestimmten Lokalität wirkenden Faktoren (der klimatischen, edaphischen und biotischen Faktoren, nicht nur der edaphischen), soweit sie die Pflanzenwelt beeinflussen.

Der Standort ist die Ursache der Pflanzengesellschaften, daher bildet das Studium des Standorts die Grundlage für die Synökologie. Er wird direkt an seinen Faktoren studiert und indirekt an seinen Wirkungen, den angepaßten Pflanzen und Pflanzengesellschaften.

1. Lebensbedingungen der Pflanzengesellschaften. Die Lebensbedingungen der Pflanzengesellschaften sind die ökologischen Faktoren, unter denen die Pflanzengesellschaften leben, kurz ihr „Standort“. Im speziellen muß dieser bei jeder besprochenen Gesellschaft herangezogen werden, hier soll im allgemeinen die Einzelwirkung der Faktoren und ihre Gesamtwirkung besprochen werden.

1a) Klimatische Faktoren. α) Wärme. Jede Pflanze hat für jedes Stadium ihres Daseins in betreff Wärme ein Minimum, Optimum und Maximum, das Gleichbleiben der übrigen Faktoren vorausgesetzt. Jede einzelne Art hat daher ihr Wärmeareal.

Dieses läßt sich aber nicht durch die jährliche Durchschnittstemperatur ausdrücken, diese meteorologischen Zahlen sagen sehr wenig für

die Pflanzen aus. Viel mehr sagen die Durchschnitte des wärmsten und kältesten Monats und die Temperaturminima und -maxima, jedoch sollte man diese unmittelbar bei der Pflanze kennen, nicht am Haus der meteorologischen Station. Pflanzen unter einer Schneedecke leben unter ganz anderen Wärmeverhältnissen, als das Stationsthermometer angibt. Daher entspricht besonders in kontinentalen Gebieten die mittlere Jahrestemperatur der meteorologischen Station durchaus nicht der mittleren Jahrestemperatur, welche die Pflanze genießt; diese ist meist bedeutend höher, da die kalten Wintertemperaturen der Luft am Pflanzenwuchsort unter der Schneedecke nicht vorhanden sind. Doch sind diese Jahrestemperaturen des Pflanzenwuchsortes noch vollständig unbekannt.

Von großer Wichtigkeit sind gewisse Schwellenwerte, speziell, ein wie großer Teil des Jahres über dem nötigen Minimum liegt. Die eine Pflanze braucht nur geringe Temperaturen, aber diese lange Zeit, eine andere hohe, wenn auch nur kurz, usw. Relativ hohe Werte braucht die Blüten- und Fruchtproduktion. In kalten Gegenden nehmen daher die einjährigen Pflanzen ab, da es nicht mehr zur Fruchtproduktion reicht, wenn nicht die übrigen Wuchsfunktionen aus der Wärme eines früheren Jahres befriedigt sind.

Die meteorologischen Messungen, die vorliegen, sind meist im Schatten ausgeführt; der Standort der Pflanze ist aber auch Sonnentemperaturen ausgesetzt, die ihm große Wärmequantitäten zuführen. Besonders groß ist der Unterschied zwischen Sonnen- und Schattentemperatur im Gebirge, er nimmt mit der Höhe zu, im selben Sinne wie der Unterschied zwischen diffusem und direktem Sonnenlicht. Zu berücksichtigen ist natürlich auch die Sonnenscheindauer.

Die Wärmeverteilung auf der Erde hat großen Einfluß auf die Vegetation: eine Reihe Pflanzengesellschaften lassen sich charakterisieren durch ihr Wärmebedürfnis; es ist daher schon eine Gruppierung nach diesem vorgenommen worden, doch ist sie nur in einzelnen Fällen und nicht allgemein anwendbar wie alle Einteilungen, die sich auf einen einzelnen Faktor gründen.

Die Wärme nimmt vom Aequator nach den Polen zu ab, in erster Linie der Durchschnitt, es ändert sich aber auch die Verteilung der Wärme innerhalb der Tages- und Jahreszeiten, indem der Wechsel der Jahreszeiten mit dem Abrücken von den Wendekreisen an Größe zunimmt. Auch mit der Höhe nimmt die Wärme ab, das Maß ist von der Konfiguration des Landes, der Exposition usw. abhängig, es wird jedoch ein annäherndes Mittel der Abnahme von 0,6° C auf 100 m Steigung angenommen.

β) Feuchtigkeit. Von allererster Wichtigkeit ist das Wasser, als Regen, als Schnee, als Luftfeuchtigkeit. In hohem Maße ist die Vegetation davon abhängig. Ohne Wasser kann die Pflanze nicht leben und ihre Tracht richtet sich nach der Wasserbilanz. Daher wird oft das Wasser zur Einteilung der Pflanzengesellschaften gewählt, wovon später. In erster Linie steht das Wasser in Form von Regen zu Gebote. Aber auch Tau und Nebel können von Bedeutung für die Vegetation werden. So wäre z. B. ohne Tau die Frühjahrsvegetation der libyschen Wüste nicht möglich; andere Einöden erhalten Nebel von kalten Meeresströmungen. Was der Vegetation an Wasser zur Verfügung steht, ist sehr schwer zu bestimmen. Da es sich um die Wasserbilanz handelt, nicht nur um die Einnahme, so gibt die Niederschlagsmenge nur kleine Anhaltspunkte. Ist die Luft feucht und kühl, so ist die Transpiration gering, daher kann ein geringer Niederschlag doch eine reichliche Wasserversorgung gestatten. Es ist also das Verhältnis von Absorption und Transpiration, auf das es ankommt. Bei der Absorption kommt es wiederum darauf an, was die Pflanze vom vorhandenen Wasser benützen kann, dies hängt einerseits von der Konstitution ab, andererseits von der physikalischen und chemischen Zusammensetzung des Bodens. Auch die Transpiration ist von vielerlei abhängig.

An den Messungen des Wassers arbeiten in erster Linie die Amerikaner. Es sei hier hingewiesen auf Clements' Messungen vom ganzen (holard), vom verfügbaren (chresard) und vom festgehaltenen (echard) Wassergehalt des Bodens und auf die Untersuchungen mit Livingstones Atmometer, einem Tongefäß, in dem die Verdunstung einer porösen Tonoberfläche gemessen wird. Da das Wasser, in großer Quantität vorhanden, die Fähigkeit besitzt, eine Menge Differenzen im Klima, in der Gesteinsunterlage usw. zu verdecken, so wirkt es in hohem Maße ausgleichend; die Hydrophyten haben meist eine weite Verbreitung auf der Erde, sie sind nicht klimastet, sondern eher Klimaubiquisten.

γ) Licht. Das Licht ist wie Wärme und Feuchtigkeit für die Pflanzen von fundamentaler Bedeutung. Die Verteilung des Lichtes auf der Erde ist im Gegensatz zu der der beiden früheren Faktoren eine gleichmäßigere in dem Sinne, daß nirgends Minima oder Maxima vorkommen, die der Pflanzenwelt tödlich wären. Daher ist der Einfluß des Lichtes nicht so auffällig, das Licht wurde nie allein zur grundlegenden Einteilung der Pflanzengesellschaften verwendet. Das Licht der roten Hälfte des Spektrums ist für die Assimilation das Wichtigste (vgl. den Artikel „Photosynthese"), die chemischen Strahlen für den Wuchs. Geringe Lichtmenge erzeugt im allgemeinen Streckung der Glieder und starke vegetative Ausbildung; es werden viele Blattorgane erzeugt und diese dünn gebildet, um durch Oberflächenvergrößerung das wenige Licht auszunützen. Die Stauden des schattigen Waldinnern

tragen meist „Schattenblätter“ mit dünnen Spreiten. Auch die Föhrenzapfen zeigen dasselbe. Prof. Arnold Engler (Zürich) hat gezeigt, daß die Schattenzapfen flache Apophysen hervorbringen, die Lichtzapfen dagegen dicke, stark gewölbte (diese Zapfenformen eignen sich also nicht zur Aufstellung systematischer Sippen). Intensives Licht erzeugt die aus den Alpen so bekannte Blütenpracht, die Blüte tritt gegen das Blatt viel mehr hervor und auch ihre Farben sind durchs Licht beeinflußt. Die Ordnung der Verzweigung wird eine höhere. Da die Lichtstrahlung immer mit Wärmestrahlung verbunden ist und diese die Transpiration erhöht, muß auch sie wieder anders geregelt sein als an Schattenstellen. Ueberhaupt ist die Oekologie eine ganz verschiedene, ob die meisten Pflanzen einer Gesellschaft das Licht erhalten wie in den Einöden und Wiesen, oder ob nur die dominierenden Pflanzen, die Bäume oder Sträucher das volle Licht genießen, während der Großteil der Pflanzen, der Unterwuchs, mit sehr gedämpftem Licht vorlieb nehmen muß. Bei dieser ganz verschiedenen Oekologie ist es daher nicht angezeigt, wie es hier und da geschieht, einen Wald mit einer Wiese in dieselbe Formation einzureihen.

Lichtmeßapparate haben sich relativ spät entwickelt. Da das Licht aus Strahlen ganz verschiedener Wellenlänge besteht, ist es als Ganzes fast nicht zu fassen. Die genauesten Messungen beruhen daher auf dem Spektroskop, indem man das Licht zerteilt und die Strahlen der einzelnen Wellenlängen mißt, doch gibt dies einerseits eine Menge Einzelzahlen, aus denen eine Abstraktion schwierig ist, andererseits sind es große Apparate, die für eine Station sehr wichtig sind, aber schwer benutzbar für den Pflanzengeographen, der die Lichtintensitäten ungezählter Pflanzenstandorte braucht. Hierfür brauchbar ist die von Wiesner vereinfachte Bunsen-Roscoe-Methode, die auf der Schwärzung von Chlorsilberpapier beruht und alle gemessenen Intensitäten auf eine festgelegte Einheit der Papierschwärzung, die Bunseneinheit, bezieht (Farbe einer Mischung von einem Teil Lampenruß und 1000 Teilen Zinkoxyd). Mit Chlorsilber werden nur die chemisch wirksamen Strahlen gemessen, doch sind es ja diese, welche als gestaltbestimmend in der ökologischen Pflanzengeographie, wo das Verhältnis der Pflanzen zur Außenwelt studiert wird, die Hauptrolle spielen. Ganzjährige Beobachtungen liegen nach dieser Methode nur von Wien (Wiesner), Kremsmünster in Oberösterreich (Schwab) und dem Berninahospiz (Rübel) vor (nach spektroskopischer Methode von Kiel durch L. Weber und von Davos durch C. Dorno). Das Jahresmittel der Mittagsbeobachtungen für das Gesamtlicht ist in Bunseneinheiten 463 für Wien, 495 für Kremsmünster, und 582, also ganz bedeutend höher, für das hochalpine Berninahospiz bei 2309 m ü. M. Die klare Alpenluft macht sich hauptsächlich im Winter bemerkbar, das niederste Monatsmittel für Mittagsbeobachtungen ist 237 im Dezember 1905 auf dem Berninahospiz; dem gegenüber steht Wien mit dem Januarmittel von bloß 15 und Kremsmünster Dezember 125. Die Maximalmonate sind Juli Wien 982, Juli Kremsmünster 929, August Berninahospiz 1008.

Das Gesamtlicht zerfällt in das diffuse Licht und das direkte Sonnenlicht. Für die Pflanzen der Ebene spielt das diffuse die weitaus größte Rolle, im Gebirge kommt das direkte in viel höherem Maße in Betracht; Mittel aus allen Mittagsbeobachtungen liegen einzig für das Berninahospiz vor. Von dem Mittel des Gesamtlichtes von 582 fallen auf das diffuse 334, auf das direkte 248; während der Vegetationszeit (mittlere Tagestemperatur über 5° C) sogar von 875 mittlerem Gesamtlicht bei 430 mittlerem diffusem volle 445 auf das mittlere direkte Sonnenlicht.

Den vollen Lichtgenuß, der in diesen absoluten Zahlen angegeben ist, genießen nur die Pflanzen, die bei offenem Horizont ganz unbeschattet stehen. In Tälern ist durch Berge ein Teil des diffusen Himmelslichtes abgehalten, in mehrstöckigen Pflanzengesellschaften durch die oberen Stockwerke. Das Verhältnis des am Pflanzenstandort herrschenden Lichtes zu dem unter freiem Himmel bildet den relativen Lichtgenuß, der für jede Pflanze Minima, Optima und Maxima hat. Dieser ist immerhin auch abhängig von der absoluten Lichtmenge, indem fast selbstverständlich bei abnehmender absoluter zur Verfügung stehender Lichtmenge das Lichtbedürfnis zunimmt. Es hat sich auch gezeigt, daß das Licht teilweise die Wärme ersetzen kann, daß also in höheren, kälteren Breiten das Optimum des Lichtgenusses steigt. Auch für das Lichtklima läßt sich wie für Wärme und Feuchtigkeit der Charakter der Ozeanität und Kontinentalität unterscheiden, doch sind diese Verhältnisse noch sehr wenig studiert.

δ) Wind. Eine große Bedeutung des Windes liegt in seiner Eigenschaft als Samenverbreiter auf geringere oder größere Strecken, ferner als Pollenverbreiter für die Befruchtung der ungeheuer großen Gruppe der Windblütler. Daneben macht sich die Wirkung andauernder Winde auf die Pflanzenformen bemerkbar. Die Knospen der Windseite können sich nicht entwickeln, die der Leeseite werden daher gefördert. Bäume und Sträucher nehmen „Windformen“ an. Wo starke Winde häufig herrschen, nähern sich viele Pflanzen der Polsterform. Kommen Polsterpflanzen schon an und für sich in windiger Gegend vor, so nehmen sonst anders geformte Pflanzen Kugelbuschform oder besser gesagt Dünenform an, so z. B. Pistacia lentiscus an der Riviera.

Die Hauptwirkung des Windes ist jedoch das Wegführen von Feuchtigkeit. Trockene Winde erzeugen rasche Transpiration, die durch Absorption nicht mehr gedeckt werden kann, es tritt Welken und Trockentod ein.

Was die chemische Zusammensetzung der Luft anbetrifft, so sind die Differenzen nicht groß genug, um von wesentlichem Einfluß zu sein. Erst im Boden kommt dieser zur Geltung; in undurchlässigen Böden in Form von Sauerstoffarmut oder -mangel.

ε) Physiographische Faktoren. Es sind hier noch eine Reihe Momente zu erwähnen, die nicht direkt an und für sich, sondern mehr als Ursachen zu bestimmter Wirkung der schon besprochenen Faktoren dienen.

Die Meereshöhe bringt Veränderungen des Lichts, der Wärme, der Dauer der Vegetationszeit usw. mit sich. Die Richtung der Gebirge hat großen Einfluß auf die Windrichtung und auf den Fall der Elevationsniederschläge. Die Steilheit der Abhänge beeinflußt die Wirkung der Niederschläge, daß diese rasch ablaufen oder langsam in den Boden eindringen und dadurch für die Vegetation benutzbar werden. Die Exposition der Abhänge verteilt die Quantität an Sonne und Schatten. Unter je steilerem Winkel der Hang zu den Sonnenstrahlen steht, um so mehr Wärme wird er empfangen.

ıb) Edaphische Faktoren. Die Bodenfaktoren bilden einen großen, noch nicht ganz entwirrten Komplex. Man kennt eine Unzahl verschiedener Böden je nach den verschiedenen physikalischen und chemischen Eigenschaften. Die einen Autoren haben den Einfluß auf die Vegetation mehr den chemischen Eigenschaften zugeschrieben, andere mehr den physikalischen. Wie weit jede Eigenschaft in Betracht kommt, ist noch nicht zu ermitteln; Tatsache ist wohl, daß beide Kategorien von Einfluß sind, wohl bald mehr die eine, bald mehr die andere. Erschwerend bei der Erkenntnis wirkt noch mit, daß einerseits die chemischen und physikalischen Eigenschaften sich teilweise ersetzen können, andererseits, daß gewisse chemische oft sehr konstant an gewisse physikalische gebunden sind und man daher nicht trennen kann, was diesem, was jenem zuzuschreiben wäre. Außerordentlich kompliziert wird die Sache noch dadurch, daß an derselben Lokalität in verschiedenen Schichten übereinander ganz verschiedene Böden vorkommen; also auch Pflanzen derselben Lokalität ihre Wurzeln in Böden verschiedenster Zusammensetzung ausbreiten können.

Die Eigenschaften der Böden, die also als Faktoren auf die Pflanzenwelt wirken, mögen an verschiedenen Bodenarten gezeigt werden.

α) Mineralböden. Wir haben minerogene und organogene Böden. Nach der Korngröße können wir mit Schröter die Mineralböden unterscheiden als Fels, Blöcke, bis herab zu 25 cm Durchmesser, Grobschutt oder Grand, Gesteinsstückdurchmesser 2 bis 25 cm, Feinschutt, bei einer Korngröße von 2 cm bis 2 mm; wenn er eckig ist, nennt man ihn Grus, Sand, bei einer Korngröße von 2 mm bis 0,25 mm, was noch feiner ist, wird als Ton bezeichnet. Diese Korngrößen treten natürlich in allen Mischungen auf, das Maßgebende für die Pflanzen sind die feineren Partikel. Gemische von Sand und Ton geben Lehm. Je nach der Zusammensetzung sind diese Böden eugeogen oder dysgeogen, d. h. sie zerfallen leicht oder schwer zu feineren Bestandteilen, also Erde, wobei die Nährstoffe bei raschem Zerfall schneller in größerer Konzentration zur Verfügung stehen als bei langsamem, bei dem das wenige aufgeschlossene jeweils verbraucht oder weggeführt wird. Nach der chemischen Zusammensetzung kommt es besonders auf das Vorhandensein löslicher Nährsalze an; ferner relativ leicht erkennbar ist der Einfluß des Kalkes. Nicht alle Pflanzen können größeren Kalkgehalt ertragen, es gibt kalkfliehende, kalkholde, kalkstete. Bei den meisten trifft dies aber wiederum nur für bestimmte Gegenden, bestimmte Klimate zu, was wieder auf die später zu besprechende Ersetzbarkeit der Faktoren hindeutet. Eine besondere Rolle spielt das Kochsalz; nur wenige Pflanzen können dieses in größeren Mengen ertragen, es wachsen auf solchen Böden immer eigene Assoziationen.

Betreff Wärme und Wassergehalt scheiden sich die Böden wiederum, und zwar bilden Sand und Ton in gewissem Sinne Gegensätze: Sand läßt Wasser leicht passieren, hat eine kleine Wasserkapazität, erhitzt sich rasch und kühlt rasch wieder ab, Tonboden hingegen kann viel Wasser aufnehmen und lange festhalten (charakteristische Pflanzen der Sandböden werden Sandpflanzen oder Psammophyten genannt, die Gesamtheit eine psammophile Vegetation, im Gegensatz zur pelophilen auf Tonboden). Da das Wasser Temperaturen ausgleicht, d. h. sich nur langsam ändern läßt, ist ein nasser Boden nach dem Winter ein kalter Boden. Kalkböden lassen oft das Wasser durchfließen, erwärmen sich rasch. Ist das Wasser zu kalt, so kann es von der Pflanze nicht leicht verwendet werden; der kaltnasse Boden wirkt wie ein trockener, man nennt ihn physiologisch trocken. Gelöstes Kochsalz macht ebenfalls den Boden physiologisch trocken. Diese physiologische Trockenheit bietet noch große unerforschte Probleme.

Alle diese Bodenarten lassen sich in zwei Gruppen fassen, die der humiden Gebiete und die der ariden, je nachdem die Niederschläge die vom Boden mögliche Verdunstung übertreffen oder noch mehr verdunsten könnte, als durch die Niederschläge zugeführt wird. Die humiden Böden unterliegen der Auswaschung, in den ariden dagegen sammeln sich die Verwitterungsprodukte an; in den humiden wechselt daher nach der Tiefe der Gehalt an verschiedenen Stoffen beträchtlich, es wechselt also die ganze Bodenökologie; in den ariden ist gewöhnlich keine so starke Schichtung vorhanden. Humide Böden sind absorptiv meist ungesättigt, zeigen starke kolloide Aufquellung, sind meist stark bindig; die ariden sind absorptiv gesättigt, enthalten konzentrierte Bodenlösungen, zeigen die kolloide Aufquellung nicht oder wenig und haben geringe Bindigkeit.

β) Humusböden. All diesen minerogenen Böden und Bodenbestandteilen stehen gegenüber die organogenen, der Komplex der Humusböden. Wo die Verwesung von Pflanzenbestandteilen nicht rasch bis zu den einfachsten Zersetzungsprodukten, Kohlensäure und Wasser, schreitet, bildet sich eine Masse verschiedener, sehr schwer analysierbarer Stoffe, der sogenannten Humusstoffe, „die aus unveränderten Kolloiden der ursprünglichen Pflanzensubstanz gemischt mit kohlenstoffreichen Zersetzungsprodukten bestehen“ (Ramann). Kolloide enthalten absorptiv gebundene Bestandteile. Je nachdem sie an solchen gesättigt oder ungesättigt sind, verhalten sie sich sehr verschieden. Der gesättigte Humus ist für die Nahrungsaufnahme der Pflanzen günstig, der ungesättigte (bisher als „saurer“ Humus bekannt) ungünstig. Die ungesättigten suchen noch zu absorbieren, binden also Nährstoffe und Wasser stark, so daß sie der Pflanze nicht oder schwer zur Verfügung stehen. Diese Böden wirken daher als nährstoffarm und physiologisch trocken.

Die minerogenen und organogenen Bodenbestandteile treten natürlich in allen möglichen Kombinationen auf, woraus sehr viele ökologisch verschieden wirkende Bodenarten entstehen, die einen Bestandteil des Studiums der Assoziationen, besonders ihrer Standorte bilden.

Es sei noch auf das Problem der Bodenstetigkeit hingedeutet. Neben Pflanzen, die auf den verschiedensten Böden gedeihen, d. h. bodenvag sind, gibt es solche, die eine Bodenart stark bevorzugen oder gar nur auf dieser vorkommen. So sind z. B. die Saprophyten humusstet. Wir haben die „Salzpflanzen“, die sich an kochsalzhaltigen Boden halten, die Kalkpflanzen auf Kalkboden, die „Kieselpflanzen“, die Kalkgehalt nicht vertragen, auf kalkarmem Boden. Es handelt sich bei vielen dieser bodensteten Pflanzen wohl meist weniger um das Bedürfnis nach dem bestimmten Boden als um die Fähigkeit zu ertragen, was anderen nicht möglich ist. Die für einen Boden charakteristischen Pflanzen werden bezeichnet als Humuszeiger, Düngerzeiger, Kalkzeiger, ihre Eigenschaften als kalkstet oder bloß kalkhold, kalkfliehend, kalkfürchtend; düngerfliehend, düngerfordernd usw.

1c) Biotische Faktoren. Mannigfaltiger Art sind die Einwirkungen der Pflanzen und Tiere auf die Vegetation. Im Boden angefangen sind es zunächst die Bodenbakterien, die verändernd auf den Standort einwirken, indem die einen als Stickstoffbildner auftreten, andere Fäulnis und Verwesung verursachen und beschleunigen usw. Bei diesen Bodenbearbeitern seien auch die Tiere erwähnt, besonders die Würmer, deren Wühlarbeit für die Durchlüftung und somit für die Fruchtbarkeit des Bodens in starkem Maße sorgt.

Pflanzliche und tierische Parasiten leben auf den Pflanzen und können oft sehr zerstörend auf die Vegetation wirken. Von den vielen parasitären Pilzarten möge an den Getreiderost erinnert werden, der in der Frucht sich ansiedelt, an Cintractia caricis, von der die Früchte vieler Carices zerstört werden, an den Gitterrost, der die Birnbäume heimsucht usw. Von tierischen Parasiten gibt es unendlich viele Käfer und Motten, wie z. B. die Arvenmotte, welche die Arvennadeln zum Absterben bringt. Alle diese Feinde der höheren Vegetation gehören in das Kapitel der Pathologie in Land- und Forstwirtschaft, mußten hier aber der Vollständigkeit halber erwähnt werden.

α) Phytobiotische Einwirkungen. Abgesehen von den eben besprochenen pathologischen bestehen sehr viele Einwirkungen der Vegetationskomponenten aufeinander. Es ist dies besonders die Konkurrenz um den Wuchsort. Im Boden tritt Wurzelkonkurrenz auf. Nicht nur wenn oberirdisch die Vegetationsdecke geschlossen erscheint, sondern oft auch bei oberirdischer Offenheit kann ein geschlossener Wurzelfilz auftreten, in welchem schwer um die Nährstoffe gerungen wird. Im Haushalt der Pflanzengesellschaften suchen die einzelnen Komponenten ihre Nahrung in verschiedenen Tiefenlagen des Bodens, so daß die Vegetation für eine Sorte Pflanzen geschlossen sein kann, aber noch offen für solche, die in einer anderen Schicht ihre Nahrung suchen, so z. B. zeigen die Untersuchungen von Woodhead (Ecology of woodland plants in the neighbourhood of Huddersfield. Linn. Soc. Journ. Bot. 37, 1906) in einem englischen Eichenwald, wie dicht zusammenwachsende Pflanzen einander im Boden keine Konkurrenz machen, indem sie verschiedene Bodenschichten einnehmen: Holcus mollis oberflächliche, Pteridium aquilinum die nächt folgenden, die Zwiebeln von Scilla nonscripta noch tiefere und die Eichen die untersten.

Ueber dem Boden tritt die Blattkonkurrenz ein, die nicht nur um den Raum geht, sondern auch um das Licht. In Blattkonkurrenz treten auch die Blätter ein und derselben Pflanze. Art der Verzweigung und Blattdrehungen wirken auf günstige Ausnützung des belichteten Raumes hin; sehr stark ist die Ausnützung z. B. bei der Buche. Daher herrscht auch die starke Dunkelheit im Buchenwald, welcher wiederum nur wenige Pflanzen gewachsen sind. Diese wenigen kommen daher auch fast immer mit der Buche vor, da sie, ohne von anderen erdrückt zu werden, unter Buchenschutz leben. Höck nennt sie Buchenbegleiter, z. B. Anemone hepatica, Veronica montana, Lysimachea nemorum, Melica uniflora usw. Es führt dies zum Begriff der Formationsstetigkeit. Außer den schon erwähnten Buchenbegleitern sei

noch darauf hingewiesen, daß die prachtvollen epiphytischen Orchideen regenwaldstet sind, daß die Lianen gehölzstet sind. Ein ausgezeichnetes Beispiel ist Phyteuma pedemontanum das in den Zentralalpen — in den Ostalpen ist es vertreten durch Phyteuma pauciflorum — eine sehr ausgesprochene Curvuletumstetigkeit zeigt, d. h. in jedem Bestand, der von Carex curvula dominiert wird, ist mit sehr großer Wahrscheinlichkeit Phyteuma pedemontanum zu finden, außerhalb des Bestandes fast gar nicht.

Findet man das Legföhrengebüsch in den Alpen, besonders den Ostalpen, charakteristisch an den steilen, wenig fruchtbaren Kalkhängen in der Nähe der Baumgrenze, so ist das nicht, weil Pinus montana jene Standorte bevorzugt, sondern weil sie sich mit ihnen begnügt. Anderwärts durch die Konkurrenz vertrieben, bleiben diesem Bestand diese schlechten Standorte. Ebenso könnte der Lärchenwald in der Ebene gut gedeihen, wenn nicht andere Waldarten die stärkeren in der Konkurrenz wären, so daß die genügsame Lärche nur dort oben sich behaupten kann, wo die Konkurrenten nicht mehr gedeihen. Es sei hier auch auf die Beschreibung des Engadiner Lärchenwaldes und des kaukasischen Föhrenwaldes verwiesen (S. 882), wo erwähnt ist, daß durch Beschattung der eigene Jungwuchs dieser Bäume am Wachsen verhindert wird und den schattenertragenden Arven oder Fichten den Kampfplatz überläßt.

β) Zoobiotische Einwirkungen. Hier sind die Wirkungen auf die Verbreitung der Pflanzen und diejenigen auf die Pflanzengesellschaften als solche zu besprechen.

Im Artikel „Fortpflanzung" ist die Bedeutung der Insekten, der Kolibri usw. zu ersehen. Die Verbreitung wurde beim Wind erwähnt, durch den die „anemochoren" Pflanzen verbreitet werden, hier sind die „zoochoren" zu besprechen. Die Beerenfrüchte werden von den Vögeln gefressen und die Samen wieder anderwärts abgesetzt und dadurch verbreitet, wenn sie auf einen zusagenden Wuchsort fallen, wo nicht etwa die dichte Vegetation das Eindringen in den Boden verhindert. Ferner werden Samen durch Ameisen verschleppt, Häkelfrüchte hängen sich an den Schafspelz. Mittelbar gehören zu diesen zoogenen Verbreitungsmitteln die Straßen und Eisenbahnen. Auf diesen Wegen kommt starke Verbreitung auf große Distanzen vor, denn mancher Same kann durch Anhängen an Tier und Mensch, durch Mitverpacktwerden mit Getreide, mit Kisten usw. seinen Weg auf diese Art machen. Die adventive Vegetation ist also auf zoobiotische Faktoren zurückzuführen und dies kann zu wohlbestallten Assoziationen führen, wie z. B. die noch nicht sehr lange aus Amerika eingeführte Elodea canadensis die von ihr dominierte Assoziation in Europa ausgedehnt hat.

Von den zoobiotischen Wirkungen auf die Pflanzengesellschaften sind von größerer Bedeutung das Weiden, Düngen, Mähen, Treten, Brennen, die Brache, die Erdaufwerfung.

Viele dieser Faktoren werden oft als künstliche den natürlichen gegenübergestellt, weil sie unter menschlichem Einfluß stehen. Aber einerseits, wenn auch die Ursache eine menschliche ist, geht die Wirkung von den Eigenschaften der Vegetation aus, also von etwas „natürlichem"; andererseits ist das Zoon Mensch doch ein Teil der Natur, auch wenn es sich außer Zahn, Fuß usw. noch andere „künstliche" Werkzeuge zur Beeinflussung der Natur geschaffen hat. Der Einfluß des Weidens wie des Düngens ist derselbe, ob er durch wilde Tiere oder durch Haustiere geschieht. Nicht einmal die Intensität, auf die abgestellt wird, ist verschieden. Die früher als so enorm hingestellten wilden Büffelherden werden kaum weniger intensiv gehaust haben als manche zahme Herde; und wie intensiv ist z. B. die Arbeit der „wilden" Kaninchen in England und anderorts, die so gut wie die zahmen Schafe auf überstoßener Weide jedes Hälmchen abknabbern und jede Stelle düngen.

Das Weiden und Düngen trivialisiert die Flora, die Arten, welche das so oft wiederholte zerstörende Eingreifen in ihre oberirdischen Teile nicht aushalten, gehen zugrunde, es bleiben nur die, welche es ertragen. Ebenso begünstigt das Düngen gewisse Pflanzen, die bei der intensiven Nährstoffzufuhr die stärkeren werden und viele andere vertreiben. Aehnliches gilt auch vom Treten, das stete Niederdrücken auf den Boden durch den Fuß von Mensch und Tier zerdrückt viele Pflanzenteile und nur wenige besitzen die Fähigkeit, dies auszuhalten, sei es durch diese oder jene Umstände: Biegsamkeit, Elastizität oder dgl. Der Zahn des Menschen, die Sense, wirkt ähnlich, jedoch nicht gleich wie der Zahn des Viehs und dies hauptsächlich dadurch, daß der Eingriff nicht immer und immer wieder eintritt, sondern nur vereinzelte Male und nur ganz wenige Male im Jahr, was noch manche Pflanze aushalten kann, die das Weiden nicht erträgt. Gemähte Vegetation ist daher auch reicher an Arten als geweidete. Es wirkt jedoch auch auslesend; z. B. Holzgewächse ertragen auch einmaliges Abschneiden am Fuße schlecht. Sogar artbildenden Einfluß kann das Mähen, dieser seit langen Zeiten wirkende Faktor haben. Nach den Untersuchungen von v. Wettstein und anderen haben sich wiesenbewohnende Arten getrennt in Rassen, die ihr Blühen und Fruchten vor dem Schnitt fertig bringen und solche, die erst nach dem Schnitt beginnen. Diese saisondimorphen Formen sind bei den endotrichen Enzianen bekannt, bei Euphrasia, bei Rhinanthus, Melampyrum.

Ein weiterer Einfluß macht sich in der alten Brandkultur geltend, die wohl schon der uralte „wilde" Mensch geübt hat und die auch jetzt noch geübt wird. Nicht jede Pflanze kann nach Abbrennen der oberirdischen Bestandteile sich rasch aus den unterirdischen wieder erneuern. Das Brennen von Moor und Heide ist bekannt, auch die mediterranen Gebüsche wurden und werden gebrannt, um wieder frischeres Futter zu liefern. In der insularen Macchie auf Korsika sah ich, wie Arbutus unedo nach dem Abbrennen als erster sehr stark und reichlich ausschlug. Durch das Brennen wird also in der Konkurrenz der Sträucher dort Arbutus wesentlich begünstigt. Das dürfte beigetragen haben, daß dieser eher feuchtigkeitsliebende Strauch nicht nur im feuchteren collinen Gürtel zum Dominieren gelangt, sondern auch schon in tieferen, trockeneren Lagen.

Acker und Ruderalschutt sind aufs intensivste vom Menschen beeinflußte Standorte. Im Acker wird die „wilde" Vegetation ferngehalten; wird sie dann zugelassen durch die Brache, so erhalten wir die Momentaufnahme der biotisch bedingten Steppe, doch ist der eine Faktor Mensch so überwiegend, daß das Studium der gesamten Faktoren an Interesse verliert und man sich mit späteren Stadien der auf diesem Boden rasch verlaufenden Sukzession beschäftigt, Formationen, die klimatisch und edaphisch dorthin gehören, wie z. B. eine Macchie auf mediterranen Feldern, eine Wiese oder ein Wald weiter nördlich. Aehnliches gilt von den Ruderalstandorten. Das Aufwerfen des Schuttes stellt einen biotisch beweglich gemachten Boden dar, dessen Besiedelung durch ein offenes Steppenstadium geht, auch in diesem verharren kann, wenn die Bewegung des Untergrundes periodisch ständig ist, aber bei längerem Ruhen bald in die dazu passende klimatische oder edaphische Pflanzengesellschaft sich verwandelt.

1d) Gesamtwirkung der Faktoren. *α*) Klimacharakter. In den Pflanzengesellschaften gelangt nicht der einzelne Faktor, sondern die Gesamtheit zur Wirkung, die als solche schwer zu fassen und zu beschreiben ist. Das Gesamtklima wirkt in zwei Hauptrichtungen auf die Vegetation. Einerseits ist die Lage des Ortes nach dem Breitengrade maßgebend, andererseits nach der Verteilung großer Land- und Wassermassen. Die erste Richtung ist allgemein bekannt; nach ihr wird die Erde in die Hauptzonen geteilt, die tropische, subtropische, gemäßigte und kalte. Vom Aequator zum Pol nimmt die allgemeine Temperatur ab, andererseits der Wechsel der Jahreszeiten zu.

Die andere, ebenso wichtige Hauptrichtung ist die Abhängigkeit des Klimas von großen Land- und Wasserflächen. Es gibt dies dem Klima seinen Charakter. Dieser Klimacharakter gruppiert sich um zwei Typen: das ozeanische und das kontinentale Klima, so benannt, da das eine an den Meeresküsten, das andere im Innern der Kontinente waltet. Das extrem ozeanische Klima kennzeichnet sich durch Gleichmäßigkeit in Wärme und Feuchtigkeit und zwar zugleich starker Feuchtigkeit. Dies tritt in Küstengegenden ein, wo die feuchten Seewinde herrschen; die Nähe des Wassers gleicht die Temperaturen aus. Dazu kommen im selben Sinne wirkend größere Nebel- und Wolkenbildung, häufige Niederschläge. Das kontinentale Klima dagegen zeigt große Temperaturschwankungen im Laufe des Tages wie des Jahres, Trockenheit der Luft, weniger Bewölkung, daher stärkere Insolation, weniger Niederschläge im Verhältnis zur möglichen Transpiration. Geht man vom Ozean landeinwärts, so kommt man aus dem ozeanischen ins mittlere und weiter ins kontinentale Klima. Gebirge bringen Störung in diesen Uebergang, da die Winde an diesen anprallen, ihre Feuchtigkeit abgeben, usw.; kurz auf der Luvseite der Gebirge wird das Klima beim Ansteigen bis zu einer gewissen Höhe ozeanischer, die Temperaturen gleichen sich aus, die Wolkenbildung nimmt zu mit der Luftfeuchtigkeit und der Niederschlagsmenge. Im Gegensatz dazu ist die Leeseite eines Gebirges kontinentaler. Da im großen ganzen die Klimafaktoren eines Ortes im gleichen Sinne wirken — ein Land mit geringen Niederschlägen wird meist klareren Himmel aufweisen, infolgedessen auch größere Ein- und Ausstrahlung haben — kann als Haupteinteilung ein ozeanisches, ein mittleres und ein kontinentales Klima genommen werden. Im Einzelfall jedoch treten mancherlei Modifikationen ein, verschiedene Wirkung in verschiedenen Jahreszeiten, verschiedener Gang einzelner Faktoren. Die Gesamtwirkung wird sich dann dem im allgemeinen ungünstigeren Teil anpassen, da ja die Vegetation diesen ertragen muß. Z. B. hat das Mittelmeergebiet neben einem milden, ozeanischen Winter einen heißen trockenen kontinentalen Sommer, den die Vegetation auszuhalten hat und der ihr ein kontinentales Gepräge gibt. Auf den kanarischen Inseln kommt das ozeanische Klima in der Wolkenstufe zu schöner Ausbildung, in der basalen Stufe erzeugt die extreme Trockenheit trotz gleichmäßiger Temperaturen einen kontinentalen Vegetationscharakter.

Im ozeanischen Klima kann sehr vieles beieinander wachsen, was sonst getrennt vorkommt. Die im kontinentalen Klima

schön ausgesprochenen Vegetationslinien werden verwischt, Elemente verschiedener Pflanzengesellschaften können zusammen vorkommen, da dieser Bestandteil aus dem einen, jener aus einem anderen Grund nicht verhindert ist zu gedeihen. Dies erschwert natürlich ungemein die Einteilung der Pflanzengesellschaften. Sie ist oft nicht direkt durchzuführen, nur durch Vergleich mit ähnlichen anderer Gegenden, in denen die Komponenten getrennt vorkommen (vgl. die Analyse des Killarney-Waldes, die Zusammensetzung des Quercetum sessiliflorae laurineum aus Elementen der Deciduisilvae, Laurisilvae, Laurifruticeta und Ericifruticeta in: E. Rübel, The Killarney Woods; The International Phytogeographical Excursion in the British Isles V. in „The New Phytologist" 1912). Dies mag auch der Grund sein, daß sich in England unter der Bezeichnung „Formation" (homonym, nicht ganz synonym mit der Formation der Pflanzengeographen anderer Länder) eine andere Art ökologischer Einheit herausgebildet hat, die sich hauptsächlich auf einzelne Bodenfaktoren stützt. Auch dieser Begriff dürfte für die Wissenschaft fruchtbringend wirken, nur schade, daß durch die Benützung des für einen anderen Begriff schon verwendeten Wortes „Formation" viele Mißverständnisse entstanden sind.

β) Ersetzbarkeit der Faktoren. Dieses Moment ist von außerordentlicher Wichtigkeit. Es gestattet einer Vegetation das Fortkommen an Stellen, wo verschiedene Faktoren gewechselt haben, es ermöglicht also die Ausbreitung von Pflanzengesellschaften. Für uns erschwert es aber die Charakterisierung und alle Einteilungen, die auf einen Faktor abzustellen versuchen, können deswegen nicht konsequent durchgeführt werden.

Es können edaphische Faktoren die klimatischen ersetzen, umgekehrt klimatische die edaphischen, und auch in den einzelnen Arten einer Kategorie können sich die Faktoren unter sich ersetzen. Ein Beispiel zur ersten Gruppe — edaphische Faktoren ersetzen die klimatischen — bietet die Vegetation trockener Kalkhügel, die infolge der Trockenheit des Bodens und der starken Erwärmung desselben eine Vegetation tragen, die klimatisch südlicher und kontinentaler anmutet. Ueberhaupt ist die Flachgründigkeit, die starkes Erwärmen und Abkühlen mit sich bringt, ein kontinentales Moment. Umgekehrt können sich tiefgründige Böden nicht so rasch erwärmen, austrocknen und abkühlen, sie wirken also ausgleichend wie ein ozeanisches Klima. In heißem Gebiet erzeugt Bodenwasser z. B. an Bächen Tropophytengehölze, die klimatisch viel weiter nördlich und in ozeanischeren Gebieten zu Hause sind. Das Wasser zeigt seine überhaupt ausgleichenden Eigenschaften auch darin, daß die Wasservegetation in sehr ähnlicher Weise in den verschiedensten Klimaten vorkommt, wie das bei den Emersiprata und noch viel mehr bei den Submersiprata zu sehen sein wird.

Umgekehrt ersetzen klimatische die edaphischen Faktoren, wenn das feuchtigkeitsliebende Phragmitetum, das an der Wolga am Kaspischen Meer einen Gürtel bildet in ziemlich tiefem Wasser, im kühlfeuchtozeanischen nordwesteuropäischen Klima aufs trockene Feld gehen kann. Da die Verdunstung mit abnehmender Temperatur abnimmt, wirkt dasselbe Quantum Niederschlag, also sozusagen derselbe Faktor, ganz verschieden, indem er in heißem Land sehr wenig darstellt, im feuchtkühlen sehr viel im Verhältnis zur Wasserbilanz; es ist also Feuchtigkeit durch geringere Wärme ersetzt. Ebenso läßt sich Feuchtigkeit durch Schatten ersetzen, da auch dieser die Transpiration herabsetzt. Bei allgemeiner, andauernder Luftfeuchtigkeit braucht nicht viel Niederschlag wirklich zu fallen, er wird durch jene ersetzt. Dieselben Pflanzen haben in kühlen Gegenden einen größeren Lichtgenuß als in warmen und zwar nicht nur den relativen, auch den absoluten.

γ) Die ökologischen Wuchsformen. Die Wuchsformen bedingen die Physiognomik der Vegetation und diese ist der Ausdruck der Gesamtwirkung der ökologischen Faktoren. Schon Alexander v. Humboldt unterschied gewisse Hauptformen, doch hatte er mehr die Flora als die Vegetation im Auge. Grisebach erweiterte die Zahl der Wuchsformen auf 54, viele davon sind aber systematischer und anderer Art und konnten nicht mehr verwendet werden, als man sich den Pflanzengesellschaften zuwandte. Was den Pflanzengesellschaften den Charakter gibt, sind die Wuchsformen der dominierenden Gewächse; diese sind, wie oben erwähnt, besonders durch das Klima bestimmt, das auf die Gestalt des vegetativen Sprosses und besonders des Blattes wirkt. Da die angewandte Einteilung sich auf die ökologischen Wuchsformen gründet, braucht hier nicht weiter darauf eingegangen zu werden, sondern es sei dorthin verwiesen.

δ) Floristische Zusammensetzung. Macht uns die Systematik mit den Pflanzenarten bekannt und die floristische Pflanzengeographie mit deren Verteilung auf der Erde, so haben wir in einer bestimmten Gegend mit einer gegebenen Flora zu rechnen. Wie diese sich zur Pflanzengesellschaft gruppiert, hängt von der Gesamtwirkung der Faktoren ab und der Fähigkeit der einzelnen Art, ihren Haushalt danach einzu-

richten. Die floristische Zusammensetzung ist also ein Resultat der Gesamtwirkung und für das Studium der Pflanzengesellschaften von hoher Bedeutung. Und zwar gehört die gesamte Florenliste dazu. Dabei spielen aber die Mengenverhältnisse eine hervorragende Rolle und zwar in zwei Richtungen, in betreff der Häufigkeit einer Art und in betreff der Konstanz der Verbreitung.

Die Häufigkeit der Arten wird oft bei einer Aufnahme schätzungsweise angegeben durch Beisetzung der Zahlen 1 bis 10, indem 10 eine absolut dominierende Art bezeichnet, 1 eine in bloß vereinzelten Exemplaren vorkommende; statt der Zahlen ist die Drudesche Bezeichnungsweise auch verbreitet: Sociales (soc.) dominierende Arten, gregariae (greg.) in Herden vorkommende, copiosae[3], cop.[2], cop.[1], in abnehmender Häufigkeit beigemischte, sparsae (sp.) spärliche, solitariae (sol.) vereinzelte. Was die Konstanz anbetrifft, so ist ja eine Assoziation eine Pflanzengesellschaft von bestimmter floristischer Zusammensetzung, dies ist natürlich auch nur relativ richtig, indem man nie auf jedem Fleck einer Assoziation alle und jede Art finden wird, die darin vorkommen kann. Es handelt sich also um größere oder geringere Konstanz. Auf Grund vieler Aufnahmen von Einzelbeständen einer Assoziation kann man nach Brockmann-Jerosch (1907) unterscheiden zwischen konstanten Arten, die in mindestens der Hälfte der Aufnahmen vorkommen, akzessorischen Arten, die in mindestens einem Viertel vorkommen und den zufälligen Beimischungen (nach dieser Methode sind die Angaben in dieser Arbeit gemacht). Von den Konstanten sind diejenigen Charakterpflanzen oder Leitpflanzen, die mehr oder weniger nur in dieser Assoziation vorkommen, dagegen Formationsubiquisten, die in verschiedenen Pflanzengesellschaften als Konstante auftreten. Adamovič unterscheidet faciesbildende Leitpflanzen, bestandbildende Leitpflanzen, herdenbildende Hauptbestandteile, koloniebildende Hauptbestandteile, zerstreut vorkommende Hauptbestandteile, zerstreut vorkommende Nebenbestandteile, einzeln vorkommende Nebenbestandteile.

Da die Konstanz von der Anzahl der gemachten Aufnahmen abhängt und die Häufigkeit im besonderen ein Moment der subjektiven Schätzung ist, werden von vielen Autoren Methoden versucht, um genauer und objektiver untersuchen zu können. Die meisten Methoden (mit vielen Variationen) laufen darauf hinaus, kleinere Partien ganz genau zu untersuchen durch Abzählen oder Abwägen jeder einzelnen darauf vorkommenden Art. Natürlich liegt doch wieder viel Subjektives darin bei der Auswahl der Stelle, wo das „Quadrat" oder dgl. untersucht wird, und die größere Genauigkeit dürfte hier und da mehr scheinbar sein. Durch Vermehrung der Anzahl der Aufnahmen wird natürlich auch hier die Fehlerquelle verringert. Da auf die einzelnen Methoden nicht weiter eingegangen werden kann, sei auf deren Beschreibungen verwiesen: Clements 1905, Brockmann-Jerosch 1907, P. Jaccard, Lois de la distribution florale dans la zone alpine (Bull. Soc. Vaud. Sc. nat. 38, 1902 und mehrere andere Aufsätze), Oliver und Tansley, Methods of surveying vegetation on a large scale (The New Phytologist 3, 1908), Raunkiär 1909, Rübel 1912, Stebler und Schröter 1892.

2. Uebersicht über die Pflanzengesellschaften der Erde. a) Definition der Einheiten. Die Pflanzengesellschaft bezeichnet als allgemeiner Ausdruck die synökologische Einheit jeden Ranges d. h. jeder ökologischen Wertigkeit. In der älteren und auch noch der neueren Literatur begegnet man häufig dem Ausdruck Formation in der allgemeinen Bedeutung von Pflanzengesellschaft. Er sollte aber nicht mehr allgemein gebraucht werden, nachdem eine bestimmte Wertigkeit der Pflanzengesellschaften dafür durch den Kongreß angenommen worden ist.

Unter ökologischer Wertigkeit verstehen wir die Tatsache, daß die verschiedenen Pflanzengesellschaften verschieden stark auf die ökologischen Faktoren reagieren, diesen gegenüber also verschiedenwertig sind. Von diesen Rangstufen werden im folgenden verwendet: Vegetationstypus, Formationsklasse, Formationsgruppe, Formation, Assoziation, Subassoziation. Nötigenfalls können Untergruppen und Subformationen dazwischen eingefügt werden. In Detailstudien werden, besonders von englischen und amerikanischen Autoren, noch eine Reihe kleinerer Einheiten als die Assoziationen verwandt.

Unter einer Assoziation verstehen wir eine Pflanzengesellschaft von bestimmter floristischer Zusammensetzung, einheitlichen Standortsbedingungen und bestimmter Physiognomie. Die beiden letzten Forderungen verhalten sich wie Ursache und Wirkung, nicht als Gegensätze. Stimmen sie scheinbar nicht zusammen, so dürfte die Erkenntnis des Standorts mangelhaft sein oder die Physiognomie unrichtig erfaßt. Dabei muß aber die gesamte Assoziation ins Auge gefaßt werden; sie kann aus „Schichten" aufgebaut sein wie z. B. ein Wald aus Bodendecke, Krautunterwuchs, Gebüsch und Bäumen; jede Schicht bildet einen ökologischen Verein eigener Art mit Spezialstandort, der nicht der Standort der Assoziation als solcher ist.

Früher wurde im Deutschen für die Assoziation wie auch für die folgende früher nur unklar abgetrennte Einheit der Ausdruck Formation verwendet, in anderen Sprachen als „Assoziation" übersetzt. Am Kongreß in Brüssel 1910 ist man überein gekommen, diese Einheit international Assoziation zu nennen.

Die international am leichtesten und sichersten zu verstehende Bezeichnung der Assoziation geschieht durch Anhängen der Endung -etum an den Gattungsnamen der dominierenden oder bezeichnenden Art; dabei muß zur Kenntnis der Art dieser Gattung der Artname im Genitiv beigefügt werden (Caricetum elatae, scil. caricis). Wenn eine Begleitflora in den Namen hineingenommen werden soll, kann dies durch ein Adjektiv geschehen: Arvenwald mit Unterwuchs

von Vaccinien = Pinetum cembrae vacciniosum. Es können auch Vulgärnamen benutzt werden, doch nur mit Vorsicht, da die Pflanzennamen der Umgangssprache von Gegend zu Gegend wechseln und dadurch sehr leicht Mißverständnisse entstehen. Will man sicher gehen, daß man auch von denen verstanden wird, die den betreffenden Speziesnamen nicht kennen, füge man noch den Namen der Formationsgruppe bei, der allgemein verständlich den Vegetationscharakter angibt: Das Muhlenbergietum racemosae Sempervirentipratae, diesen amerikanischen Bestand, wird wohl mancher Europäer erst durch die beigefügte Formationsgruppe als immergrünen Wiesenbestand erkennen.

Unter einer Formation verstehen wir eine Gruppe von Assoziationen, die in ihrer floristischen Zusammensetzung verschieden sind, jedoch ähnliche Standortsbedingungen und Physiognomie aufweisen. Sie verhält sich zur Assoziation wie die Gattung zur Art. Wie die Begriffe von Gattung und Art Abstraktionen sind, so sind es auch diese. In der Systematik ist bald diese, bald jene Einheit die leichter faßliche: bei der Pflaume ist es die Art; bei den Weiden oder Hieracien ist die Art schwer, aber die Gattung leicht erkennbar; bei Gräsern und Cruciferen ist die Familie leicht erkennbar, während die Abgrenzung der Gattungen Schwierigkeiten bereitet. Ganz dasselbe ist bei den Pflanzengesellschaften der Fall. Bei den Sempervirentiprata z. B. (s. diese) lassen sich die Assoziationen leicht erkennen, im Buchenwald hingegen haben wir eine ganze Reihe Assoziationen von verschiedener floristischer Zusammensetzung, die sich aber erst bei der oft vernachlässigten genaueren Betrachtung zeigt, während das Dominieren der Buche in all diesen Assoziationen ins Auge springt und diese höhere Einheit mit Komponenten verschiedener floristischer Zusammensetzung, aber einheitlicher Physiognomie und ähnlichen Standortsbedingungen, die leichter erkennbare ist. Wenn die Formation durch einen Pflanzennamen ausgedrückt werden kann, so kann die Endung -ion benutzt werden. Meist wird aber ein allgemeinerer Ausdruck verwandt werden, dem man das Wort Formation selbst beigeben muß, um auszudrücken, daß der besprochenen Pflanzengesellschaft die Wertigkeit einer „Formation" zuerkannt werden soll.

Zu einer Formationsgruppe fassen wir die Formationen zusammen, die in wesentlichen Merkmalen des Standorts und der Physiognomie übereinstimmen.

Die Zusammenfassungen von Formationsgruppen zu Formationsklassen, und dieser zu Vegetationstypen erfolgt in Rücksicht auf die mehreren Formationsgruppen resp. -klassen gemeinsamen Standorts- und physiognomischen Merkmale.

Solche wissenschaftliche Abstrakte haben natürlich im Volk keine Namen, es müssen daher wohldefinierte Kunstausdrücke verwandt werden; will man aber doch einen Vulgärnamen dafür verwenden, so muß er genau definiert sein, sonst versteht jede Landesgegend etwas anderes darunter und in andere Sprachen läßt er sich meist gar nicht übertragen.

Unter Vegetationstypen verstehen wir die wenigen größten Abteilungen der Vegetation.

Unter einem ökologischen Verein verstehen wir edaphisch sich nahestehende Gesellschaften (also Gesellschaften, die einzelne Faktoren gemeinsam haben). Es können dies die verschiedenen Schichten einer Assoziation sein: wir haben z. B. im Phragmitetum folgende ökologische Vereine in derselben Assoziation: im Boden den Schlamm bewohnenden Schizophyzeenverein, im Wasser das Plankton, den freischwimmenden Hydrocharitenverein, wurzelnde Wasserpflanzen des Limnäenvereins, auf den Steinen einen Nereidenverein und in die Luft hinausragend den Sumpfpflanzenverein. Da für den Gesamtstandort die Physiognomie und Oekologie des dominierenden Vereins maßgebend ist, wird die ganze Assoziation nach diesem benannt. Eine Komplikation, die schon zu vielen Mißverständnissen geführt hat, tritt dadurch ein, daß einzelne dieser Schichten, die für sich ökologische Vereine bilden, immer in Abhängigkeit von anderen vorkommen, andere aber auch selbständig als Dominierende einer Assoziation vorkommen können, so daß man z. B. wohl unterscheiden muß zwischen der Limnäenschicht des Phragmitetums, die dafür nur mehr oder weniger wesentlich ist, und der Limnäenformation, die in einer Reihe von Assoziationen unsere Teiche und Seen bevölkern kann. Eine Einheit ähnlicher Art wie diese Vereine scheint mir die auf die Gesteinsunterlage gegründete Einheit der Vegetation auf „britischen Sandsteinen", auf „britischen Tonen und Lehmen" usw. zu sein, deren Abgrenzung und Studium seine eigene Berechtigung und Bedeutung hat, wobei aber dadurch, daß zu ihrer Bezeichnung das sonst anders verwendete Wort „Formation" wiederum gewählt wurde, viele Verwechselungen und Mißverständnisse entstanden sind.

2b) Einteilungen.

Warming 1895.

Hydrophytenvereine.
Xerophytenvereine.
Halophytenvereine.
Mesophytenvereine.

Schimper 1898.

A. Klimatisch bedingte Formationen.
  Gehölz.
  Grasflur.
  Wüste.

B. Edaphisch bedingte Formationen.
Durch Bodenwasser bedingt.
Galeriewälder.
Sümpfe.
Offene edaphische Formationen.
Felsformationen.
Sandfluren.

Drude 1905.

A. Geschlossene Landformationen.
I. Wälder.
1. Aequatoriale Regenwälder.
2. Monsunwälder.
3. Savannen- und Dornwälder.
4. Subtropisch-temperierte Regenwälder.
5. Hartlaubgehölze.
6. Sommergrüne Laubwälder.
7. Nadelwälder.
II. Niederholzformationen aus Gebüsch und Gesträuch.
1. Immergrüner Busch.
2. Lichtes Niederholz.
3. Dornbusch.
4. Gebirgsniederholz.
5. Heidegesträuche.
6. Immergrünes Alpengesträuch.
7. Niedergestrecktes Zwerggesträuch.
III. Grasfluren
a) bei genügender und stetiger Bodenfeuchtigkeit.
1. Wiesen.
2. Torfwiesen und Grünlandsmoore.
3. Prärien und Hochgrasfluren.
4. Savannen.
b) bei im Sommer ungenügender Bodenfeuchtigkeit.
5. Grastriften.
6. Grassteppen.
IV. Staudenmatten, Moos- und Flechtenformationen.
B. Offene Landformationen.
V. Wüstensteppen und Wüsten.
VI. Fels- und Gratformationen, Geröll- und Schotterbestände.
C. Aquatische Formationen.
VII. Litoralformationen von Halophyten.
VIII. Süßwasserformationen der Seen, Flüsse, Bäche.
1. Alluvionen, Ufersümpfe und Ufergebüsche.
2. Flach- und Seichtwasserbestände, Röhrichte.
3. Tiefwasserbestände, Limnoplankton.

Gräbner (1898) 1910.

A. Vereine mit stark wachsenden Pflanzen.
I. Trockener Boden. Steppenartige Pflanzenvereine.
1. Wüsten.
2. Steppen, Prärien, Savannen usw.
3. Felsenvegetation.
4. Gebüschformatione und trockene lichte Wälder.
II. Pflanzengemeinschaften auf mäßig feuchtem Boden.
Pflanzenvereine mit Hemmung des Waldwuchses.
1. Kultur- und Halbkulturformationen.
2. Natürliche Wiesen.
3. Alpine und arktische Matten.
Ohne Hemmung des Waldwuchses.
4. Laubwechselnde Wälder.
5. Immergrüne Wälder.
6. Tropische Regenwälder.
7. Subtropische Regenwälder.
III. Pflanzengemeinschaften auf dauernd nassem Boden.
1. Waldbildung (Brücher).
2. Wasserpflanzen.
3. Rohrgräser.
4. Wiesen- oder Niederungsmoor.
B. Vereine mit langsam und schwach wachsenden Pflanzen.
IV. Heideformationen.
1. Sandfelder.
2. Zwergstrauchheide.
3. Heide- oder Hochmoor.
4. Tundra.
5. Heidegewässer.
C. Pflanzenvereine auf Salzboden.
V. Salzformationen.
1. Trockene Salzformationen (Salzwüsten).
2. Stranddünen und Meeresstrand.
3. Salzwiesen und Salzsümpfe.
4. Mangrove.
5. Salzgewässer.

Diels 1908, 1910.

I. Hydatophytia, Formationen im Wasser.
1. Thalassium, Meeresvegetation.
2. Limnium, Seevegetation.
3. Potamium, Flußvegetation.
II. Hygrophytia, Formationen von hochwertiger Wasserbilanz.
4. Halodrymium, Mangrove.
5. Hygrodrymium, Regenwald.
6. Hygropoium, Wiese.
7. Hygrophorbium, Flachmoor.
8. Hygrosphagnium, Hochmoor.
III. Mesophytia, Formationen von mittlerer Wasserbilanz.
9. Tropodrymium, Savannenwald.
10. Therodrymium, Sommerwald.
11. Conodrymium, Nadelwald.
12. Mesothamnium, Hartlaubgebüsch.
13. Mesopoium, Savanne.
14. Mesophorbium, Matte.
IV. Xerophytia, Formationen von niederer Wasserbilanz.
15. Xerodrymium, Trockenwald.
16. Xerothamnium, Dornbusch.
17. Xeropoium, Steppe.
18. Xerophorbium, Trift.

Warming-Vahl 1909.

A. Sehr nasser Boden.
1. Hydrophyten, Formationen in Wasser.
2. Helophyten, Formationen in Sumpf.
B. Boden physiologisch trocken.
3. Oxylophyten, Formationen auf „saurem" Boden.
4. Psychrophyten, Formationen auf kaltem Boden.
5. Halophyten, Formationen auf Salzboden.
C. Boden physikalisch trocken.
6. Lithophyten, Formationen auf Fels.
7. Psammophyten, Formationen auf Sand und Kies.
8. Chersophyten, Formationen auf Oedland.
D. Sehr trockenes Klima.
9. Eremophyten, Formationen auf Wüste und Steppe.
10. Psilophyten, Formationen auf Savannen.

11. Sklerophylle Formationen (Gebüsch und Wald).

E. Boden physikalisch oder physiologisch trocken.

12. Coniferenformationen (Wald).

F. Boden und Klima fördern die Entwickelung mesophiler Formationen.

13. Mesophyten.

Das hier zugrunde gelegte System nach ökologisch - physiognomischen Gesichtspunkten von

Brockmann-Jerosch und Rübel 1912.

I. Lignosa, Gehölze.
  1. Pluviilignosa, Regengehölze.
    a) Pluviisilvae, Regenwälder.
    b) Pluviifruticeta, Regengebüsche.
  2. Laurilignosa, Lorbeergehölze.
    a) Laurisilvae, Lorbeerwälder.
    b) Laurifruticeta, Lorbeergebüsche.
  3. Durilignosa, Hartlaubgehölze.
    a) Durisilvae, Hartlaubwälder.
    b) Durifruticeta, Hartlaubgebüsche.
  4. Ericilignosa, Heidengehölze.
    a) Ericifruticeta, Heiden.
  5. Deciduilignosa, Fallaubgehölze.
    a) Aestatisilvae, Sommerwälder.
    b) Aestatifruticeta, Sommergebüsche.
    c) Hiemisilvae, Monsunwälder.
  6. Conilignosa, Nadelgehölze.
    a) Conisilvae, Nadelwälder.
    b) Conifruticeta, Nadelholzgebüsche.
II. Prata, Wiesen.
  7. Terriprata, Bodenwiesen.
    a) Duriprata, Hartwiesen.
    b) Sempervirentiprata, immergrüne Wiesen.
    c) Altherbiprata, Hochstaudenwiesen.
  8. Aquiprata, Wasserwiesen.
    a) Emersiprata, emerse Wasserwiesen, Sumpfwiesen.
    b) Submersiprata, submerse Wasserwiesen.
  9. Sphagniprata, Hochmoore.
III. Deserta, Einöden.
  10. Siccideserta, Steppen.
  11. Siccissimideserta, Wüsten.
  12. Frigorideserta, Kälteeinöden.
  13. Litorideserta, Strandsteppen.
  14. Mobilideserta, Wandereinöden.
IV. Phytoplankton.

2c) Vegetationstypus: Lignosa, Gehölze. Unter Gehölz verstehen wir die aus Bäumen und Sträuchern bestehenden Pflanzengesellschaften, die auf unbeweglichem Boden so geschlossen sind, daß sie den Pflanzen der niederen Stockwerke wesentlich andere ökologische Bedingungen schaffen, als wenn diese selbst dominierend wären.

Es ist dies ein anspruchsvoller Typus von großer Wasser- und Nährstoffbilanz. Mehrere Stockwerke von Vegetation kommen übereinander vor. Die Wälder sind im allgemeinen klimatisch bedingt. Eine Grenze wird diesem Vegetationstypus im großen ganzen durch die Kälte der arktischen und alpinen Stufen gesetzt sowie durch die Trockenheit der Steppen und Wüsten in warmen Gegenden. Nicht nur das Gehölz im allgemeinen, sondern auch die einzelnen Formationsklassen sind für ein bestimmtes Klima bezeichnend.

α) Formationsklasse Pluviilignosa, Regengehölze. Pluviilignosa, Regengehölze, sind epiphytenreiche Gehölze, die aus immergrünen, häufig caulifloren Holzpflanzen bestehen, welche meist keinen Knospenschutz besitzen und deren Blätter unbehaart und oft wie lackiert sind.

$\alpha\alpha$) Formationsgruppe Pluviisilvae, Regenwälder. Als Pluviisilvae, Regenwälder, bezeichnen wir die Pluviilignosa, die vorzugsweise aus Bäumen bestehen.

Das Klima, das diese Gruppe verlangt, ist ein heiß-ozeanisches, wie wir es in den Tropen finden. Diese Gebiete zeigen eine Niederschlagsmenge von 200 bis 400 cm im Jahr und zwar ziemlich gleichmäßig auf das ganze Jahr verteilt. Die mittlere Jahrestemperatur ist eine hohe, die Schwankungen sind sehr gering.

Das Bild eines tropischen Regenwaldes ist ein ungemein üppiges. Die Vegetation breitet sich in 4 bis 5 Stockwerken übereinander aus. Die Umrisse des Waldes sind sehr unruhig, da große und kleine Bäume, in helleren und dunkleren Tönungen von Grün ein sehr reichhaltiges Mosaik bilden. Es herrscht unter den Bäumen große systematische Verschiedenheit. Wir sind im Phanerophytenklima Raunkiärs, wo die hochgewachsenen Arten in großer Zahl vorhanden sind. Was in der gemäßigten Zone nahe am Boden der Fall ist, daß die blumenreiche Matte große Mengen verschiedener Pflanzenarten aufweist, ist hier weiter vom Boden weg der Fall unter den Bäumen. Der Kampf um das Licht gibt diesem Wald sein Gepräge. Die hohen Bäume, die ohne weiteres im starken Tropenlicht sich entwickeln, haben glänzende Blätter ohne Behaarung, die wie lackiert aussehen. Durch den Reflex wird das überschüssige Licht weitergegeben. An dem glatten Laub läuft der häufige Regen ab, oft unterstützt durch die sogenannte Träufelspitze, das weit ausgezogene Ende des Blattes. Die Blätter sind immergrün; zwar dauert ein Blatt nicht viel mehr als ein Jahr, aber der Laubfall ist ganz unregelmäßig und unabhängig von Jahreszeiten, so daß der Wald nie kahl erscheint. Groß ist der Epiphytenreichtum des Waldes. Diese Pflanzen gelangen zum Licht, indem sie auf den schon hochgewachsenen Bäumen sich ansetzen. Eine andere Art zum Licht hinaufzuklettern haben die Lianen, die ohne viel eigene Produktion von Stoff zu Festigkeitszwecken sich emporranken. Der tropische Regenwald ist sehr reich an Lianen, diese können zu ungeheuren Längen auswachsen; es sind schon solche von 240 m gemessen worden (s. unter Lianen). Die Pflanzen der

Bodendecke sind sehr üppig, sie zeigen sich in ihrem Bau oft hygrophil, da eine große Feuchtigkeit herrscht. Die klimatische Feuchtigkeit ist schon immer 80 bis 90%, im Wald steht sie über 90%. Da genügen dünne Blätter ohne Epidermis, ohne Cuticula. Dies ist besonders bei den Farnen ausgebildet. Ueber Ornithophilie siehe im Artikel „Bestäubung".

Bemerkenswert sind die Plankengerüste der Bäume. Die Stämme zerteilen sich am Grunde, daß es aussieht, als seien Bretter mit der Schmalkante aneinander nach allen Richtungen gestellt. Die Blüten entstehen oft nicht an Sproßenden, sondern am Hauptstamm und den dicken Aesten (Cauliflorie).

Die Gliederung in kleinere ökologische Einheiten kann heute noch nicht durchgeführt werden. Verbreitet ist der tropische Regenwald vor allem in größter Ueppigkeit im tropischen Australasien in Ceylon, den Sundainseln, Hinterindien, Neu-Guinea. In ähnlicher üppiger Fülle finden wir ihn in Amerika im südlichen Mexiko, in Mittelamerika und Nord-Brasilien. Nicht ganz so reich ausgebildet finden wir ihn in Afrika, am stärksten im tropischen West-Afrika, etwas weniger im Osten. Die Bodenart scheint keine große Rolle zu spielen.

Der subtropische Regenwald unterscheidet sich vom tropischen mehr durch negative Eigenschaften. Die Plankengerüste und die Cauliflorie nehmen ab, ebenso der Reichtum an Epiphyten und Lianen, besonders der verholzten. Die Mannigfaltigkeit der Arten ist nicht mehr so überwältigend.

Solche Wälder finden wir in Süd-Brasilien, in Nord-Mexiko, Florida, auf afrikanischem Boden in Natal, auf Australien, in Queensland und Neusüdwales. In Florida fand Schimper diesen Wald hauptsächlich durch die immergrüne Quercus virens charakterisiert, durch Sabal Palmetto (Palme), durch Magnolia grandiflora und die alles überspinnende Bromeliacee Tillandsia usnoides.

Im Wolkengürtel der Berge der Westindischen Inseln gedeihen in der immerfeuchten Atmosphäre Farnwälder, gebildet aus baumförmigen Farnen, worunter die Gattungen Cyathea und Alsophila.

Einen ähnlichen Charakter wie der subtropische trägt der montane Regenwald tropischer Gegenden. Feuchtigkeit der Luft wechselt mit etwelcher Trockenheit, die Gesamttemperatur ist geringer. Die Bäume sind gedrungener, die Höhe geringer, das Holz fester. Die Epiphyten rekrutieren sich nicht mehr so sehr aus den Blütenpflanzen, als aus Moosen und Farnen. Die Blätter der Bäume wie der Epiphyten sind kleiner. Es tritt eine Annäherung an den temperierten Regenwald oder Nebelwald ein, der in der Formationsgruppe der Lorbeerwälder besprochen wird.

Edaphische Regenwälder finden sich in Klimaten, deren Feuchtigkeitsgrad die allgemeine Ausbildung von Pluviisilvae nicht mehr gestattet, längs der Flüsse, deren Feuchtigkeit sie benutzen, als Galeriewälder ausgebildet. In weit verzweigten Flußauen ist auch der Galeriewald ausgedehnt und kaum vom eigentlichen tropischen Regenwald auf Distanz zu unterscheiden; an schmalen Flüssen sind es auch nur schmale Ränder dieser Ausbildung.

An den Flüssen des tropischen Südamerika gedeihen Palmenwälder, so in Brasilien die Buritysales, Wälder der Buritypalmen Mauritia vinifera und Mauritia flexuosa. In Nordwestargentinien bildet Copernicia cerifera lichte Palmwälder.

ββ) Formationsgruppe Pluviifruticeta, Regengebüsche. Als Pluviifruticeta, Regengebüsche bezeichnen wir die Pluviilignosa, in denen die Gebüsche dominieren. In einem Klima, in dem diese anspruchsvollen Gebüsche wachsen, gedeiht auch der Regenwald. Diese Gruppe zählt daher kaum klimatische Formationen. Hingegen ein sehr bekanntes edaphisch bedingtes Gehölz ist hier zu betrachten, die Mangrove, das tropische Strandgehölz oder Flutgehölz aus Sträuchern und niederen Bäumen, die durch reiche Ausbildung von Stelzwurzeln etwas strauchartig werden. Diese Stelzwurzeln dienen zur Befestigung in dem losen Schlamm, indem dieses Gehölz nur bei Ebbe ganz aus dem Wasser auftaucht, bei Flut erheben sich nur die Kronen über die Wasserlinie. Das salzige Meerwasser macht den Standort physiologisch trocken, daher zeigen diese Gewächse auch xerophytische Anpassungen. Dem Sauerstoffmangel im Schlammboden entsprechen die Pneumatophoren, vertikal emporgerichtete, spargelartige Gebilde, die in die Luft hinausragen. Die Sicherung der Keimung an dem ungünstigen Standort ist eine ganz eigenartige. Bei Rhizophora z. B. ist hochgradige Viviparie ausgebildet. Aus der nußgroßen Frucht wächst bei der Reife ohne Ruheperiode der Keimling heraus, bei Rhizophora bis zu 60 cm, bevor er abfällt. Dieser schwere Keimling bohrt sich beim Abfallen in den Schlamm und wächst sehr rasch an.

Diesen schwierigen Bedingungen sind nur wenige Arten gewachsen, wir zählen derer nur 26 (4 aus dem Westen, 22 aus dem Osten). Die Assoziation der amerikanischen Mangrove besteht aus Rhizophora Mangle der Combretacee Laguncularia racemosa und den Verbenaceen Avicennia tomentosa und A. nitida. Am weitesten ins Wasser dringt Rhizophora Mangle ein, bildet also den Pionier der Gesellschaft. Die

Assoziation besiedelt die tropischen Schlammstrande und dringt an der Küste nordwärts bis Süd-Florida (27 bis 28° n. B.) vor.

Die viel reichere östliche Mangrove, die man als Rhizophoretum mucronatae bezeichnen kann, hat ihr Zentrum in Hinterindien und dem malayischen Archipel, die letzten verarmten Ausläufer reichen bis Süd-Japan (Rhizophora mucronata bei 32° n. B.), Avicennia officinalis bis Neu-Seeland, wo sie zum niedrigen Strauch geworden ist. Neben den genannten Arten kann auch Sonneratia acida zum Dominieren kommen, an anderen Stellen die graue Avicennia officinalis var. alba.

Weiter vom Meere entfernt in den Lagunen, wo die Gezeiten noch fühlbar, aber das Wasser nur noch brackig ist, herrscht im tropischen Ostasien und Australien die beinahe stammlose Nipa fruticans. Stellenweise bedeckt diese strauchartige Palme weite Strecken ganz allein, es finden sich aber auch hier und da in diesem Nipetum fruticantis Avicennia officinalis, Sonneratia acida und sehr häufig der Farn Chrysodium aureum.

An den Flüssen wuchert oft ein undurchdringliches Bambusdickicht. Humboldt erwähnt solche, die den Magdalenenstrom ununterbrochen begleiten.

Auf sandigem Tropenstrand in Westindien finden wir die Coccoloba-Assoziation, ein Gemisch, dominiert von Coccoloba uvifera mit großen steifen, aufwärts gerichteten Blättern. Die kriechenden Zweige können Wurzel schlagen. In Java ist es die durch dichtes Gebüsch und Lianen fast unpassierbare Barringtonia-Assoziation, dominiert von der großblätterigen, großblütigen Myrtacee Barringtonia racemosa, die als kleiner Baum die Assoziation vielleicht eher zu den Silvae gehören läßt. Verwandt scheinen auch die Restingawälder und -gebüsche Brasiliens zu sein. Der edaphisch eher trockene Standort gibt ihnen aber ein so xerophytisches Aussehen, daß es sich vielleicht eher um Durilignosae handelt. Sie sind noch nicht gut bekannt.

β) Formationsklasse Laurilignosa, Lorbeergehölze. Laurilignosa, Lorbeergehölze, sind Gehölze, deren dominierende Holzpflanzen, falls es Dikotylen sind, immergrünes, meist unbehaartes, senkrecht zum einfallenden Licht gestelltes Laub von frisch grüner Farbe, häufig mit relativ großen Interzellularen und mit Knospen geschützte Sproßenden besitzen, oder, falls es Gymnospermen sind, breites grünes, oft schuppenförmiges, das Holz der Zweige häufig verdeckendes, immergrünes Laub tragen.

Diese Gehölze schließen an die subtropischen Regenwälder an. Sie sind, wenn auch nicht mehr so stark, an gleichmäßige Temperatur, regelmäßige Niederschläge und große Luftfeuchtigkeit gebunden, daher ersetzen sie den Regenwald, wo Abnahme der Temperatur und Zunahme der Schwankung diesen nicht mehr aufkommen lassen. Wo die Temperatur gering wird, verlangt diese Klasse um so ausgesprochenere Ozeanität des Klimas. Dieser Klimacharakter mit seiner starken Bewölkung und Dunstigkeit der Atmosphäre bewirkt auch die Stellung der Blätter senkrecht zum Licht, da die Intensität nicht so groß ist und daher in stärkerem Maße ausgenutzt wird.

Zu den Laurilignosa stellen sich durch ihre Verbreitung, durch ihre Physiognomie und offenbar auch Oekologie auch eine Reihe Gymnospermengehölze, deren vegetative Organe im Gegensatz zu den nadelförmig reduzierten Blättern der Koniferen gemäßigter Zonen breit oder schuppenförmig sind, wie die Cupressaceen, Araucaria u. a. Einen Uebergang scheinen Taxus und Cephalotaxus darzustellen, die zwar Nadeln tragen, welche sich aber so breit machen als sie können.

αα) Formationsgruppe Laurisilvae, Lorbeerwälder. Unter Laurisilvae, Lorbeerwäldern, verstehen wir Laurilignosa, die vorzugsweise aus Bäumen gebildet werden.

Wir werden an den tropischen Regenwald erinnert, doch fehlen die Charakteristika jener heißen Klimate. Es fehlen die Träufelspitzen, die Bretterwurzeln, die Cauliflorie, es fehlt die Massenhaftigkeit der Epiphyten. Es ist wohl noch ein Regenwald, aber ein temperierter; der Wald eines mehr oder weniger immerfeuchten, mäßig warmen Klimas. Das Blatt ist fest, lederig und wird oft mit zum Hartlaub des Klimas mit naßkühlen Wintern und trocken-heißen Sommern gerechnet, unterscheidet sich aber wesentlich von jenem, das dem kontinentaleren Klima derselben Zone angehört.

Ein hervorragendes Beispiel aus dieser Formationsgruppe ist die Formation des makaronesischen Lorbeerwaldes (Laurion macaronesicum). Seine Teneriffafazies finden wir im unteren Teil des Wolkengürtels der Insel in einer Meereshöhe von 400 bis 1300 m, am üppigsten von 700 bis 1000 m. Tonangebend sind die großlederblättrigen Lauraceenbäume Laurus canariensis, Persea indica, Ocotea foetens und Apollonias canariensis. Das Unterholz wird von ebenfalls großlorbeerblättrigen Sträuchern gebildet, Ilex canariensis, Ilex platyphylla, Viburnum rugosum. Persea indica mit Ilex platyphylla herrscht in den feuchtesten Teilen des Waldes von Agua García, in den etwas weniger feuchten dominiert Laurus canariensis mit Erica arborea, die hier ihren Namen Baumheide verdient, da sie 20 m hoch wird. Ocotea foetens ist hier selten, dagegen tritt sie auf der Insel Palma als Hauptbestandbildner hervor.

Durch die dicken Lorbeerblätter hindurch

kann kein Licht dringen, wohl aber gelangt das Licht von den Glanzblättern reflektiert ins Innere. Der Lichtgenuß im Innern ist nur $^1/_{10}$ bis $^1/_{40}$.

Ganz ähnlichen Wald tragen die übrigen großen kanarischen Inseln; den viel niedrigeren Purpurarien fehlt er. Auf den Azoren hingegen ist er vertreten. Madeira trägt denselben Wald, dort ist er mehr nur auf die Schluchten beschränkt durch den Einfluß des Menschen. Wunderschön ausgebildet ist der Lorbeerwald im Kapland. Dieses Waldgebiet liegt östlich von Kapstadt in der Gegend von Knysna, bekannt unter dem Namen Knysnawald, von Marloth meisterhaft beschrieben.

In den Gebirgslagen des feuchten Südhangs des Himalaya entwickeln sich die Rhododendren zu mächtigen Wäldern, besonders wohl entwickelt ist diese Waldart auf dem mesotherm insularen Japan. Dort bieten solche Wälder einen sehr großen Formenreichtum, von dort stammen die meisten unserer immergrünen Gartenpflanzen. Dort auf der langgestreckten Insel läßt sich der Uebergang in allen Stufen vom typischen Lorbeerwald bis zum typischen Sommerwald beobachten, wie ganz allmählich nordwärts ein immergrüner um den anderen verschwindet oder laubwechselnd wird.

Auch die neue Welt zeigt einen ähnlichen Wald in ähnlichen Klimaten. Es sei hier nur kurz hingewiesen auf die Nebelwälder von Mittel- und Nordflorida, auf die Valdiviawälder in Chile. Diese antarktischen Lorbeerwälder sind meist beherrscht durch die immergrünen Buchen Nothofagus betuloides u. a. m. Das Klima zeigt jährliche Mitteltemperaturen von nur 5 bis 7°, aber nur 9° Differenz zwischen Winter und Sommer bei großen Niederschlagsmengen das ganze Jahr über. Farne, besonders Hymenophyllaceen, Moose und Lebermoose bekleiden in Masse den Boden. In höheren Berglagen dominieren schuppige Koniferen, die Araucaria imbricata u. a., die ja ebenfalls zu den lorbeerblättrigen zu rechnen sind. Patagonien und auch Neuseeland trägt solche Wälder. Noch weiter südlich werden die Oberständer laubwechselnd, die immergrünen gehen als Unterholz weiter.

Fossil finden wir, daß im feuchtwarmen Tertiär Lorbeerwälder auch in Mitteleuropa häufig waren, jetzt finden wir nur noch Anklänge im Lorbeergebüsch.

ββ) Formationsgruppe Laurifruticeta, Lorbeergebüsche. Unter Laurifruticeta, Lorbeergebüschen, verstehen wir Laurilignosa, die vorzugsweise aus Gebüschen gebildet werden.

In der ozeanischen südlichen Halbkugel gehen diese Glanzlaubgebüsche bis an die Holzgrenze hinauf und bilden z. B. in Südamerika den Strauchgürtel oberhalb des Waldes. Auf der nördlichen Halbkugel sind sie nicht so selbständig, sondern bilden meist biotisch beeinflußte Pflanzengesellschaften oder gehen als Unterholz in Wälder, deren dominierende Bäume schon einem kühleren Klima angehören. In den trocken-heißen Sommern des Mittelmeeres können sie sich in niederen Meereshöhen nicht halten, wohl aber auf den feuchteren Inseln und besonders im Gebirge, das ja immer einen ozeanischeren Anstrich hat. So ist das Gebüsch des Laurus nobilis, das uns ja so bekannt ist als mediterran, ein Gebirgsgebüsch.

Hier ist auch ein Gebüsch zu besprechen, das meist mit den mediterranen Macchien vermischt wird, da es sich in mittlerem Klima in Uebergängen mit diesem findet und dort durch biotische Bedingungen Vorzüge im Gedeihen genießt (siehe auch unter Durifruticeta, besonders Arbuteta unter Brandkultur; S. 875). Es sind dies die Gesellschaften mit vorherrschendem Arbutus unedo. Diese Assoziation kommt zu schöner Ausbildung in Portugal und den feuchten Teilen Spaniens, dann in hervorragendem Maße auf der Insel Korsika, dort aber schon zeigt sie ihre üppigste Ausbildung nicht im trockenen Flachland, sondern in höherer Lage. Fast alleinherrschend tritt Arbutus unedo auf Korsika waldartig am Col de Teghime bei St. Florent (ca. 200 bis 400 m) auf und bildet mit seinem stark reflektierenden Laub eine glänzende Erscheinung. Auf der Balkanhalbinsel bedeckt eine Formation dieser Gruppe weite Gebiete. Adamovič hat sie einläßlich charakterisiert und der mediterranen Macchie gegenübergestellt unter dem Namen Pseudomacchie, da es eine den Macchien scheinbar ähnliche Formation ist, die aber unter ganz anderen ökologischen Bedingungen lebt. Die Macchie verlangt viel Wärme und lange Vegetationszeit, erträgt die Sommerdürre gut, die Pseudomacchie hingegen begnügt sich mit viel kürzerer Vegetationszeit und geringerer Wärme, erträgt auch schon ziemlich bedeutende Winterkälte, fordert aber mehr Feuchtigkeit. Sie bekleidet die submontane und montane Stufe der Balkanhalbinsel, wo bald die eine, bald eine andere Art bestandbildend auftritt, wobei sich einerseits eigentliche Hartlaub- und andererseits Tropophytenelemente beimischen. Sehr verbreitet ist Juniperus oxycedrus und J. excelsa, ferner Buxus sempervirens durch Albanien, Altserbien, Mazedonien, Nordepirus. In Bulgarien bildet Prunus laurocerasus eine eigene Assoziation, in Thrakien herrscht die Steinlinde Phillyrea media vor. Die Hauptbestandteile der Pseudomacchien sind Buxus sempervirens, Prunus laurocerasus,

Juniperus oxycedrus und J. excelsa, Phillyrea media, dann Ilex aquifolium, Juniperus communis, Pistacia terebinthus und P. mutica, Quercus ilex und Q. macedonica. Von Tropophyten mischen sich Syringa, Prunus spinosa, Crataegus monogyna, Ligustrum vulgare u. a. bei.

In den ozeanischen Gebieten des Kaukasus ist das Lorbeergebüsch selbständig und als Unterholz verbreitet, letzteres bildet hauptsächlich Rhododendron ponticum und im Bergwald massenhaft Prunus laurocerasus. An der Baumgrenze bedecken weite Fluren die Gebüsche von Rhododendron caucasicum.

Hierher gehören natürlich auch die ausgedehnten Rhododendrongebüsche im Himalaya. Ein ganz schwacher Abglanz spiegelt sich in unseren alpinen Zwergstrauchgebüschen wieder. Unsere Alpenrosen gedeihen am besten im ozeanischen subalpinen Klima, wo sie auch besonders den Schutz des Nadelwaldes lieben. Trotzdem verlangen sie dann doch noch Schneeschutz. Als Unterholz und Beimischung gehen die Laurifruticeta auch weit nördlich, sich in Falllaubwälder ziehend. Wunderschön entwickelt finden wir in Killarney in Irland in jenem extrem ozeanischen Landstrich unter den Kronen der laubwechselnden Quercus sessiliflora geschützt ein üppiges glänzendes Unterholz von Ilex aquifolium und Arbutus unedo.

Eine weitere Assoziation, die hierher zu rechnen ist, stellt die Buschweide von Buxus sempervirens dar, die sich dem feuchten Jurarand entlang zieht, von Chodat als Garide beschrieben.

γ) Formationsklasse Durilignosa, Hartlaubgehölze. Unter Durilignosa, Hartlaubgehölzen, verstehen wir Pflanzengesellschaften, in denen Holzpflanzen mit Hartlaub oder mit axillärem Assimilationsgewebe (Spartiumform) dominieren.

Unter Hartlaub (im engeren Sinn) verstehen wir versteiftes, ziemlich kleines, vielfach behaartes, immergrünes Laub. Es meidet das stärkste Licht dadurch, daß es sich nicht senkrecht zum Licht einstellt, oft wie bei Eucalyptus direkt Kantenstellung einnimmt. Aehnlichen Schutz erreichen andere Pflanzen dadurch, daß ihre Blätter kleiner und hinfällig oder gar nicht mehr gebildet werden. Die Zweige übernehmen die Assimilation. Dahin gehören die blattlosen Casuarinen, dann die Sträucher der sogenannten Spartiumform (nach Spartium junceum) Die Spaltöffnungen an den Zweigen sind erst noch meist in Rinnen vertieft und durch Haare geschützt.

Das Hartlaub enthält Sklereiden, harte Zellen, die der Versteifung dienen. Dadurch kann das Blatt die Trockenheit aushalten, da es trotz Mangel an Turgor wegen der Steifheit nicht zusammensinkt.

Diese Gehölze bewohnen die kontinentaleren Gegenden der Subtropen. Die Temperaturschwankung ist viel größer als in den Gebieten der Laurilignosa. Ein heißer trockener Sommer muß überdauert werden, hingegen keine große Kälte. Es ist was Köppen das Olivenklima nennt.

Im Mittelmeergebiet finden wir diese Vegetation sehr ausgedehnt wie auch in Australien.

αα) Formationsgruppe Durisilvae, Hartlaubwälder. Unter Durisilvae, Hartlaubwäldern, verstehen wir die Durilignosa, die vorzugsweise aus Bäumen bestehen.

Im Mittelmeergebiet waren diese Wälder früher verbreitet, der weitaus größte Teil ist aber abgeholzt und es wächst dort nur noch Gebüsch. Die starke Holznutzung von alters her und zugleich die Nutzung als Weide haben den Wald zerstört, den Boden ärmer gemacht, so daß er jetzt nicht einmal mehr einen Wald tragen könnte, besonders da das kontinentale Klima eher waldfeindlich ist. Vereinzelt finden wir kleinere Wälder; auf Kalkboden ist Quercus ilex der hauptsächlichste Baum mit dem typischen immergrünen, kleinen, etwas behaarten, harten Laub.

Korkeichenformation. Hauptsächlich auf Urgestein treffen wir diese Formation sehr zerstreut im Mittelmeergebiet und meist nur noch in kleinen Waldgruppen, außer wo die Korkgewinnung im großen betrieben wird. Einen schönen Korkeichenwald finden wir z. B. in Terni bei Tlemcen im algerischen Tell-Atlas in einer Höhe von 1300 m.

Weitere sind noch zerstreut auf Korsika anzutreffen. Ein großer Wald findet sich im Süden der Insel bei Porto Vecchio. Der Unterwuchs besteht aus Macchienpflanzen. Auch in Spanien ist der Korkeichenwald verbreitet.

Nicht so allgemein bekannt, aber von großer Ausdehnung sind die Hartlaubwälder Australiens, besonders Südwest-Australiens, die uns Diels (1906) so meisterhaft schildert. Das ganze Land der Südwestprovinz und der Eremaea scheint das „mediterrane" Klima in allen möglichen Variationen zu haben, so daß dort die Reichweite des Typus in allen Richtungen studiert werden kann. Etwa ein Drittel der Südwestprovinz von Australien ist von Wäldern bedeckt, in denen Eucalyptusarten herrschen. Die Eucalypten haben sehr ausgeprägten Sklerophyllentypus mit ihrem kantig gestellten Hartlaub. Drei Arten Eucalypten dominieren die Wälder, sie sind klimatisch bedingt, namentlich durch die Niederschlagshöhe. Diesen Wäldern gemeinsam ist, daß sie nahezu reine Bestände einer Art darstellen, daß keine anderen Bäume

außer hier und da ein Eucalyptus calophylla darin vorkommt, daß das Unterholz nur aus jungen Bäumen derselben Art zusammengesetzt ist, daß aber ein reicher mannigfaltiger, strauchiger Unterwuchs vorkommt. Der ausgedehnteste ist der Jarrawald, der Wald der Eucalyptus marginata. Dieser Wald zieht sich in breiten Streifen am Abfall des Tafellandes vom Moore River im Westen bis zur Two People Bay im Süden über nahezu vier Breitengrade. Dieser Wald verlangt über 75 cm Niederschlag. Die lichte Belaubung erlaubt starken Unterwuchs trotz ziemlich dichtem Stand der Bäume. Der Unterwuchs ist wie zu erwarten immergrün und in blütenlosem Zustand oft schwer zu erkennen wegen der Konvergenz des Laubes zum Typus.

An der Südküste vom 115.° bis 118.° Länge, wo die Niederschlagshöhe 100 und mehr Zentimeter beträgt, treffen wir einen anderen Wald, den Karriwald von Eucalyptus diversicolor. Es sind dies mächtige Bäume von 60 bis 70 m Höhe; bis zu 50 m sind sie meist gereinigt und erst darüber breitet sich machtvoll die Krone. Dieser Wald ist noch nicht gut bekannt, Macrozamia (Cycad.), Podocarpus und Pteridium sind häufig.

Ueber bedeutendere Unterschiede in Klima und Boden herrscht der Wandoowald von Eucalyptus redunca, besonders im Westen, so im Darling Range. Der Wandoo zeigt gedrungenen Wuchs, weiße Borke und steht licht. Alles ist xerophytischer, die Sträucher fester, Stauden sind nicht mehr so häufig, jedoch treten mehr Annuelle auf. Acacia liefert wieder wichtige Bestandteile in den Arten A. urophylla und A. nervosa.

Die Wälder der Eremaea, des Binnenlandes von Südwestaustralien, tragen den sklerophyllen Charakter noch viel stärker zur Schau, da das Klima kontinentaler, trockener ist. Beherrscht werden sie wiederum von Eucalypten, deren Stamm sich weiter unten verzweigt als die bisher besprochenen.

Noch ist des westaustralischen Savannenwaldes zu gedenken, der am Saume der Eremaea in die Südwestprovinz übergreifend auftritt in der Regenzone von ca. 50 cm, beherrscht von Eucalyptus loxophleba und Acacia acuminata, deren Blatt nur durch feine Behaarung von Eucalyptuslaub zu unterscheiden ist. Eine ganze Reihe Akazien mischt sich bei, der strauchige Unterwuchs ist jedoch spärlich. Größere Bedeutung erlangen die Annuellen, besonders schön wirken die immortellen Kompositen.

ββ) Formationsgruppe Durifruticeta, Hartlaubgebüsche. Unter Durifruticeta, Hartlaubgebüschen, verstehen wir die Durilignosa, bei denen die Gebüsche dominieren.

Diese Gruppe ist durch die ökologischen Faktoren ungünstiger gestellt als die vorhergehende, so daß nicht mehr Wald, sondern nur noch Gebüsch gedeiht. In Australien ist es meist wohl klimatisch bedingt, im Mittelmeergebiet jedoch meist biotisch und edaphisch; dies, wo der Boden so flachgründig und trocken wird, daß kein Wald mehr gedeihen kann. Das Fällen und Weiden wird in der Mehrzahl der Fälle der Grund sein. In diesem alten Kulturgebiet haben diese Faktoren schon sehr lange gewirkt und ist eine Verschlechterung des Bodens eingetreten, der jetzt edaphisch den Wald nicht mehr gestatten würde.

Diese Gebüsche heißen Macchie und Garigue, das eine ein korsikanisches, das andere ein südfranzösisches Wort. Die Uebernahme dieser Vulgärnamen erzeugte Differenzen in ihrer Auslegung. Flahault wollte als mâquis das Gebüsch auf Urgesteinsboden, als garigue das auf Kalkboden, wo es infolge der Trockenheit auch dürftiger wächst, bezeichnet wissen. Andere legen auf die üppigere oder dürftigere Ausbildung das Hauptgewicht, so bezeichnet Briquet das dichte Gebüsch, das einen gemeinsamen Schatten wirft, als Macchie, ärmlicheres getrennt stehendes, das viele Einzelschatten wirft, als Garigue. Rikli nimmt die praktisch leichter durchzuführende Einteilung, daß Macchie das üppige über mannshohe dichte Gebüsch sein soll, Garigue das kleinere offene. In Oesterreich und dem Balkan wird die ganze Gesellschaft überhaupt Macchie genannt. Mir scheint weniger der Kalkgehalt, als die im allgemeinen größere Trockenheit des Kalkbodens die Oekologie der Gesellschaft zu verändern, die Nährstoff- und Wasserbilanz zu verringern. Die Formation mit geringerer Bilanz kann großenteils auf Kalkboden gedeihen, aber auch auf ausgesogenem oder sehr trockenem Urgesteinsboden. Der Kalkgehalt wird mehr auf die floristische Zusammensetzung einwirken, also verschiedene Assoziationen dieser Formation hervorbringen. Die Höhe der Macchie geht mit der Intensität der Beweidung und der Mächtigkeit des Bodens.

So ausgesprochen der mediterrane Klimatypus ist, so zeigt er doch nach allen Richtungen Uebergänge. Was gegen die ozeanischere Seite hin neigt, sind die Uebergänge zu den Lorbeergebüschen, die schon besprochenen ozeanischen Pseudomacchien, die Arbuteta, ferner die noch folgenden kühler-ozeanischen Ericeten. Im folgenden werden wir auch den Uebergang zu den trockener kontinentalen Steppen berühren.

Außer dem eigentlichen Hartlaub und den stengelgrünen Sträuchern (Spartiumform im weitesten Sinn inklusive Dornstrauch) scheinen auch die stark aromatischen Gewächse diesem Klima sehr wohl angepaßt zu sein. Es ist verständlich, daß die aromatischen Ausscheidungen die Transpiration herabsetzen; daher der starke Anteil von Cisten und duftenden Labiaten.

Das eigentliche Hartlaub wird noch sehr gern vom Vieh gefressen, darum tritt es häufig zurück oder bildet halbkugelige Grotzen. Die aromatischen Cistusarten hingegen werden vom Vieh nicht berührt, sie können sich daher ausbreiten und bedecken oft allein die größten Strecken Landes in Spanien, in Frankreich, auf Korsika, in Algier usw. Zur Blütezeit im April bieten sie einen wunderbaren Anblick. Weiß sind der großblumige weiter nach Norden dringende Cistus salvifolius und der kleinblumige, ungemein verbreitete Cistus monspeliensis, dazwischen tritt das Rosa des Cistus albidus, des Cistus corsicus. Vielerorts herrscht noch die alte Brandkultur: die dichte Macchie wird abgebrannt, die Asche bildet Dünger für die jung aufsprießende Vegetation, die dann wieder zur Weide dient. Dadurch entsteht wieder eine Bevorzugung der Pflanzen, die aus den Wurzeln rasch und leicht wieder austreiben, da ist vor allem Arbutus unedo zu nennen, der diesem Umstand gewiß einen Teil seiner starken Verbreitung verdankt in dem ihm sonst nicht optimal angepaßten kontinentalen Klima.

Es sind eine ganze Anzahl Arten, die zum unbedingten Vorherrschen gelangen können. Wie schon gesagt, Cistus monspeliensis und andere Cisten, Arbutus unedo, Quercus coccifera vor allem an der französischen Küste, von deren provenzalischem Namen Garoulia das Wort Garigue abgeleitet sein soll. Die strauchige Quercus ilex, dann aber auch Juniperus oxycedrus und Juniperus phoenicea, häufig Pistacia lentiscus, Phillyrea variabilis (Oleac.) sind tonangebend.

Stachelige Leguminosen und Kletterer wie Tamus communis und Lonicera implexa vervollständigen das Bild. Für Bodenwuchs bietet die typische Macchie wenig Raum. Die offene Garigue hingegen enthält schon viele Geophyten und Annuelle, duftende Labiaten u. a.

Wird der Boden noch ärmer oder das Klima noch ungünstiger, so wird das Gebüsch noch niederer, eigentliche Sträucher werden seltener, die Vegetation wird offener, wir haben die Formation der sogenannten „Felsenheide“.

Geophyten und filzige Pflanzen bilden einen hervorragenden Anteil. Der Boden kann dicht besetzt sein oder es tritt die Erde, oft übersät mit Steinen, mehr und mehr hervor. Eine sehr bemerkenswerte Assoziation dieser Formation sind Asphodillfluren. Auf Korsika nimmt Asphodelus microcarpus große Strecken Landes ein (auch auf anderen Standorten, die nicht hierher gehören), in Spanien wird er öfter durch den kleineren Asphodelus fistulosus gemischt mit dem großen Asphodelus albus vertreten.

Andere Strecken sind reich an filzigen Pflanzen, den Helichrysen, Phlomis, verschiedenen Lavandulae, Rosmarinus officinalis, Plantago, Matthiola tricuspidata usw. Dies sind die Tomillares (spanischer Ausdruck von Tomillo, Thymus), bestehend aus Halbsträuchern, besonders Labiaten, mit Stauden, Meophyten und Gräsern. Sie sind im ganzen Mediterrangebiet weit verbreitet. Besonders in Spanien nehmen sie in den Tiefländern und im zentralen Tafelland ungeheure Strecken ein; Willkomm unterscheidet die Lavendeltomillares, die Thymustomillares und die Rosmarintomillares. In Spanien, auf Korsika und auch anderwärts gedeihen die Helichrysen-Felsenheiden mit sehr großer Artenzahl. In den mösischen Ländern und Griechenland im mediterranen Gebiet herrschen auf Kalk die Tomillares des Salvietum officinalis bis 800 m an sonnenreichen, frei exponierten, steilen südlichen Lagen. In den ostrumelischen Tomillares herrschen Salvia ringens, Artemisia austriaca, Achillea clypeolata, Salvia grandiflora neben Thymus- und Satureiaarten u. a. m.

Die trockensten, sandig steinigen Hügel der mediterranen Gegenden der Balkanhalbinsel nimmt eine extremere zwar nahe verwandte Gesellschaft ein, die Phrygana. In Thrakien und Südaltserbien ist sie die herrschende Pflanzengesellschaft, wo Poterium spinosum und Astragalus thracicus dominieren. Die Labiaten treten zurück, der Rutentypus und der dornige Strauchtypus herrschen vor, es sind also die früher besprochenen mit dem Hartlaub nahe verwandten Spartiumformen im weiteren Sinn.

Wo der Wind stark fegt, kann eine Kugelbusch-Felsenheide entstehen, die ohne die Ungunst des Windes nach dem Boden zu schließen, zur Macchie auswachsen könnte. Es sind die extremen Windformen von Pistacia lentiscus, Phillyrea variabilis, Oleaster.

Wieder ein ganz anderes Aussehen zeigt die Form des Passerina hirsuta-Bestandes. Die ökologischen Ursachen dieser verschiedenen Gesellschaften zu untersuchen, bietet noch ein weites Arbeitsfeld.

Im Gegensatz zu den mediterranen Hartlaubgebüschen sei noch auf die weit ausgedehnten australischen eingegangen. Es ist der berühmte Scrub, der ungeheure Strecken Landes bedeckt. Unregelmäßigkeit der Niederschläge zeichnet diese Gebiete vor allem aus; das eine Jahr ziemlich regenreich, das nächste ganz regenlos, muß die Vegetation einen harten Kampf aushalten. Auf kiesigem, steinigem Boden dehnen sich in einförmigem Graugrün die durchschnittlich ein Meter hohen Büsche in unendliche Fernen. Zur Blütezeit erst sieht man die Einförmigkeit der konvergenten Formen aufgelöst in ein artenreiches, blumenreiches Gewirr. In den langen Artenlisten stechen besonders die formenreichen Proteaceen, sowie die Podalyrieae der Leguminosen, die Sterculiaceen und Myrtaceen hervor. Das Sinken des Niederschlags gebietet oft nur den Bäumen Halt, der Unterwuchs gedeiht weiter als selbständiger Scrub.

Der Mallee-Scrub am Südsaum des Tafellandes besteht hauptsächlich aus verschiedenen strauchförmigen Arten von Eucalyptus und Casuarina. Dazwischen findet sich Melaleuca (Myrt.), Exocarpus (Santal.). Einzelne xeromorphe Gräser wie Stipa, Neurachne, Anthistiria mischen sich bei. Es herrscht das rigide Laub in allen Formen.

In den feuchteren Küstengegenden Südwest-

australiens endet der Mallee-Scrub und macht dem sublitoralen Sklerophyllgebüsch Platz, in welchem nicht mehr die Eucalypten herrschen, sondern mannigfaltige Elemente in großer Zahl. Diese Ausbildung trifft man auch in Ostaustralien bei Sidney, im Süden bei Melbourne.

Auf den flachen Rücken des schwach welligen Tafellandes treffen wir die „Sandheiden" bei einer Niederschlagsmenge von 50 cm abwärts. Starke Insolation und reichlicher Taufall treten auf. An Arten ist diese Pflanzengesellschaft sehr reich.

Mehr im Norden des Erdteils deckt Mulga-Scrub den Boden. Die Eucalypten sind zurückgetreten. Vorherrschend sind die Akazien mit ihren starren, schmal-oblongen, graugrünen Phyllodien. Dem seltenen Regen folgt eine Krautflora, die oft jahrelang ausbleiben kann.

In Queensland herrscht noch eine andere Art Scrub, der Brigalow-Scrub von Acacia harpophylla, anderen Akazien und Casuarina.

Von ähnlichen Gesellschaften sei nur noch der Chaparral in Kalifornien erwähnt. Der Name wird leider auch verschieden gebraucht, bald nach Purpus für einen Hartlaubwald immergrüner Eichen und ein Gebüsch dieser Eichen mit Adenostoma fasciculatum (Rosca.), einem geselligen immergrünen, erikenartigen Strauch, bald für den ebenfalls dickichtbildenden Ceanothus cuneatus; Warming spricht von Chaparralsteppe.

In Mittelchile herrschen zwischen 1000 und 2000 m schwer durchdringliche Hartlaubgebüsche von Quillaja saponaria, begleitet von Kageneckia oblonga und Litsaea caustica u. a.

δ) Formationsklasse Ericilignosa, Heidengehölze. Unter Ericilignosa, Heidengehölzen, fassen wir die Gehölze zusammen, deren dominierende Arten erikoide Blätter besitzen. Erikoide Blätter sind solche, die nach unten so zusammengerollt sind, daß sich die Blattränder rinnenförmig nähern oder nur noch durch eine schmale Spalte getrennt bleiben, die zudem oft durch Haare bedeckt ist, wodurch das Blatt bei seiner langgestreckten Form von außen als Nadel erscheint.

Die bei den anderen Gehölzen durchgeführte Trennung in Wälder und Gebüsche ist hier nicht durchführbar, da eigentlich erikoide Wälder nicht vorzukommen scheinen. Eine Anzahl Arten wie z. B. Erica arborea kommt bald baumförmig, bald buschförmig vor; wo sie jedoch dominierend wird, ist es meist als Busch. Es fallen also die Ericisilvae weg.

aa) Formationsgruppe Ericifruticeta, Heiden. Unter Ericifruticeta, Heiden, verstehen wir die Ericilignosa, die vorzugsweise aus Sträuchern zusammengesetzt sind.

Der Begriff Heide bedeutete bei den alten Germanen das unbebaute Land im Gegensatz zum Kulturland, es können Baumgruppen, Gebüsche, Wiesland, Sümpfe gewesen sein. Später verstand man darunter das allgemeine Land, wo jeder Bewohner weiden und schneiden durfte. Um den Begriff in der Synökologie brauchen zu können, muß er auf eine bestimmte Pflanzengesellschaft präzisiert werden und zwar auf die Ericaceenheide der ozeanischen Gebiete, wo der Begriff schon am klarsten gefaßt und beschrieben vorliegt.

Die Oekologie des erikoiden Blattes ist unbekannt, aber die Verbreitung erikoider Bestände zeigt deutlich gemeinsame Züge. Diese Pflanzengesellschaften brauchen große Luftfeuchtigkeit; es brauchen nicht große Niederschlagshöhen zu sein. Sie meiden daher trockene kontinentale Gebiete.

Die Heiden gehen der ozeanischen Westküste von Afrika und Europa entlang bis zur Baumgrenze. In der gemäßigten Zone bekleiden sie die Ebene, in den wärmeren Zonen finden sie sich im Gebirge in den Stufen, die ein gemäßigtes Klima besitzen.

Die Heide ist also einerseits klimatisch bedingt, andererseits wird sie durch edaphische und biotische Faktoren befördert. Auf gutem Boden kann sie nicht konkurrieren mit anderen anspruchsvolleren Pflanzengesellschaften, hingegen nimmt sie vorlieb mit Böden, die wenig Nahrung bieten und breitet sich dort ungestört aus. Durch die Zerstörung der Wälder, durch starke Nutzung der Pflanzendecke durch Weiden usw. sind große Gebiete nährstoffarm geworden und bieten nur noch der Heide ein Fortkommen. Sandboden und Rohhumusboden genügen der Heide, während andere Gesellschaften auf den Rohhumusböden, die aus ungesättigten Kolloiden, den sogenannten „Humussäuren" bestehen, nicht gedeihen können.

Durch Gräbner sind wir am besten bekannt mit der Heide Norddeutschlands. Die verbreitetste Assoziation der Nordwesteuropäischen Heideformation ist das Callunetum. Calluna vulgaris, das gemeine Heidekraut, dominiert auf weiten Strecken von Nordwest-Deutschland, von Holland, von Großbritannien usw. Das ganze schottische Hochland ist davon bedeckt. Von den begleitenden Arten können einige zum Vorherrschen kommen und eigene Subtypen bilden; so Anemone pulsatilla auf trockenen Hügeln, ebenso Genista pilosa; an feuchteren Orten, also in den westlichen Gebieten Genista angelia. Auf gefestigten Dünen kann als innerer Gürtel eine Callunaheide auftreten, der viel Solidago virga-aurea und Crepis tectorum beigemischt ist.

In klimatisch und edaphisch feuchteren Standorten gedeiht Calluna nicht mehr so gut, wir haben dann das Ericetum tetralicis, das offenbar noch luftärmeren Boden verträgt und durch zeitweises Austrocknen vor dem Ueberwuchern des immer Feuchtigkeit benötigenden Sphagnum geschützt ist.

In Großbritannien sind die Ericaceen

mannigfaltiger. Besonders Erica cinerea ist den Heiden immer stark beigemischt und kann dominierend werden. Einige südlichere Typen sind auch hier zu erwähnen. Da ist vor allem die Cornwallheide mit vorherrschender Erica vagans, der die übrigen beigemischt sind. Auf ganz kleinem Fleck kommt die portugiesische Art Erica ciliaris zum Herrschen. In Westirland gesellt sich die großglockige Boretta cantabrica (= Dabeocia polifolia) bei.

An dieser Stelle muß auch der alpinen Zwergstrauchheide gedacht werden. Dem erikoiden mischt sich der Lorbeertypus in seinen letzten kleinsten Repräsentanten bei, so daß mehrere Assoziationen ebensogut zu den Laurifruticeta gezählt werden können. Diese Heide findet sich in der subalpinen Stufe, die Hauptverbreitung geht bis zur Krüppelgrenze. Die subalpine Stufe hat ozeanischen Klimaanstrich, und um noch etwas mehr Gleichmäßigkeit zu haben, ziehen sich die Gesellschaften als Unterholz in den Nadelwald. Das Callunetum z. B. im Berninagebiet besiedelt die tieferen lichteren Lagen, den Schatten des Waldes liebt mehr das Vaccinietum myrtilli, dort kann auch bei ganz ähnlicher Oekologie ein Gras, Calamagrostis villosa, zum Dominieren kommen. Gegen die Baum- und Krüppelgrenze treten lichtliebendere Typen auf, das Arctostaphyletum uvae ursi und besonders ausgedehnt das Loiseleurietum procumbentis.

In den „Landes" in Südwest-Frankreich treffen wir ausgedehnte Heidegebiete, wo neben den für Großbritannien genannten noch einige Ericaarten mehr vorkommen. Am artenreichsten treffen wir die Heide in Portugal. Je südlicher man geht, um so mehr zieht sich der Heidegürtel in die kühleren Berge. Im Mittelmeergebiet mischen sich Heidenelemente wie Erica mediterranea den ozeanischeren Insularmacchien bei und können in diesem Mischtypus vorherrschend werden.

Auf Teneriffa treffen wir den „Monte verde", die kanarische Heide je nach der Lage von 500 bis 1400 m in mannshohen Büschen, gekühlt und befeuchtet durch den Wolkengürtel (beim Eintritt in die Passatwolke beim Abstieg vom Pik von Teneriffa sank mein Thermometer von 16° auf 6° C am 8. April 1908; die Lichtintensität sank von 900 auf 83 Bunseneinheiten). Fast überall herrscht Erica arborea vor in bis 5 m hohen Büschen, ganz lokal auch auf dem Anagagrat Erica scoparia.

Von wunderbarer Formenfülle sind die Kapheiden, die in der Hügelstufe des Kaplandes die feuchteren Gegenden einnehmen, während die Macchien die trockeneren bedecken. Es sollen etwa 400 Arten beteiligt sein. Weniger häufige Niederschläge als ziemlich feuchte Luft erlauben diesen Typus. Stark vorherrschend ist Blaeria ericoides Daneben kommen Ericaarten vor. Ebenfalls erikoides Blatt zeigen Thymelaeazeen, Rutaceen, Rhamnaceen, Penaeaceen usw.

Aus der neuen Welt erwähnt Reiche in Chile spärlich entwickelte Heiden: Empetrum rubrum-Heiden im Küstenlande der Provinz Arauco, im südlichen Patagonien usw.; Ericaceenheiden derselben Gebiete aus Pernettya oder Gaultheria, auf sandigem Boden des Südens.

ε) Formationsklasse Deciduilignosa, Fallaubgehölze. Unter Deciduilignosa, Fallaubgehölzen, fassen wir alle Gehölze zusammen, deren dominierende Holzpflanzen Tropophyten sind, d. h. Bäume und Sträucher, die ihr Laub regelmäßig in einer ungünstigen Jahreszeit fallen lassen und die in der Regel Knospenschutz besitzen.

Diese Gehölze sind sehr charakteristisch für einen großen Teil der gemäßigten Zone und für Gegenden des Tropengürtels, wo zeitweise Trockenheit den Laubfall hervorruft (Monsungebiete). Es ist der Wassermangel, der diese Schutzmaßregel hervorruft, einerseits direkt durch die Trockenheit, andererseits durch die Kälte, eine physiologische Trockenheit, bei der ebenfalls das Wasser für die Pflanze unzugänglich wird.

Diese Gehölze schließen an die Duri- und Laurilignosa an mit vielen Uebergängen, die sich durch allmähliche Durchdringung bei allmählichem Klimaübergang kundtun. Besonders finden die Laurifruticeta im Schutz von Falllaub-Hochstämmen ihnen zusagende Bedingungen noch weit nördlich, so besonders in Irland, vor allem Ilex aquifolium, im Gebirge Buxus sempervirens. Sie können auch noch durch die Sommerwälder hindurch bis hinauf in die Nadelwälder gehen, wie z. B. die Alpenrosen, die unter Schneeschutz in den Alpen ausgedehnte Bestände im Fichtenwald bilden.

αα) Formationsgruppe Aestatisilvae, Sommerwälder. Unter Aestatisilvae, Sommerwäldern, verstehen wir die Deciduilignosa, deren vorherrschende Holzpflanzen Bäume sind, welche in einer kalten Jahreszeit ihr Laub abwerfen.

Es ist dies der Wald der gemäßigten Zone, besonders des mittleren und mäßig ozeanischen Klimas; gegen das kontinentale zu gehen sie in die Nadelwälder über. Neben der guten Jahreszeit mit starkem Wachstum geht der Winter mit ganz schwachem Wachstum, zu welcher Zeit sich die Assimilate in den Stamm zurückziehen. Da das Laub nur in der günstigen Zeit vorhanden ist, nimmt es zarten Bau an und ist meist frischgrün. Die Verzweigung ist reich und von zierlichen Formen wie in keinem anderen Wald. Zweige

achten Grades zeigt die Buche, während die Tropenbäume den fünften Grad selten überschreiten. Dagegen ist die Artenzahl viel geringer als im Regenwald. Es dominieren meist nur eine kleine Zahl Arten oder gar nur eine, wie zumeist in Mitteleuropa. Die Lichtverhältnisse sind ganz andere als in immergrünen Wäldern; statt der Gleichmäßigkeit der tropischen Gegenden und der einfachen Sommerlichtkurve immergrüner Wälder anderer Gegenden, begegnen wir einer mehrgipfeligen Kurve: Das Licht im Wald erreicht im Frühjahr ein Maximum vor der Belaubung, diese drückt es im Sommer herab, beim Laubfall entsteht noch ein sekundäres Maximum. Da die meisten Pflanzen mehr Licht zur Bildung der Blüten als der Blätter benötigen, herrschen im Sommerwald die frühen Blüher, die im Sommer nur noch Blätter tragen oder ganz verschwinden wie z. B. unsere Anemone nemorosa. Epiphyten bestehen nur noch aus Moosen und Flechten.

Für Europa ist eine der wichtigsten die **Buchenwaldformation**. Und zwar ist die Buche, Fagus silvatica, der typische Baum des mittleren Klimas. Ihre Ostgrenze zieht sich von Ostpreußen zum schwarzen Meer, das kontinentale Rußland vermeidend. Im Westen vermag sie im stark ozeanischen Großbritannien nur auf dem südwestlichen Kreidegebiet Wälder zu bilden, einerseits weil das Klima dort schon weniger feucht ist, andererseits der trockene Kreideboden der klimatischen Feuchtigkeit entgegenwirkt. Im Norden bekleidet der Buchenwald die Ebene, gegen Süden steigt er allmählich ins Gebirge. Seine obere Grenze bildet in ozeanischen Gebieten zugleich die Baumgrenze, daneben bildet sich noch eine Grenze gegen unten aus. Im Sottoceneri des Tessin z. B. geht der Buchenwaldgürtel von 800 m bis zur Baumgrenze bei 1400 m, auf Korsika von 1200 bis 1800 m. Im westlichen Kaukasus an den immerfeuchten Südhängen ist der Buchenwald stark verbreitet. Seine Hauptstufe liegt zwischen 700 und 1500 m; jedoch geht er auch höher und bildet die Baumgrenze; andererseits mischen sich die Buchen dem tiefergelegenen Laubmischwald bei bis zum Meeresniveau.

Die Buche gibt und erträgt viel Schatten, ihre Blätter gedeihen noch bei einem Minimallichtgenuß von $^1/_{60}$—$^1/_{80}$ (nach Wiesner). Der Grund des Frühblühens des Buchenunterwuchses sei an Anemone hepatica gezeigt (in der Umgegend von Wien nach Wiesner). Die Blütenentwickelung braucht viel Licht, im Mittel Lichtgenuß: $L = {}^1/_2 - {}^1/_3$ (Intensität = I_{max} = 500—333, I_{med} = 242—166). Die nachfolgende Blattentwickelung geht vor sich bei $L = {}^1/_3 - {}^1/_8$ (I_{max} = 330—123; I_{med} = 170—62). Ausgewachsene Blätter gedeihen noch bei $L = {}^1/_{15}$, verkümmern bei $L = {}^1/_{27}$, darunter verschwinden sie; bekanntlich findet man sie im schattigen Sommer nicht mehr. In anderen Gegenden werden die Zahlen etwas wechseln, da ja Faktoren ersetzbar sind, also bei mehr Wärme weniger Licht und umgekehrt benötigt wird.

Vielerorts finden wir im dichten schattigen Buchenwald überhaupt keinen phanerogamen Unterwuchs, höchstens Saprophyten stecken im feuchten Laub auf dem Boden. Man könnte diese Assoziation Fagetum silvaticae purum benennen. Anderorts kommt ein ziemlich mannigfaltiger Unterwuchs vor, in dem je nach den lokalen ökologischen Nuancen verschiedene Pflanzen diesen Unterwuchs dominieren können. In der Schweiz z. B. zeigen feuchte Teile einen dichten Wuchs von Allium ursinum (Fagetum silvaticae ursino-alliosum); kalkreicher, windgeschützter Boden ist von lockeren niederen Rasen von Carex alba bedeckt; auf kalkarmem, mäßig feuchtem Boden dominiert Bromus ramosus. In England dominiert Mercurialis perennis oft den Untergrund (Fagetum silvaticae perennimercurialosum). In einigen Gegenden kommt auch heidiger Unterwuchs vor mit Deschampsia flexuosa, Trientalis europaea usw. Was als Assoziationen und was als bloße edaphische oder geographische Assoziationsvarietäten zu betrachten ist, werden floristisch-statistische Aufnahmen zu erweisen haben. Häufige Pflanzen im Buchenwald sind Anemone nemorosa, A. hepatica, A. ranunculoides, Asperula odorata, Mercurialis perennis, Oxalis acetosella, Sanicula europaea, Stellaria nemorum usw. Von Bäumen ist Ilex aquifolium, Taxus baccata, Abies alba zu nennen. Auf eine Assoziation des feucht-ozeanischen Voralpenlandes am Rande schweizerischer Buchenwaldverbreitung muß noch aufmerksam gemacht werden, das Fagetum silvaticae acerosum. Hier mischen sich dem Buchenwald bei vor allem Acer pseudoplatanus, der lokal dominieren kann, dann Acer campestre, A. platanoides, Tilia platyphyllos.

Eichenwald (von Quercus robur und Q. sessiliflora). Weiter nach Westen und Osten als die Buche gehen diese Eichen als Waldbildner. Ihr Schatten ist nicht so dicht wie der der Buche, daher ist der Unterwuchs viel reicher. Die Wälder waren früher viel mehr verbreitet als jetzt, weil sie der Mensch als Fruchtwald zur Schweinemast benutzte und dafür die Eiche begünstigte, sowohl im germanischen Altertum wie auch noch im Mittelalter (Brockmann-Jerosch). Der Niederwaldbetrieb fördert den Eichenwald, da die Eichen auch buschförmig fruchten im Gegensatz zur Buche.

Die Verschiedenheit der Ansprüche zwischen Quercus robur und Quercus sessiliflora liegen noch nicht ganz klar; im ganzen scheint Quercus sessiliflora die anspruchslosere zu sein, indem sie sich einerseits mit flachgründigem Boden begnügt, wie z. B. auf den paläozoischen Gesteinen Irlands, andererseits trockeneres Klima verträgt, wie an den heißen Kalkfelsen des Jurahangs gegen das schweizerische Mittelland, in dem kontinentalen Churer Rheintal und bei Disentis. Eine sehr bemerkenswerte Assoziation

ist das Quercetum sessiliflorae aquifoliosum in Irland. Auf flachgründigem paläozoischem Sandstein steht ein Eichenwald, dessen Unterholz infolge des äußerst milden Klimas dem Lorbeergebüsch sehr ähnlich ist. Wir finden Ilex aquifolium dominierend, ferner Arbutus unedo, am Boden die zarten Hymenophyllum tunbrigense und Hymenophyllum peltatum (Rübel).

Im feuchten England gibt es noch ausgedehnte Eschenwälder (Fraxinus excelsior). In höheren Lagen finden wir in ganz Westeuropa Birkenwälder (Betula pubescens).

Am stärksten entwickelt sind die Falllaubwälder in Nordamerika. Sie bedecken dort ein ungeheures Gebiet von der Ostküste in großer Breite zu den Prärien und treten nordwestlich der Prärien noch einmal auf. Bekannt durch die reizvollen Herbstfärbungen sind die nordamerikanisch-kanadischen Ahornwälder, in denen viele Arten von Acer, Liquidambar, Quercus, Crataegus, Juglans, Carya usw. vorkommen. In Michigan wächst nach Livingston (The distribution of the upland plant societies of Kent county, Mich. Bot. Gazette, Bd. 35) auf dem besten Boden ein Buchen-Ahorn-Mischwald, dann folgt Ahorn-Ulmen-, weiter Eichen-Caryawald, in den schlechtesten Lagen Eichen-Hasel- und Eichen-Föhrenwald.

In ozeanischen Gegenden gehen die Laubwälder bis zur Baumgrenze, so die schon genannten Eichenwälder in Nordeuropa, die Buchenwälder an der alpinen Baumgrenze des insubrischen Tessin und des Kaukasus, die antarktischen laubwechselnden Buchenwälder Patagoniens von Nothofagus antarctica, N. obliqua, N. procera, N. Montagnii, N. pumilio. An Arten äußerst reich entwickelt ist der Falllaubwald Nordjapans, in dem außer Eichen, Buchen und Ahornen noch viele andere Bäume sich entwickeln, Betula, Tilia, Fraxinus, Pterocarya, Zelkova, Juglans usw.

Gehen wir über zu den feuchteren Wäldern. Die ausgleichende Wirkung des Wassers zeigt sich darin, daß wir in ganz Europa dieselben Arten finden im Auenwald. Quercus, Populus, Salix und Alnus kennzeichnen diese Wälder, die an Flüssen und Bächen das fließende Wasser benutzen. Besonders ausgedehnt sind die Donauauen. Die schweizerischen Auen heißen Schachen, sie sind an der Aare schön entwickelt. Weiden und Pappeln begleiten die Wasserrinnen bis in die ungarischen Steppen wie auch im Süden ins Mediterrangebiet und die algerischen Steppen. Im Gebirge sind es immer noch Erlen und Weiden, jedoch buschförmig. Steigt der Grundwasserstand noch höher, so gelangen wir zum Sumpfwald oder Bruchwald. Er ist meist nur 5 bis 6 m hoch. Sumpfpflanzen wachsen zwischen den Bäumen. Dem geringen Sauerstoffgehalt des Bodens ist von den Bäumen am besten Alnus rotundifolia gewachsen, dies ist daher in ganz Europa der dominierende Baum. Der Boden ist fruchtbar, wird daher durch Entwässerung häufig für die Kultur gewonnen. Daher sind die Bruchwälder nicht mehr so verbreitet wie ehedem; in der Schweiz bestehen keine mehr; bekannt sind die ausgedehnten Brücher des Spreewaldes. In Südost-England in den Norfolk broads befinden sich prachtvolle Bruchwälder, englisch „Carr" genannt, die sich in zwei sukzessionale Assoziationen scheiden lassen, das Sumpfcarr, das unter der Alnus rotundifolia Verlander (vgl. S. 889 ff.) trägt wie Carex paniculata, C. acutiformis und Dryopteris thelypteris. Der Boden ist noch größtenteils schwimmend. Die andere Assoziation, das Fencarr, von etwas festerem Bau enthält neben der dominierenden Alnus rotundifolia noch Rhamnus cathartica und R. frangula, Viburnum opulus, Ligustrum usw. Das „Schlußcarr", aus den beiden vorhergehenden entstehend, gleicht dem letzteren, zeigt aber einen reicheren Wuchs; besonders auffallend in dem Dickicht ist die Masse Lianen, hauptsächlich Humulus lupulus, Solanum dulcamara und Rubi (Marietta Pallis in Tansley 1911).

Hierher dürfte der große „Dismal swamp" in Virginia und Nordkarolina eingereiht werden, ein schattiger Sumpfsommerwald, in welchem Schwarzgummi = Nyssa biflora (Cornac.) und Taxodium distichum vorherrschen. Häufige Bäume darin sind Acer rubrum, Nyssa uniflora, Fraxinus platycarpa, Quercus phellos. Im Unterwuchs begleitet Saururus cernuus die Flußufer.

$\beta\beta$) Formationsgruppe Aestatifruticeta Sommergebüsche. Unter Aestatifruticeta, Sommergebüschen, verstehen wir die Deciduilignosa, deren vorherrschende Holzpflanzen Sträucher sind, die ihr Laub in der kalten Jahreszeit abwerfen.

Die meisten dieser Gebüsche sind biotisch bedingt, viele edaphisch. Wo das Klima geschlossene Falllaubvegetation zuläßt, genügt es in der Regel auch für Baumwuchs, daher sind Sommergebüsche nirgends rein klimatisch, kommen jedoch in der waldlosen Arktis an edaphisch begünstigten Stellen halbklimatisch vor. Es ist dies die Weidengebüschformation. An Grönlands Westküste findet man bis weit in den Norden in geschützten Tälern, an warmen Stellen, wo gute Dammerde liegt und Bäche für reichliche Bewässerung sorgen, üppiges Salicetum glaucae, das außer dieser Art an Büschen nur noch eingestreute Betula nana und im südlichen Teil Alnus viridis enthält.

Ein ziemlich reicher Unterwuchs von der prächtigen Angelica archangelica, ferner Alchemilla alpina, Sibbaldia procumbens, Cerastium alpinum, verschiedenen Saxifragen usw. gedeiht darunter. Einige Waldpflanzen wie Pyrola gedeihen noch in diesem Miniaturwald. In den norwegischen Bergen sowie in Sibirien, Lappland usw. ist das Weidengebüsch viel reicher entwickelt. Es ist ein Salicetum mixtum von Salix lapponum, S. lanata, S. arbuscula, S. glauca, S. phylicifolia, S. nigricans mit reichem Unterwuchs. Ganz ähnliche Assoziationen treffen wir in den Alpen. Zwerggebüsche von Salix hastata, S. glauca, S. arbuscula, S. helvetica, S. myrsinites, S. caesia begleiten die Bäche in der unteren alpinen Stufe und niedersteigend in die subalpine. Assoziationen höherer Weidengebüsche finden sich im ganzen gemäßigten Europa auf Alluvionen und den Bächen entlang bis weit ins subtropische Mediterrangebiet hinein. Hier zeigt sich wieder, wie das Wasser ausgleichend wirkt, indem der feuchte Standort dieser Formation ermöglicht, durch verschiedene Klimazonen vorzukommen. Auch Asien und Nordamerika weisen Weidengebüsche auf.

Weit herum in der subalpinen Stufe und subarktischen Region kommt auch die Grünerlenformation (Alnion viridis) vor, je nach der floristischen Zusammensetzung in den verschiedenen Ländern verschiedene Assoziationen bildend. Häufig wurde ein Alnus viridis-Gürtel mit Legföhren als über der Baumgrenze vorkommend bezeichnet. Wo aber die Baumgrenze natürlich ist, hat es sich nicht bestätigt; Bäume gehen ebenso hoch wie Alnus viridis. Diese Formation ist auch sehr feuchtigkeitsliebend und folgt ebenfalls den Bächen; sie liebt Urgestein.

Die biotisch bedingten Sommergebüsche gehören zu den Buschweiden, wie viele der Durifruticeta. Besonders hervorzuheben ist die Corylusformation (Corylion avellanae). Durch das Fällen der Bäume und die Beschädigung durch weidende Tiere wird der Laubwald zurückgehalten, die Gebüsche kommen zum Dominieren, am häufigsten Corylus avellana, besonders in der Schweiz, wo sie Brockmann fürs Puschlav beschreibt, ferner erwähnt sie Geiger im Bergell, Bettelini im Tessin, Rob. Keller im Val Blenio. In Bosnien und der Herzegovina gehören nach Beck 49 resp. 79% des „Waldlandes“ zu dieser „bebuschten Viehweide“, in der neben Corylus auch Ligustrum vulgare, Pirus communis, Crataegus monogyna, Juniperus communis, Acer campestre, Acer tataricum, Prunus spinosa, Viburnum lantana, bestandbildend auftreten können. Auch in den mösischen Ländern wird die submontane und montane Stufe großenteils von dieser Formation beherrscht, wo wiederum Corylus meist bestimmend ist, daneben Carpinus betulus, Acer campestre und buschige Fagus silvatica (auch im Kaukasus) Nebentypen bilden. Anschließend an diese Formation, die ein etwas ozeanisches, gemäßigtes Klima liebt, ist die von Adamovič benannte Šibljakformation zu behandeln. Während das Corylion die submontane und montane Stufe Mitteleuropas wählt, sind diese Stufen in dem Teil des Mediterrangebietes, in dem auch sie einen kontinentalen Anstrich haben, von der Šibljakformation eingenommen, welche also die laurifolen Pseudomacchien der ozeanischeren Mediterrangebirge vertritt und als höhere Stufe an die kontinentale Macchie anschließt.

Am besten studiert ist diese Formation von Adamovič in den mösischen Ländern, wo er 15 Typen unterscheidet nach den vorherrschenden Pflanzen, die oft fast zu Reinbeständen sich auswachsen können: das trockene kalkholde Paliuretum australis, das weitverbreitete Kalk und Serpentin bewachsende Cotinetum coggygriae, das litoral-mediterrane Rhoetum coriariae (Rhus, gen. rhois), das endemisch bulgarisch-ostserbische, Kalk und Sonne liebende Syringetum vulgaris, das kalkstete, meist reine Bestände bildende Cytisetum (Petteria) ramentacei, das südliche Cercidetum siliquastri, das indifferente begleitliebende Prunetum chamaecerasi, das prächtige, kalkstete, warme Amygdaletum nanae, das reine Forsythietum europaeae, das westbalkanische Zizyphetum lotoidis und loti, das griechische Punicetum granati, das weitverbreitete Viburnetum lantanae, das im Osten bestandbildende Berberidetum vulgaris, das weitverbreitete und weit nach Westen (Oesterreich, Deutschland) dringende, den Uebergang zu den mitteleuropäischen Buschwäldern bildende Quercetum pubescentis, sowie einen Mischtypus. In den Kaukasusländern ist von diesen Typen besonders das Paliuretum noch weit verbreitet, es bildet einen breiten Gürtel als äußerster Gehölzwuchs gegen die Steppe. Als äußersten Vorposten der Formation in der Steppe an edaphisch durch Feuchtigkeit begünstigten Stellen möchte ich das Gebüsch von Spiraea hypericifolia in den Jergenischluchten in der Nähe von Sarepta bezeichnen.

γγ) Formationsgruppe Hiemisilvae, Monsunwälder. Unter Hiemisilvae, Monsunwäldern, verstehen wir die Deciduilignosa, deren vorherrschende Holzpflanzen Bäume sind, die ihr Laub im trockenen Sommer regelmäßig abwerfen, dagegen in der Regenzeit belaubt sind.

Wie beim Vorhergehenden ist auch hier in der ungünstigen Jahreszeit Wassermangel, nur nicht infolge Kälte, sondern infolge Trockenheit in der heißen Zeit. Wo im Tropengürtel eine Jahresperiodizität sich fühlbar macht, geht der Regenwald in den laubwechselnden Monsunwald über. Die Gebiete dieser Gruppe sind weiter ausgedehnt als die des Regenwaldes. Die Wälder treten teils noch in großer Mischung auf, teils herrscht eine Art vor, die Verzweigung ist

stärker als bei den Regenbäumen, die Blätter meist kleiner, Plankengerüste und Cauliflorie usw. fehlen. Das Licht hat Zutritt, es herrscht im Wald nicht das Halbdunkel der Regenwälder. Im ganzen sind diese Wälder noch sehr schlecht ökologisch erforscht, auch die Grenzen gegen andere Gruppen noch nicht überall bekannt. Am besten bekannt sind die asiatischen Monsunwälder in Hinterindien und Ostjava. Auf leicht trocknendem, schwer durchlässigem Boden herrscht in Ostjava der Djatiwald, dominiert vom wertvollen, großblättrigen Djatibaum oder Tiekbaum, Tectona grandis.

Begleitet ist dieser Baum von der schirmförmigen Acacia leucophloea, der birkenrindigen Albizzia procera. Während diese kahl sind, bleiben Butea frondosa, Schleichera trijuga (Sapindac.) und Albizzia stipulata immergrün. Lianen und reicher Unterwuchs von Leguminosen schmückt zur Regenzeit mit großer Blütenpracht die Gegend, besonders zu Anfang der Monsunregen im November. Viele Annuelle gehen dann auf. Ist der Boden trockener so treten hohe Gräser, den Unterwuchs dominierend, auf wie Alang-Alang = Imperata arundinacea und Saccharum spontaneum. Dadurch gelangt man hinüber zu den Savannenwäldern, Wäldern mit grasigem Unterwuchs, deren es auch viele laubwechselnde gibt neben den oben besprochenen immergrünen hartlaubigen. In Ostafrika gibt es auch Winterwälder, deren physiognomische Aehnlichkeit mit den asiatischen Engler betont.

Im Innern von Südamerika liegen die tropophilen, von Warming geschilderten Monsunwälder auf felsigen Kalkhügeln der Minas geraes. Der Laubwechsel geht da so rasch, daß die Bäume nie ganz kahl werden.

Ausgedehnte Gebiete Nordbrasiliens zwischen den Regenwäldern und den südlichen Savannenwäldern nehmen die Catingas ein, lichte Wälder. Die Bäume sind laubwechselnd, nicht sehr hoch; das reiche Gesträuch besteht großenteils aus Dorngebüschen, Mimoseen. Betreff Boden sind die Catingas nicht wählerisch, sie decken Sand, Urgranit und Jurakalk. Charakteristische Vertreter sind Spondias tuberosa, Anona obtusifolia, Caesalpinia pubescens, Caesalpinia glandulosa, Bombax, Cereus, Mimoseen, Bromeliaceen usw. Reine Gebüsche ohne Bäume scheinen nicht vorzukommen, daher bleibt eine entsprechende Formationsgruppe der Hiemifruticeta noch offen.

ζ) Formationsklasse Conilignosa, Nadelgehölze. Unter Conilignosa, Nadelgehölzen, verstehen wir die Bestände mit vorwiegend nadeltragenden Holzpflanzen. Unter Nadeln sind schmale, lineale Blätter, die meist weder mechanische Verstärkung noch besonders ausgebildete Interzellularen enthalten, zu verstehen.

Zu den Nadelgehölzen gehören nur Koniferen; diese anspruchslose taxonomische Gruppe enthält auch eine ökologisch-physiognomische. Die Blätter dieser Pflanzen dauern in der Regel längere Zeit, sind also immergrün, einige jedoch sind laubwechselnd, darunter die anspruchslose Larix. Anspruchsloser als Laubhölzer stellen sie sich da ein, wo jene nicht mehr gedeihen: klimatisch, wo es zu kalt oder zu kontinental wird, also in der subarktischen Region und der subalpinen Stufe, ferner im kontinentalen Innern des Kontinents (Rußland); edaphisch, wo der Boden zu arm ist, also auf den Sandböden der gemäßigten und subtropischen Zone; in sauerstoffarmen Sümpfen. Nicht alle Koniferen gehören hierher, nur die mit pinoidem Laub; die breitlaubigen haben wir zum Teil bei den Laurilignosa getroffen.

$\alpha\alpha$) Formationsgruppe Conisilvae, Nadelwälder. Unter Conisilvae, Nadelwäldern, verstehen wir die Conilignosa, deren dominierende Arten Bäume sind.

Große Gebiete der nördlichen Hemisphäre sind von Nadelwald bedeckt, auf der südlichen dagegen spielen sie keine große Rolle. Oft ist auf ungeheuren Strecken eine einzige Art herrschend. So überzieht in der subalpinen Stufe der mitteleuropäischen Gebirge und im subarktischen Nordost-Europa Fichtenwald mit allein dominierender Picea excelsa große Gebiete. Dieser Baum gehört unter den Koniferen zu den anspruchsvollen, er bedarf viel Wasser. Mit dem Laubwald kann er nicht konkurrieren, daher bildet er seine Wälder in der Stufe, wo der Laubwald nicht mehr seine Stärke entwickelt.

In der Ebene gedeiht er gut, wird aber von der Buche erdrückt. Da die Fichte sehr geschätzt wird, pflanzt sie der Mensch in großen Massen an und unterstützt sie durch den Forstbetrieb. Daher haben wir ausgedehnte Fichtenwälder auch in der Ebene in Deutschland und der Schweiz. Im Jura sind Fichtenwälder von 700 bis 1500 m verbreitet, am üppigsten gedeihen sie in den nördlichen Kalkvoralpen von 1400 bis 2000 m; in den trockenen Zentralalpen sind sie beschränkt auf den Gürtel von 1500 bis 1800 m und sind auch dort nicht in voller Ueppigkeit entwickelt. In Rußland dehnen sich weite Fichtenwälder. Die verbreitetste Assoziation ist das Piceetum excelsae vacciniosum in seinen verschiedenen geographischen Varietäten. Die Fichte schattet sehr stark. Im schattig feuchten Wald bildet sich Humus, daher ist diese humusliebende Assoziation so häufig. Der feuchte Wald schafft seinem Unterwuchs ozeanisches Lokalklima, das von den kleinlorbeerblätterigen Sträuchlein benutzt wird. Außer den Vaccinien finden sich Pyrolae, Trientalis europaea im Norden, Anemonen und Veilchen. Noch dichtere Wälder haben einen bloßen Moosunterwuchs oder überhaupt keinen Unterwuchs mehr. Andererseits beschreibt Grisch (Beiträge zur Kenntnis der pflanzengeographischen Verhältnisse der Bergünerstöcke, Beihefte z. Bot. Zentralbl. Bd. **22**, 1907) am Südhang der Bergünerstöcke in Graubünden einen etwas lichteren Fichtenwald mit geschlossenem Rasen als Unterwuchs, also ein Piceetum excelsae pratosum.

In Norwegen gehen die Fichtenwälder bis 69° n. Br.; in Sibirien ist es die sibirische Fichte

Picea excelsa Lk. var. obovata Lebed., die die Wälder beherrscht.

Viel anspruchsloser als die Fichte ist die Waldföhre, Pinus silvestris. Sie bedeckt die trockeneren und nährstoffärmeren Böden. Daher finden wir die Föhrenwaldformation vorzugsweise auf den Sand- und Heideböden. Die norddeutschen diluvialen Sande sind von diesem Wald bestockt. Er geht in Skandinavien bis zu 70° n. B. Die lichtbedürftigen Heidepflanzen können gut wachsen in den lichten Föhrenbeständen. Die Föhre selbst ist lichtbedürftig und hält ihre Nadeln nur 3 bis 4 Jahre. Die häufigste Assoziation des nördlichen Flachlandes ist das Pinetum silvestris ericetosum.

In den Alpen bewohnen diese Wälder die kontinentalen Innentäler wie das untere Puschlav und obere Albulatal in Graubünden. Eine eigenartige Assoziation bildet die Pinus silvestris var. engadinensis im Engadin im Plaun God bei 1800 m. In diesem Pinetum engadinensis vacciniosum steht gemischt mit den Föhren Pinus cembra und Larix decidua. Den Unterwuchs beherrscht Vaccinium vitis-idaea. Daneben sind noch häufig: Vaccinium myrtillus, Linnaea borealis, Calluna, Calamagrostis villosa, Deschampsia flexuosa, Homogyne alpina, Hieracium murorum. Aehnlich findet sich dieser Wald auch im Unterengadin bei Zernetz (St. Brunies, Die Flora des Ofengebietes, Ber. d. Nat. Ges. Graubündens, Bd. 48, 1906). Im Puschlav hingegen bei 500 bis 1500 m dominieren im Föhrenwald, der die Südhänge bekleidet, abwechselnd Carex humilis, Festuca capillata, Stipa calamagrostis, Festuca heterophylla.

Die Arvenwaldformation vermag höher zu steigen in den Alpen als die vorhergehenden. Die Arve, Pinus cembra, ist sehr häufig mit der Lärche gemischt, bildet aber doch noch hie und da reine Wälder, besonders im Engadin das Pinetum cembrae suffruticosum im Scarltal, im Rosegtal, Morteratsch und Languard.

Wundervoll sind die dicht und weit herab benadelten, dunkelgrünen, gewölbtkronigen Bäume, wie sie die steilen Hänge hinanziehen von 1800 bis 2300 m, einzelne Hochstämme noch bei 2400 m, Zwergarven im Morteratschtal noch bis 2580 m. Den Unterwuchs bilden Zwergstrauchtypen, besonders massenhaft sind Rhododendron ferrugineum, Vaccinium myrtillus, Calamagrostis villosa, Loiseleuria procumbens, Empetrum nigrum, Oxalis acetosella. Die alpinen Arvennüsse sind sehr hart, ebenso der Schnabel des nußknackenden Hähers, im Gegensatz dazu hat die sibirische Arve weichere Nüsse und der sibirische Häher einen weicheren Schnabel. In Sibirien ist die Arve bestandbildend verbreitet in den Gouvernements Perm, Wjatka, Wologda und geht am Jenissei bis 68° n. Br.

Im selben Gebiet und noch weiter finden sich Lärchenwälder von Larix sibirica und L. dahurica. In den Alpen sind die Lärchenwälder von Larix decidua viel häufiger als die Arvenwälder. Sie bilden die Waldgrenze in den Zentralalpen (Wälder von 1800 bis 2300 m) und am südlichen Alpenhang im Sopraceneri des Tessin (Wälder von 1500 bis 1900 m). Die Lärche ist sehr anspruchslos. Zum pinoiden Blatt kommt der Laubfall noch hinzu. Ihr Haupterfordernis ist viel Licht. Sie kann humusloses Neuland leicht besiedeln, während die Arve nur auf gutem, festem Boden gedeiht.

Darum nehmen die Lärchenwälder im Engadin mehr die unteren Teile der Hänge ein, Halden, Schuttkegel, Alluvium; Arvenwälder die festen Felsen. Hat sich im Lärchenwald nach und nach eine Humusdecke angesammelt und ist der Stand dichter geworden, so besteht der Jungwuchs aus lauter Arven, die sehr lichtbedürftige Lärche kommt nicht mehr auf. Die Assoziation ist infolge des vielen Lichtes ein Laricetum deciduae pratosum. Die Bodendecke der Lärchenwälder des Berninagebietes gehört nach Rübel zu den Wiesentypen des Trifolietum alpini, des Nardetum strictae und des Trifolietum repentis. In Zwischenstufen kommen auch Mischwälder vor von Lärche und Fichte, Lärche und Buche, wie auch die Weißtanne, Abies alba, so häufig sie ist, als allein waldbildend hier kaum in Betracht kommt, jedoch eine bedeutende Rolle spielt in den höheren Buchenwäldern des schweizerischen Mittellandes und des oberen Tessin.

In den submontanen Stufen von Südost-Bosnien, von Serbien und dem Sandzak Novipazar tritt die österreichische Schwarzföhrenformation auf (Pinus nigra var. austriaca) mit sehr variabelm Unterwuchs.

Im Mittelmeergebiet bildet eine andere Varietät, die korsische Schwarzkiefer oder Lariciokiefer, Pinus nigra var. Poiretiana, ähnliche Wälder, besonders bekannt von Korsika und den österreichischen Küstenlandinseln.

Im meist spärlichen Unterwuchs tritt Erica arborea und E. verticillata, Juniperus oxycedrus und J. phoenicea, Arbutus unedo, Viburnum tinus hervor. Häufig ist mitdominierend, besonders auf Korsika, Pinus pinaster. Hier auf Korsika geht der Kiefernwald bei 1100 m nach oben in einen Buchenwald über.

Ein anderer Koniferenwald des Mittelmeergebietes ist der Aleppokiefernwald (Pinus halepensis). Er bestockt die trockenen nährstoffarmen Sande. Die Aleppokiefer ist aber in jenem ganzen Gebiet nicht ursprünglich einheimisch, sondern nur seit alters angepflanzt.

Zu erwähnen sind noch die illyrisch-mösischen Wälder auf Kalk in der Bergstufe von Picea omorica, in der subalpinen Stufe von Pinus peuce und Pinus leucodermis.

Die Nadelwälder des Atlasgebirges sind die Zedernwälder von Cedrus libani var. atlantica. Sie kommen im Tellatlas zerstreut vor als subalpine Stufe zwischen 1000 und 1600 m auf Kalk und Sandstein. Weiter östlich in Kleinasien und Cypern ist es

Cedrus libani, die ausgedehnte Wälder bildet von 1300 bis 2000 m, vergesellschaftet mit Abies cilicica und Juniperus foetidissima. Noch weiter östlich im Himalaya und den Gebirgen von Afghanistan und Belutschistan ist es Cedrus libani var. deodara, die von 1300 bis 3200 m Wälder bildet auf Kalk und Urgestein. Beigemischt sind diesen öfters Pinus excelsa und Picea morinda, hier und da Abies Webbiana. Die Länge der Nadeln nimmt ostwärts zu von der kurznadeligen atlantica bis zur langnadeligen deodara.

Die subalpine Stufe der Kanaren, 1600 bis 2400 m, beherrscht der Wald von Pinus canariensis. Diese Föhre gedeiht auf trockenen Halden auf noch sehr jungen Laven. Die Wasserversorgung wird großenteils dem Nebel entnommen. Der Wald hält bedeutende Temperaturextreme aus, verlangt aber doch einen milden Winter. Das Unterholz besteht meist aus mediterranen Typen. Es seien genannt: Cistus monspeliensis, der endemische Cistus vaginatus, Adenocarpus viscosus, A. frankenoides.

Weit ausgedehnt sind die Nadelwälder in Nordamerika. Sie bekleiden die breite subarktische Zone, die subalpinen Stufen der Gebirge, besonders im kontinentaleren Westen vorherrschend bis in die Ebene. Ferner behaupten sie im Süden die trockenen sandigen Flächen der Pine barrens. Wo der Boden ein beinahe reiner Sand ist, der auch nach Regen sehr rasch trocknet, herrscht Pinus palustris, die Pitch pine; im Unterholz treten kümmerliche Eichen auf. Wird der Boden etwas besser, d. h. lehmiger, so kommt Pinus taeda zum Dominieren.

ββ) Formationsgruppe Conifruticeta, Nadelholzgebüsche. Unter Conifruticeta, Nadelholzgebüschen, verstehen wir die Conilignosa, deren dominierende Arten Sträucher sind.

Diese Gruppe gehört zu den selteneren. In Europa ist die bedeutendste hierher gehörige die Legföhrenformation. Pinus montana findet sich besonders in den Pyrenäen, aber auch in den Alpen, teils hochstämmig und Wälder bildend, öfters aber und besonders gegen Osten als Legföhre entwickelt und mit ihren zahlreichen, schlangenartigen, aufsteigenden Aesten fast undurchdringliche Dickichte bildend.

Ausgedehnte Bestände kommen in der subalpinen Stufe von 1500 bis 2300 m vor in den Pyrenäen, den Alpen, den deutschen Mittelgebirgen, den Karpathen. In Niederösterreich sind sie so stark entwickelt, daß Beck eine eigene Krummholzstufe einschiebt zwischen Voralpen- und Alpenstufe.

Es sind besonders trockene Kalkhänge, wo keine Bäume mehr fortkommen können, die von Legföhren bestanden sind, ferner Lawinenzüge, in denen die Legföhre aushält, deren biegsame Aeste den Lawinen nachgeben ohne zu brechen. Ob der Krummholzgürtel über der Baumgrenze, wo er den untersten Teil der alpinen Stufe bildet, wirklich klimatisch ist, wie oft angenommen, ist zu bezweifeln. Wahrscheinlich ist er eher biotisch bedingt durch Herabdrücken der Baumgrenze durch Holzschlag und Weide. In der Schweiz wenigstens steigt die Legföhre überhaupt nicht höher als die Nadelbäume. Der Unterwuchs ist wechselvoll je nach der Unterlage. Am häufigsten sind wohl Zwergsträucher. In den Ostalpen herrschen meist Rhododendron ferrugineum und R. hirsutum, wir haben also ein Pinetum montanae rhododendrosum. Häufig ist Juniperus communis var. nana, die Vaccinien, Arctostaphylos uva ursi, so daß ich die Assoziation im Berninagebiet Pinetum montanae suffruticosum genannt habe. In den illyrischen Gebieten sind nach Beck dieselben Arten zu nennen, dazu etwa noch Sorbus chamaemespilus, Rhamnus fallax, Ribes alpinum usw.

Juniperusarten, die oft den Unterwuchs in Wäldern bilden, bleiben als dominierende übrig nach Abschlag des Waldes. So treffen wir im Mittelmeergebiet Gebüsche von Juniperus oxycedrus und J. phoenicea; in den Alpen Juniperus communis var. nana.

In den Gebirgen Japans treffen wir zwischen 2200 und 2500 m ein Gebüsch von Pinus parviflora.

2d) Vegetationstypus Prata, Wiesen. Die Wiesen sind Pflanzengesellschaften aus Gräsern, Kräutern und unverholzten Kryptogamen, die den unbeweglichen Boden derart bedecken, daß das einfallende Licht von den dominierenden Arten so benutzt wird, daß die Bodendecke dadurch wesentlich beeinflußt wird. Auf mit Wasser bedecktem Boden wird naturgemäß die Pflanzendecke öfters weniger dicht sein.

Dieser Typus ist im allgemeinen weniger anspruchsvoll als der vorhergehende in bezug auf die Größe von Wasser- und Nährstoffbilanz. Nicht so viele Stockwerke kommen übereinander vor. Es ist meistens nur ein Stockwerk, höchstens darunter noch eine Bodendecke von Kryptogamen. Klimatisch bedingt sind die Prata, wo durch die Kälte der arktischen Zonen und alpinen Stufen den Lignosa eine Grenze gesetzt ist. Ueberwiegend sind die Prata edaphisch oder biotisch bedingt, was bei den einzelnen Gruppen auszuführen ist.

α) Formationsklasse Terriprata, Bodenwiesen. Unter Terriprata, Bodenwiesen, verstehen wir vom Grundwasser unbeeinflußte Pflanzengesellschaften aus Gräsern, Kräutern und Moosen, die den Boden so bedecken, daß sie auf eine allfällig untere Lage einen wesentlichen Einfluß ausüben.

αα) Formationsgruppe Duriprata, Hartwiesen. Unter Duriprata, Hartwiesen, verstehen wir Wiesen, bei denen die dominierenden Arten Vegetationsorgane besitzen, die weniger durch Turgor als durch mechanische Gewebe versteift sind und die im Winter vollständig absterben.

Gramineen und Cyperaceen, die mechanisch

versteift sein können, herrschen vor. Deren oberirdische Organe verdorren im Herbst; auch die meisten Begleitpflanzen verlieren ihre oberirdischen Bestandteile, so daß das Ganze ein gelbbraunes Aussehen bekommt, das etwas an die Steppen erinnert. Sie unterscheiden sich aber von diesen schon dadurch, daß die für die Steppen charakteristischen Halophyten, Therophyten, die verholzten Stauden und die Zwiebelpflanzen, alle diese vier Kategorien teils vollständig fehlen, teils nur schwach vertreten sind. Die Hartwiesen sind charakteristisch für ein mittleres Klima der gemäßigten Zone, sie vertreten die immergrünen Wiesen der ozeanischen Gebiete und die Steppen der kontinentalen. Sie kommen meist auf trockenen Böden vor, sind aber nicht daran gebunden.

Eine sehr ausgesprochene Gesellschaft dieser Art ist das Festucetum vallesiacae, eine Assoziation, die in der Schweiz in wenigstens drei Varianten, Subassoziationen, vorkommt. Im Wallis finden wir von der Talsohle bis gegen 2200 m an sonnigen, trockenen, flachgründigen Stellen Festuca vallesiaca mit ihren dünnen, borstigen, dicht gedrängten Blättern herrschen. Von ähnlicher Tracht sind die begleitenden Stipa pennata, Koeleria vallesiana. Zwiebeln tragen die Poa concinna und Poa bulbosa, sowie die Frühjahrsblüher Gagea saxatilis, Muscari comosum; daneben finden wir die behaarten Artemisia vallesiaca und Oxytropis Halleri, die fetten Semperviven.

Eine ähnliche Gesellschaft finden wir nach Brockmann in der Montanstufe (850 bis 1450 m) des Puschlav auf ebenem bis geneigtem, flach- bis tiefgründigem Ursgesteinsboden, wo Festuca vallesiaca vergesellschaftet ist mit Koeleria cristata, Avena pratensis, Anthoxantum odoratum, Trifolium montanum, Helianthemum nummularium usw. In der Kulturstufe unter 850 m wird die Ausbildung schon mehr steppenartig; die sonnigen Südhänge des Veltlin tragen neben der herrschenden Festuca vallesiaca, der Koeleria cristata var. gracilis, Andropogon ischaemum, Phleum Boehmeri usw., eine ganze Reihe Annueller wie Bromus squarrosus, Cerastium semidecandrum, usw. Auf steilen Hängen auf Kalk und Urgestein ist es die Brachypodium pinnatum-Assoziation auf festliegendem Gesteinsschutt. Auch hier ist Koeleria cristata gracilis und Phleum Boehmeri beigemischt; letzteres kann sogar zum vorherrschen kommen, wenn der Boden ins Rutschen gerät, wir haben dann einen Uebergang zum Mobilidesertum.

Nahe verwandte Gesellschaften beschreibt Domin im böhmischen Mittelgebirge in seinen „pontischen Formationen“. Vor allem die „pontische Hügelformation“ auf den warmen felsigen Gebirgen niederer Lagen ist sehr verbreitet in jener Gegend.

Domin nennt sie Steppenformation oder Steppenwiesen (Domin, Das böhmische Mittelgebirge. Eine phytogeographische Studie. Englers Bot. Jahrb., Bd. 37, 1906), doch verbietet uns der dichte Graswuchs sowie besonders das fast gänzliche Fehlen der Einjährigen, das Fehlen der Halophyten, in diesen böhmischen Mittelgebirgshartwiesen, sie zu den wirklichen Deserta zu rechnen.

Hierher gehört auch die Alvarformation in Skandinavien, in Gotland und auf Oeland (Grevillius 1897). Sehr geringe Niederschläge während der Vegetationszeit, starke Insolation, trockener, silurischer Kalksteinboden sind die Faktoren, die hier wirken. Nur die feuchte Luft bewirkt, daß der Klimacharakter nicht so kontinental wird, um Steppen zu verlangen. Das sanft geneigte Kalkplateau von Oeland trägt auf große Ausdehnung diese xerophytische Zwergvegetation. Festuca ovina ist sehr charakteristisch, daneben kommen u. a. vor Festuca oelandica, Nardus, Trifolium repens, von Zwiebelpflanzen nur Allium schoenoprasum, hingegen sind viele Annuelle vorhanden.

Zu den Hartwiesen dürfte auch die Karstheide von Beck gehören. Diese nimmt die kahlen, öden Hänge des Velebitgebirges, einen Teil des dalmatinischen Berglandes, des bosnischen Hinterlandes, der Herzegowina und von Montenegro ein. Trockener Kalkstein bildet den Untergrund. Sie grenzt an das Durifruticetum der mediterranen dalmatinischen Felsenheide, unterscheidet sich jedoch durch das Vorherrschen der Gräser, den dichteren Wuchs, verursacht durch die nicht so ungünstigen klimatischen Verhältnisse. Gegen die dalmatinische „Felsenheide“ zu mischen sich mediterrane Arten, gegen die feuchteren höheren Stufen Uebergänge zu den Voralpenwiesen bei.

Einen verwandten Charakter zeigt die „sandige Hügeltrift“ von Adamovič, in Ostrumelien und Thrazien. Es ist eine schüttere Grasvegetation mit nicht immer geschlossener Narbe, in der Andropogon ischaemum und Andropogon gryllus, Elymus crinitus, Vulpia myurus und Vulpia sciuroides, Melica ciliata, Aegilopsarten von Bedeutung sind. Dazwischen tritt eine große Menge von Stauden auf.

Eine verwandte Assoziation ist das Festucetum variae. Im Wallis, Tessin und südlichen Graubünden bekleidet sie die alpinen steilen felsigen Hänge auf Urgestein. Weitaus dominierend darauf ist Festuca varia in üppigen Horsten mit ihren harten stacheligen Blättern. Sie ist eine Felsenoberflächenpflanze, die sich in ihren Horsten den trockenen Humus selbst sammelt und dadurch für die anderen Pflanzen Standorte schafft. Die Konstanten dieses Typus sind nach Brockmann im Puschlav, wo er verbreitet ist: Festuca varia, Carex sempervirens, Juncus trifidus, Silene rupestris, Campanula barbata, Galium asperum, Avena versicolor, Sieversia montana, Leontodon pyrenaicus.

$\beta\beta$) Formationsgruppe Sempervirentiprata, immergrüne Wiesen. Unter Sempervirentiprata, immergrünen Wiesen, verstehen wir die Wiesen, deren dominierende Arten Vegetationsorgane besitzen, bei denen der Turgor neben der mechanischen Versteifung noch eine wesentliche Rolle spielt und welche die Winter in der Regel in grünem Zustande überdauern.

Die immergrünen Wiesen können klimatisch, edaphisch oder biotisch bedingt sein; jedoch sind auch die klimatischen fast immer

biotisch beeinflußt. Ein kühles ozeanisches Klima sagt dieser Gruppe zu, denn der Bau der dominierenden Arten ist ein eher meso- bis hygrophiler zu nennen. Sie sind daher auf Gegenden mit bedeutender Luftfeuchtigkeit, und da die Wurzeln auch nicht, wie etwa Bäume, ihr Wasser aus der Tiefe holen können, auf Gegenden mit häufigen Niederschlägen, welche die oberen Bodenschichten feucht halten, angewiesen. Klimatische Wiesen finden wir in den Gebirgen oberhalb der Baumgrenze, edaphische in den Ueberschwemmungsgebieten von Meeren und Flüssen, wo Ueberschwemmung oder Eisgang und Windwirkung Wald nicht aufkommen lassen. Es ist aber umstritten, ob da nicht doch Gebüsch wachsen könnte ohne menschliche Beeinflussung. Die gewöhnlichen „Wiesen" im mittleren und kontinentalen Klima, also z. B. alle mitteleuropäischen der Ebene sind biogenen Ursprungs; sie würden zu Wald werden, wenn man sie sich selbst überließe. Es sind also Halbkultur-Pflanzengesellschaften. Die Bewässerung ist meist eine künstliche und die Düngung ersetzt in hohem Maße Faktoren des ozeanischen Klimas. Aber auch die klimatischen Gebirgswiesen sind biogen beeinflußt, sie werden fast alle der Mahd oder Beweidung unterzogen.

Die immergrünen Wiesen bilden eine relativ niedrige Vegetation, diese kann bei den meist günstigen Feuchtigkeitsverhältnissen einen Teil ihrer Assimilationsorgane auch im Winter beibehalten und viele dieser Pflanzen bilden sogar neue. Daher erscheinen die Rasen der Ebene im Winter grün, trotzdem sie Halme und viele Blätter verlieren. Gräbt man in den Alpen in den tiefen Schnee, so findet man auch dort den Großteil der Pflanzen grün. Ich fand z. B. beim Berninahospiz unter tiefem Schnee in grünem Zustand: Trifolium alpinum, Sesleria coerulea, Carex sempervirens, Potentilla aurea, Lotus corniculatus, Erigeron alpinus, Senecio carniolicus u. v. a.

Von einigen Autoren wird die Bezeichnung „Wiese" ganz eng gefaßt und nur auf langhalmige Rasen mit vorherrschenden Gräsern angewandt im Gegensatz zu den vorherrschend aus Stauden bestehenden kurzrasigen „Matten". Aber es können in den langhalmigen auch die Stauden dominieren und andererseits in den kurzrasigen sehr oft die Gräser. Ueberhaupt wechselt z. B. in den Alpen das Vorherrschen eines Grases oder von Stauden auf ganz kleine Einflüsse, so daß man nicht verschiedene Formationen, kaum verschiedene Assoziationen, sondern nur Subassoziationen unterscheiden kann, so z. B. im Berninagebiet der Alpen die Subassoziation des Trifolium alpinum zum Nardetum strictae. In anderen Gegenden wird „Matte" (abgeleitet von Mahd, meadow, mähen) für die gemähten Wiesen verwandt im Gegensatz zu den Weiden (Schröter).

Man kann nebeneinander zwei Wälder aus zwei verschiedenen Baumarten pflanzen; man kann aber nicht auf die Dauer ohne erneute Eingriffe auf demselben Boden nebeneinander ganz verschiedene Rasen ziehen. In wenigen Jahren haben sich die Bestände gemischt. C. A. Weber hat sich in Westholstein sogar überzeugt, daß auf ursprünglich angesäten Wiesen nach 5 Jahren keine einzige der angesäten Pflanzenarten mehr vorhanden war, wenn sie nicht ein Bestandteil der dem Boden angehörigen Assoziation war, sondern daß die Flächen ganz dieselbe Zusammensetzung aufwiesen wie die benachbarten, die von jeher als Mähewiese benutzt worden waren. Die durch den Menschen immerfort ausgeübten Eingriffe wirken durch ihre Regelmäßigkeit sozusagen wie natürliche Faktoren; die Halbkultur-Pflanzengesellschaft gewinnt eine Stabilität, die nicht geringer ist als bei natürlichen Pflanzengesellschaften.

Unter diesen Eingriffen ist in erster Linie die Düngung zu nennen, sie verändert die Bodeneigenschaften in hohem Maße, begünstigt gewisse Arten und vertreibt die trockenheit- und magerkeitliebenden. Zu Fettwiesen werden immer solche mittlerer Feuchtigkeit gewählt, daher gleichen sie einander sehr. Bei den nicht oder schwach gedüngten immergrünen Wiesen spielt die Feuchtigkeit die größte Rolle. Mit dem Wechsel im Wassergehalt des Bodens, der durch Unebenheiten hervorgerufen ist, wechseln auf denselben Wiesen die Bestände. C. A. Weber hat für Westholstein nachgewiesen, daß die Assoziationen regelmäßig mit der Höhe des Grundwasserstandes also der Feuchtigkeit wechseln, sogar unbekümmert um geognostische Bodenbeschaffenheit. Auf Sandboden, Tonboden, Humusboden und Moorboden wächst dort der gleiche Bestand, nämlich der, welcher dem Landstrich nach seinem Feuchtigkeitsgehalt zukommt.

Eine weitere Beeinflussung der Bestände besteht in der Natur des unterliegenden Gesteins, dies wie gesagt, bei denen der trockenen ungedüngten Böden, wo die ausgleichende Wirkung jener zwei Faktoren nicht vorherrscht, worauf noch zurückzukommen ist bei den Alpenmatten. Die englischen Autoren legen hierauf den Hauptwert.

Das Weiden und Mähen sind weiter zu berücksichtigen und bedingen eine Auslese der Pflanzenarten. Manche Art wird durch diese Eingriffe vertrieben, ein gewisser Stock von viel ertragenden Arten bildet die meist triviale Flora der Weiden. Beim Mähen kommt auch noch der Zeitpunkt in Betracht: Späte Mahd begünstigt z. B. Molinia coerulea.

Bei den immergrünen Wiesen ist es wie in der Systematik bei gewissen Gruppen der Cruciferen oder Gramineen, wo die Arten ziemlich leicht zu charakterisieren sind, die Abtrennung der Gattungen aber Schwierigkeiten macht: Hier schälen sich bei genauem Studium Assoziationen heraus, aber ihre Gruppierung zu Formationen macht Schwierigkeit, so viele

Faktoren ändern sich allmählich, daß die Grenzlinie nach den einen oder anderen verschieden ausfällt. In der Schweiz ist es nach dem Vorgehen Schröters üblich, Trockenwiesen, Frischwiesen und Fettwiesen als Formationen dieser Gruppe zu unterscheiden nach dem Düngungs- und Feuchtigkeitsgrad, in anderen Ländern Talwiesen, Bergwiesen und Alpenmatten mit Zwischenstufen wie Voralpenwiesen, Voralpenmatten, also nach der Höhenlage.

Die Fettwiesen verlangen einen ziemlich guten Boden, sie werden regelmäßig gedüngt, oft auch bewässert, ein bis vier Mal im Jahr geschnitten, einige noch im Herbst beweidet.

Für Mitteleuropa kommt in erster Linie die Fromentalwiese, Arrhenateretum elatii (Talwiesen: Drude, Adamovič u. a.) mit ihren Nebentypen für die Kulturstufe und untere Bergstufe in Betracht. Das führende Gras ist Arrhenaterum (Avena) elatius, meist mit viel Klee. Ein ständiger Begleiter, besonders bei starker Düngung, ist Dactylis glomerata. Auf hitzigen Böden vermehrt sich Holcus mollis und Avena pubescens, auf frischeren humosen Böden haben wir die Subassoziation der Festuca pratensis, auf trockeneren Ranunculus acer. Wird stark mit Jauche gedüngt, so kann Poa trivialis zum Herrschen kommen oder Taraxacum officinale, letzteres hauptsächlich, wenn der Rasen etwas Lücken aufweist, oder der häufige Nebentyp der Doldenblütlerwiese, in der Chaerefolium (Anthriscus) silvestre, Chaerophyllum cicutaria und in späterer Jahreszeit Heracleum sphondylium einen weißen Blütenschleier über den Rasen spannt.

Die Berg- und subalpinen Lagen der Alpen werden vom Trisetetum flavescentis und seinen Subassoziationen besetzt, ca. von 500 bis 2100 m. Im Engadin gehören zu den Konstanten dieser Assoziation Polygonum bistorta, das ganze Wiesen rosa erscheinen läßt, Phleum alpinum, Agrostis tenuis, Avena pubescens, Poa alpina, Poa pratensis, Festuca rubra fallax, Rumex arifolius, Melandrium dioecum, Ranunculus acer, Alchemilla vulgaris (s. l.), Trifolium pratense, T. repens, T. badium, Ligusticum mutellina, Campanula Scheuchzeri, Achillea millefolium, Chrysanthemum leucanthemum, Taraxacum officinale, Crocus albiflorus und Colchicum autumnale. Ist der Boden etwas frischer und vielleicht auch weniger düngerreich als die, ich möchte sagen, Normallagen des Trisetetums, so breitet im Nebentypus die feinschleierblütige Agrostis tenuis dominierend ihre Rispen aus, wo dann auch Deschampsia caespitosa, Sanguisorba officinalis und Vicia cracca stärker vertreten sind. Auf geringen Erhöhungen, die infolgedessen etwas trockener sind, dominiert Festuca rubra fallax, die Wiese zu ihrer Blütezeit braunschwarz erscheinen lassend. Auf stark fetten Böden kommt Alchemilla vulgaris zum Vorherrschen, auf fettfeuchten Festuca pratensis und in den montanen Lagen vielfach Cynosurus cristatus. Die höchsten Fettwiesen überwuchert der Formationsubiquist Poa alpina (die überdüngten Rasenläger s. bei den Altherbiprata, S. 887).

Im Gegensatz zu den Fettwiesen stehen die Magerrasen, die in eine trockenere und eine frischere Serie geschieden werden können, besser aber wohl zusammen behandelt werden. Bei den ungedüngten und besonders den trockenen Böden kann die Natur des unterliegenden Gesteins an der Zusammensetzung der Wiese einen bedeutenden Anteil haben und die Assoziation verschieden sein auf Kalk- und Kieselboden. Es sei eine kurze Uebersicht über die Vielgestaltigkeit der Assoziationen gegeben nach den sich mit dieser Frage speziell beschäftigenden Arbeiten von Schröter über die ganze Schweiz, Rübel über das Berninagebiet im Engadin, Brockmann-Jerosch über das südliche Tal Puschlav an das vorherige direkt anschließend, und Geilinger über die Grigna am Comersee. In der Kultur- und Montanstufe beherrscht den Magerrasen das Brometum erecti mit seinen Nebentypen. Auf steilem Hang treten außerdem dazu: die Assoziation der Festuca ovina und Sesleria coerulea auf Kalk von hier bis zur alpinen Stufe (incl.); auf frischerem Boden: Carex alba auf Kalk, Festuca heterophylla und im Schatten Brachypodium silvaticum auf Urgestein, und wenn beweidet, Agrostis tenuis. Montan-subalpine Nordhänge zeigen in den Nordalpen Caricetum ferrugineae, in der Grigna Caricetum refractae. In der subalpinen Stufe werden die ebenen und geneigten Flächen von Nardetum strictae eingenommen. Ist der Boden frischer, so trägt er in tieferer Lage Milchkrautrasen (auch Mutternrasen oder Agrostis alba), in höherer Lage Trifolietum alpini, Trifolietum Thalii auf Kalk. Steile Südhalden in der subalpinen und alpinen Stufe zeigen auf Kalk Seslerietum, auf Urgestein Caricetum sempervirentis. Die alpine Stufe zeigt statt des Nardetums auf ebenen und geneigten Flächen das Caricetum curvulae, dazu in den feuchteren Mulden das Schneetälchen, auf Kalk das Caricetum firmae, auf feuchten steilen Nordhängen Luzuletum spadiceae. Dies sind natürlich nur die hauptsächlichsten.

Das Nardetum ist in verschiedenen Varietäten kolossal verbreitet. Das Nardetum der Alpen ist artenreich (113 Arten im Berninagebiet), während z. B. in Nordengland am Crossfell, ebenfalls auf den flachen Urgesteinsböden, eine vollständige Aufnahme ergab: Nardus dom., Juncus squarrosus cop., Potentilla erecta, Vaccinium myrtillus, Galium saxatile und Cladonia; die damit wechselnden Kalksteilhänge sind fast ebenso arm: 99% Festuca ovina, dazu wenig Polytrichum formosum, Carex verna, Cerastium caespitosum, Thymus serpyllum, Galium saxatile und Cirsium lanceolatum. Die Armut kommt vielleicht daher, daß die Assoziation schon sehr lange eine gut geschlossene ist (Scharfetter, (s. auch S. 906).

Nach oben schließt sich in den Alpen an (nicht in der Arktis) das Caricetum curvulae oder Curvuletum, wie es gemeiniglich genannt wird. Es ist ein außerordentlich charakteristischer Bestand. Die konstant braunen Blätter der Krummsegge — ein Pilz, Pleospora elynae, bewirkt dies, der schon die ganz jungen Blätter befällt — geben der ganzen Landschaft einen charakteristischen Ton, durch den die Assoziation von weitem kenntlich ist. Es ist die höchststeigende Wiesenassoziation, ich fand sie im Berninagebiet bis zu 3120 m. Zu den kon-

stantesten Begleitern der Carex curvula gehören Chrysanthemum alpinum, Sesleria disticha, Poa alpina, Avena versicolor, Polygonum viviparum, Phyteuma pedemontanum, Minuartia (Cherleria) sedoides, Silene acaulis, Silene exscapa, Senecio carniolicus, Leontodon pyrenaicus, Saxifraga aspera bryoides, Phyteuma hemisphaericum, Salix herbacea, Gentiana punctata. Besondere Leitpflanzen sind Pedicularis Kerneri, Senecio carniolicus und Phyteuma pedemontanum, letztere in den Ostalpen vertreten durch Phyteuma pauciflorum.

Nimmt das Curvuletum alle konvexen Teile einer Rundhöckerlandschaft ein, so enthalten die Mulden eine besonders auf Urgestein äußerst charakteristische Pflanzengesellschaft, den Schneetälchenrasen. Er bekleidet die Wege des Regens und der Schmelzwässer. Der feine stark stickstoffhaltige Grus, der aus dem Schnee ausapert und in diesen Mulden liegen bleibt, macht den Boden sehr fett. Die Pflanzen sind zum größten Teil spätblühend, da der Frühsommer unter Schnee oder kaltem Schmelzwasser zugebracht wird. Brockmann fand viele der Pflanzen gegen Benetzung geschützt, so daß sie nach Ablauf des Regenwassers jeweilen direkt zur Assimilation bereit stehen. Die Grundlage, auf der die Gesellschaft wächst, ist oft ein Ueberzug von Anthelia julacea var. clavuligera, welcher lebt, bevor die Pflanzengesellschaft geschlossen ist. Viele der charakteristischen Pflanzen zeigen stark vegetative Vermehrung, wodurch oft reine Teppiche einer Art entstehen. Am ausgeprägtesten sind die Subassoziationen des Polytrichetum, des Salicetum herbaceae, des Alchemilletum pentaphylleae, seltener herrscht Plantago alpina, Gnaphalium supinum, Sibbaldia procumbens, Cerastium cerastioides, Ligusticum mutellina, Alchemilla glaberrima. Außer diesen faziesbildenden Elementen sind als charakteristisch noch zu nennen Chrysanthemum alpinum, Cardamine alpina, Soldanella pusilla, Luzula spadicea, Taraxacum officinalis alpinum, Arenaria biflora, letztere besonders in den Polytricheten. Diese bedecken auf vielen Alpenpässen große Strecken Landes (alpine Moostundra). Die Schneetälchen finden sich auch in Schottland, z. B. auf Ben Lawers, besonders im noch nicht geschlossenen Stadium, in dem Anthelia noch eine große Rolle spielt. Am wenigsten Feuchtigkeit unter den Schneetälchenpflanzen erfordern Sibbaldia procumbens und Gnaphalium supinum. Wir finden sie daher oft schon im Curvuletum oder an Stellen, die nicht so viel Detritus enthalten. Anklänge fand ich am Kluchorpaß im Kaukasus, wo bei 2400 m eine Sibbaldia herrschte, begleitet von Ranunculus und Corydalis und noch ausgesprochener am Ararat. Dort waren oberhalb 2700 m die Mulden bekleidet von Sibbaldia, begleitet von Gnaphalium und Arenaria, während auf den Erhöhungen darum herum Nardus stricta herrschte, begleitet von Lycopodium selago, Solidago virgaurea und einigen Gräsern. Unterhalb 2700 m, wo es noch trockener ist, herrschte Nardus in den Mulden, auf den Hügeln war Steppe.

Außerhalb der Alpen sei noch das natürliche Grasland der hohen Geest in Westholstein erwähnt, nach C. A. Weber. Unbekümmert um die Bodenunterlage richtet sich die Zusammensetzung nach dem Grundwasserstand. Auf Sand-, Humus- und Moorboden nimmt die Assoziation der Deschampsia flexuosa im westlichen, Poa nemoralis im östlichen Hügelland, den höchstgelegenen, trockenen Boden ein. Bei einem Grundwasserstand von 2 bis 3 m folgt die mäßig feuchte Assoziation der Poa pratensis, bei 1 bis 1½ m der Poa trivialis, bei 0,4 bis 0,7 m der Deschampsia caespitosa und darunter die schon zu den Sumpfwiesen gehörenden Assoziationen der Carex panicea und Carex gracilis.

Weiter zu erwähnen sind die „Gräsli", Grashänge der Færöer (Ostenfeld), von Island und Skandinavien, natürliche Grashänge, meist stark beweidet, mit dominierender Agrostis tenuis nebst Anthoxantum odoratum, Festuca ovina, Brunella vulgaris, Leontodon autumnalis, Trifolium repens, Nardus stricta; daneben auf kultiviertem Boden die „Bö", eine blumenreiche Wiese mit viel Agrostis tenuis, Poa pratensis, Holcus lanatus, Holcus mollis, Anthoxantum odoratum.

Von den arktischen „Urteli", die aus drei verschiedenen Teilen bestehen, den Weidengebüschen, den Engelwurz-Hochstauden und den Blumenmatten, gehören die letzteren hierher.

γγ) Formationsgruppe Altherbiprata, Hochstaudenwiesen. Unter Altherbiprata, Hochstaudenwiesen, verstehen wir Terriprata, in denen hohe Stauden dominieren.

Es ist dies eine anspruchsvolle Vegetation. Reichliche Nährstoffe und Feuchtigkeit sind vonnöten. Sie findet sich an Orten mit guten Vegetationsbedingungen auf humusreichem frischem oder feuchtem Boden, wo sich aus irgendwelchen Gründen kein Wald gebildet hat. Hohe Stauden, meist großblättrig, verlegen die Stoffproduktion höher als die immergrünen Wiesen. Der Boden ist meist nicht ganz dicht bewachsen, da ihn die platzversperrenden hohen Stauden so stark beschatten, daß eine dichte Untervegetation nicht möglich ist. Die weiteste Verbreitung dieser Gruppe liegt in der subalpinen Stufe.

Hierher gehört die Formation der Karflur. Kerner hat diesen Ausdruck gewählt, da in den österreichisch „Kar" genannten, humusreichen Gebirgsgletschertälchen, diese Vegetation herrscht. Diese Formation gedeiht ferner in Waldlichtungen, in der Tropfregion der Felsen, wo das Wasser nährstoffreiche Erde anhäuft, in den Löchern der Karrenfelder, am Fuß von Schutthalden, im Ablagerungsgebiet von Lawinen usw.

In den tieferen Lagen finden sich häufig in Mulden von Waldlichtungen reine Bestände von Petasites oder Epilobium angustifolium oder Mulgedium alpinum. Im Engadin ist meist die hohe großblätterige Dolde Peucedanum ostruthium tonangebend, begleitet von den rosa Blütenbüscheln der Drüsengriffel Adenostyles, von Heracleum sphondylium, Centaurea

rhaponticum, Geranium silvaticum, Veratrum album, Rumex arifolius, Aconitum napellus und A. paniculatum. Häufig, besonders in den Bergünerstöcken Graubündens (Grisch), sind auch noch Chaerophyllum Villarsii, Aconitum lycoctonum, Senecio Fuchsii.

Eine hierher gehörige Gesellschaft bilden die Schlagpflanzen. Wenn ein Waldbestand geschlagen wird, so ändern sich durch diesen Eingriff des Menschen die ökologischen Bedingungen in hohem Maße. Vor allem sind die Lichtverhältnisse ganz andere, d. h. statt Schatten herrscht intensives Licht. Sodann geht ein großer Teil des Humus in Verwesung über, wodurch viele Nährstoffe frei werden. Auf diesem guten Boden schießen alsobald die Hochstauden in großer Menge auf.

Ein Meisterbeispiel von Hochstaudenwiesen finden wir im Kaukasus in der sehr feuchten subalpinen Stufe der Südseite von ca. 1600 bis 2300 m. Am auffälligsten sind die bis 4 m hohen Doldengewächse verschiedener Arten Heracleum, unter denen ein Reiter, ohne sich zu bücken, durchreiten kann. Es ist eine wahre Mammutvegetation. Bei 1960 bis 2000 m notierte ich auf einem weit ausgedehnten Hochstaudenfeld, dem „Nacharlager“ (Abzweigung des Nacharpasses vom Kluchorpaß an der Suchumschen Heerstraße des zentralen Kaukasus), 60 Arten, die meisten zwischen 1 und 3 m hoch, wobei Polygonum alpinum mit seinen großen, weißen Blütenköpfen das Grün der üppigen, blattreichen Gesellschaft weiß betupfte. Daneben herrschten die Wedel der Dryopteris filix mas var. rigida und die mastigen Blätter des Rumex alpinus.

Der Gebirgslage entsprechend erwarten wir auch in der Arktis solche Hochstaudenwiesen, die wir in spezieller Ausbildung auch treffen: die Assoziation der Angelica archangelica. Wo sich an geschützten Stellen Grönlands Detritus und Wasser sammelt, wird die Leitpflanze bis mannshoch, ihre Stengel bilden das einzige Gemüse der Grönländer. Auf Disko fand Rikli diese gelben Dolden fast alleinherrschend in geschützten Tälchen. Epilobium angustifolium und Calamagrostis Langsdorfii sind noch dabei. Aehnliche Angelicafluren finden sich in Lappland, im nördlichen Norwegen, wo Mulgedium alpinum, Onoclea struthiopteris, Filipendula ulmaria außer den schon genannten noch beigemischt sind. In reicherer Ausbildung gedeiht diese Assoziation an der Waldgrenze im Ural.

Formation der Läger. Die „Läger“ sind die überdüngten Stellen, wo das Vieh sich „lagert“ oder sonst sich aufhält. Solche Gebiete kommen regelmäßig um die Sennhütten vor, ferner auch höher auf Gipfeln und unter Felsen die Schafläger und die Läger der wilden Tiere. Es ist eine Formation vornehmlich der subalpinen und der alpinen Stufe. Ein dicker schwarzer, sehr stickstoffreicher Humus bezeichnet diese Stellen, auf denen die Pflanzen zu großer Ueppigkeit kommen. Es sind aber große, mastige, meist giftige Stauden, die hier wachsen. Da die einzelne üppige Staude sehr viel Platz braucht und im Schatten ihrer dicken Blätter nichts aufkommen kann, ist der Bestand an der Erdoberfläche meist offen, während über der Erde in der Vegetationszeit dichter Blätterschluß alles zudeckt. Die Formation zerfällt in zwei Unterabteilungen, das Staudenläger und das Rasenläger, die in bezug auf Klima und Boden die gleichen Bedingungen zu haben scheinen; ein biotischer Faktor wirkt jedoch so stark, daß eine sehr verschiedene Vegetation entsteht.

Wo die Tiere nicht nur düngen, sondern wirklich regelmäßig lagern, würden die mastigen Hochstauden ständig geknickt, es gedeiht daher nur geschmeidiger Rasen. Bei der stärksten Düngung und Beanspruchung durch Liegen hat weitaus den Vorsprung der Fax, Poa annua var. supina, dessen hellgrüne Farbe schon von weitem um die Sennhütten leuchtend hervortritt. Dieses Gras kann den Bestand bis zu 99,9% ausmachen. Die konstantesten Begleiter sind Cerastium cerastioides, das wir auch schon in den Schneetälchen getroffen haben, welches aber dort an dem kühlen Standort Sommerblüher ist, während es hier in dem warmen Standort Frühlingsblüher wird und im Sommer kaum mehr aufzufinden ist; ferner Taraxacum officinale, Phleum alpinum, Chenopodium bonus Henricus und vor allem Poa alpina, die einen Nebentypus bildet an weniger durch Liegen beanspruchten, nicht so intensiv überdüngten Stellen, also besonders bei den Wildlägern, an den Geilstellen der Weiden usw. Wenn auch das Aeußere dieses Bestandes durch den überwiegenden Formationsubiquist Poa alpina viel Aehnlichkeit mit den hochgelegenen Fettwiesen hat, so ist doch die Zusammensetzung der Flora eine ganz verschiedene.

Das Staudenläger kann in geographisch wie edaphisch verschiedenen Ausbildungen auftreten. Auf den trockeneren Orten dominiert die überall dem Menschen folgende Brennessel Urtica dioeca und Urtica urens. In den Nord- und Zentralalpen werden oft große Gebiete vom „Bluzgenläger“ eingenommen, auf denen ganz allein der großblätterige Senecio alpinus wächst. Den Südalpen, dem ganzen Engadin sowie den Bergünerstöcken fehlt dieser Bestand. Auf hochgelegenen Schaflägern dominiert Aconitum napellus mit Cirsium spinosissimum; wo starke Feuchtigkeit dazu kommt, Cardamine amara mit Stellaria nemorum, Aconitum napellus, Mentha silvestris. Eines der verbreitetsten ist das „Blackenläger“, Bestände des Rumex alpinus. Die Rumices suchen meist die düngerreichsten Stellen aus. In vielen Tälern Graubündens wird dieser geradezu als Schweinefutter kultiviert. Nicht nur in den Alpen ist dieser Bestand häufig, z. B. auch im Kaukasus. Dort herrschte auf einem großen Läger am Kluchorpaß bei 2000 m Rumex alpinus ganz allgemein.

β) Formationsklasse Aquiprata, Wasserwiesen. Unter Aquiprata, Wasserwiesen, fassen wir die vom Grundwasser beeinflußten Pflanzengesellschaften von Kräutern, Gräsern und Moosen mit den Beständen wurzelnder unverholzter Wassergewächse zusammen.

Ozeanität und Kontinentalität des Klimas wirken gegenüber der enorm ausgleichenden Wirkung des Wassers nur noch in sehr geringem Maße; so kommt noch als einziger Klimafaktor die Temperatur in Betracht, und auch diese ist durch das Wasser so sehr ausgeglichen, daß sich diese Pflanzengesellschaften in allen Breitengraden in hohem Maße ähnlich sind. Einzig beim Gefrierpunkt wird die Temperatur indirekt durch den Wechsel des Aggregatzustandes von großer Bedeutung für unsere Vegetation. Diese Formationsklasse ist also nicht klimatisch bedingt, sondern größtenteils edaphisch, in vielen Fällen auch biotisch, was bei den Gruppen weiter zu betrachten sein wird. Unter den edaphischen Faktoren ist natürlich das Wasser der bedingende, auslesend wirken der Nährstoffreichtum und der Sauerstoffgehalt des Wassers, ferner der Salzgehalt. Dieser letztere läßt uns zwei parallele Reihen von Formationen dieser Klasse unterscheiden, eine Reihe der Süßwasser- und eine der Salzwasserformationen, dazwischen vielleicht auch noch die des Brackwassers, die aber nicht große Selbständigkeit besitzt, sondern sich bald mehr der einen bald der anderen nähert. Sumpfgehölze sind bei den Gehölzen eingereiht.

αα) Formationsgruppe Emersiprata, emerse Wasserwiesen oder Sumpfwiesen. Unter Emersiprata, Sumpfwiesen, verstehen wir Aquiprata, die von Sumpfpflanzen gebildet werden. Dieses sind solche Gewächse, die im mit Wasser bedeckten Boden festgewurzelt oder an wasserreiche Stellen gebunden sind, deren Laubsprosse sich aber wesentlich über die Wasserfläche emporheben.

Von der folgenden Gruppe unterscheiden sich diese Gesellschaften dadurch, daß ihre vegetativen Organe noch genügend Steifheit und Biegungsfestigkeit besitzen, um sich selbst aufrecht tragen zu können. Viele Autoren bringen einen Teil dieser Gruppe bei den Sumpffluren oder Mooren unter, den anderen Teil bei den Teichformationen, doch sind diese Teile so nahe verwandt, daß sie nur als Untergruppen behandelt werden sollen. Eine Assoziation wie das Phragmitetum geht in sehr ähnlicher Zusammensetzung von dem ziemlich tiefen Wasser bis weit in die „saure Wiese". Man kann die Untergruppen so unterscheiden, daß bei der einen nur die Wurzeln im Grundwasser stecken, bei der anderen noch Teile der Stengel und Blätter, daß also bei den letzteren überall das Wasser sichtbar hervortritt. Die Abtrennung eines Teiles der sauren Wiesen als Flachmoor und Zusammenziehen mit den Hochmooren zu den Mooren ist nicht eine pflanzengeographische Gruppierung, sondern eine geologische oder besser pedologische vom rein praktischen Standpunkt der Verwertbarkeit aus, indem beid Gruppen Torf, wenn auch sehr verschiedenen bilden können. Das läßt sich noch besser erkennen bei der Definition des Moores. Es wird meist eine Torfdicke von 20 cm verlangt, um von einem Moor zu sprechen, es können aber dieselben Pflanzengesellschaften auf meterdicker wie auf dünner Torfschicht, d. h. humusreichem Untergrund wachsen.

Untergruppe Humidiprata, „saure Wiesen". Diese Vegetation lebt in hohem Grundwasser, jedoch sind die Laubsprosse nicht im Wasser wie bei den folgenden Gesellschaften. Der durch das Wasser bedingte Luftabschluß läßt die absterbenden Pflanzenteile vertorfen, daher werden diese Bestände, wenn sie sich in vorgeschrittenem Stadium befinden, wie oben angegeben, Moore genannt, Wiesenmoore, Grasmoore, Grünmoore, weil die vorherrschenden Pflanzen Gräser im weitesten Sinne d. h. meist „saure Gräser", Riedgräser oder andere grasähnliche Pflanzen wie die Juncaceen sind. Sie heißen auch Flachmoor oder Niedermoor wegen der flachen Form im Gegensatz zu dem am Rande „hochgewölbten" Hochmoor.

Das Wasser der sauren Wiesen ist nährstoffreich, es enthält viel Kali und Kalk. Dem Standort entsprechend sind die Pflanzen meist ausdauernd, es herrschen wie oben gesagt die Monocotylen vor, denen aber auch Dicotylen beigemischt sind. Die Frühlingswärme kann nur sehr langsam eindringen, da das viele Wasser große Mengen Wärme absorbiert; daher ist die Vegetationszeit sehr verspätet gegenüber trockeneren Pflanzengesellschaften. Im Winter sind die oberirdischen Sprosse der Pflanzen der sauren Wiesen zum größten Teil abgestorben.

In der Formation der Riedwiese ist das Molinietum coeruleae Emersipratae von weiter Verbreitung. Wir werden dieselbe Art noch in einer ganz anderen Gruppe dominierend finden, nämlich in den Hochmooren. Während Molinia in dem südlichen Mitteleuropa auf den nährstoffreichen Böden der Riede herrscht, ist sie in Norddeutschland und Großbritannien eine typische Bewohnerin der nährstoffarmen Hochmoore. Aehnliches treffen wir auch bei Trichophorum caespitosum.

Das Ried, Molinietum, bedeckt große Strecken Landes in der mittelschweizerischen Ebene und geht auch ziemlich hoch ins Gebirge. Das Molinietum ist oft das Schlußglied der Verlandung von Gewässern, aber oft auch die ursprüngliche Vegetation auf nassem undurchlässigem Boden. An quelligen Berghängen geht der Bestand über in einen von Deschampsia caespitosa, welche bei einer leichten Bewegung des Wassers am besten gedeiht und daher zu den Quellfluren überleitet.

In den höheren Lagen ersetzt das Trichophoretum caespitosi das Molinietum. Es kann in den Alpen schon von 1000 m an vor-

kommen und geht im Berninagebiet bis 2450 m. Trichophorum caespitosum, die Rasenbinse, die wir später auch wieder im Hochmoor treffen, läßt wenige andere Arten zwischen sich aufkommen. Carex panicea, Juncus alpinus und Molinia sind meist vertreten.

An anderen Orten bildet das Parvocaricetum, Bestände aus niederen Carexarten, besonders Carex panicea und vikarisierend Carex Goodenowii den entsprechenden Gürtel der Verlandung; so z. B. im Puschlav, wo Carex Goodenowii das Endglied der Verlandung bildet. Diese Typen folgen als 100 bis 200 m breiter Streifen den Flüssen Westholsteins, vom Flusse durch den Verlanderbestand des Magnocaricetum noch getrennt.

Letzteres ist eine Gruppe von Assoziationen, die meist schon mit den Stengeln im Wasser stehen, also zur Untergruppe der „Verlandungsbestände" gehören, zur Formation der Süßwasserverlandungsbestände oder Rohrsümpfe, aber doch auch mit weniger Wasser als Riedwiesen vorkommen. Besonders macht sich hier das Klima, wenn es auch nicht der bedingende Faktorenkomplex ist, doch modifizierend geltend. Die Magnocariceten und Rohrsümpfe kontinentaler Gegenden brauchen viel Wasser, sie sind schon zum Teil unter Wasser, während im ozeanischen Klima die gleichen Bestände auf die festen Riedwiesen gehen.

Ein sehr weit verbreiteter Typus ist das Caricetum elatae (= strictae). Die Pflanze bildet sehr feste Polster, zwischen denen das Wasser steht. Meist ist diese Segge fast alleinherrschend, oft begleitet von Carex limosa, C. inflata, C. lasiocarpa, Menyanthes trifoliata oder Phragmites und Juncus. In der Schweiz dominiert diese Assoziation viele Sümpfe in der Ebene bis ca. 1000 m. Außerordentlich ausgedehnt ist sie nach Kerners meisterhafter Beschreibung als Zsombek im ungarischen Tieflande. Aber auch über Nordamerika erstreckt sie sich, am Missouri (Pound und Clements) ist Carex elata ebenso begleitet von Carex lasiocarpa, ferner von Carex striata und Spartina cynosuroides.

Wenn das Wasser eine geringe Bewegung zeigt, so ist dies der Standort des Caricetum gracilis und seiner Subassoziation, des Caricetum paludosae: beigemischt finden wir an den Ufern der Seen und Flüsse der Schweiz Carex disticha und C. vesicaria, Juncus obtusiflorus. Auch in Westholstein begleitet diese Assoziation die Flüsse in breitem Gürtel. In der montanen und subalpinen Stufe der Alpen geschieht die Verlandung der Tümpel und Seen sehr häufig durch das Caricetum inflatae. Oft liefert diese Segge 99% des Bestandes, dazwischen stehen vereinzelt viele Seggenarten, Eriophorum angustifolium, Trichophorum alpinum und T. caespitosum, Comarum palustre, Potentilla erecta u. a.

In der alpinen Stufe übernimmt die Hauptverlanderrolle das Eriophoretum Scheuchzeri. Zur Fruchtzeit bieten die massenhaften Wollgrasköpfe einen sehr hübschen Anblick, so häufig im Engadin. Beigemischt finden wir im allgemeinen sehr wenig Arten: Eriophorum angustifolium, Carex Goodenowii, Juncus filiformis, J. triglumis, Cerastium cerastioides, Triglochin palustre usw. Weiter in das Wasser hinaus folgt auf den Magnocaricetumgürtel der Röhrichtgürtel, der in vielen Gegenden die Verlandung auch ganz allein besorgt, in ozeanischen Gegenden bis ins Riedwiesenstadium, da seine herumkriechenden Rhizome auch dort tief ins Grundwasser gelangen können. Weit über die Erde verbreitet ist das Phragmitetum communis in verschiedenen geographischen Varietäten, d. h. mit den den betreffenden Ländern angehörenden Begleitpflanzen. Tonangebend ist Phragmites communis, das Schilf, das mit seinen kräftigen, tiefgehenden Rhizomen im Seeboden feststeht. Bis zu einer Wassertiefe von ca. 2 m geht dieser Bestand, wird dann von Scirpus lacustris abgelöst. Typha latifolia und Typha angustifolia sind häufige Begleiter und können auch herrschend werden. Auch Glyceria aquatica herrscht oft vor, besonders an schwachfließendem Wasser. So finden sich diese Typen im schweizerischen Mittelland; das Schilf geht bis in die subalpine Stufe. Dieselben Arten bilden den „geschlossenen Rohrsumpf" in England, wo Marietta Pallis (in Tansley 1911) die ausgedehnten Sumpfgegenden Ostenglands eingehend behandelt. In den Flußtälern von Thurne, Ant und Bure dominieren Phragmites und Typha angustifolia; im Tal der Yare Glyceria aquatica und Phalaris arundinacea.

Deltagebiete sind beliebte Standorte für Phragmitesbestände. Haben wir schon in den Donaugebieten riesige Röhrichtstrecken, so ist das Delta der Wolga weit herum damit bestockt. Dasselbe Bild zeigt sich am Aralsee und auch in Australien. Wie kaum eine andere Gesellschaft ist das Röhricht verbreitet. Im Mediterrangebiet mischt sich Arundo donax bei.

Von weiteren Verlandern seien noch die folgenden genannt: Juncus arcticus in Grönland, Juncus effusus und J. compressus in Dänemark, Cyperus syriacus in Sizilien, Cyperus papyrus am oberen Nil, Typha domingensis in Venezuela, Malacochaete tatora am Titicacasee, Typha sagittaria in den Südstaaten der Union.

Gehen wir über zur Reihe der Salzwasser-Emersiprata. Das Kochsalz (NaCl) ist den meisten Pflanzen schädlich und nur eine bestimmte Anzahl Arten können es in größerer Menge ertragen. Diese sind meist xerophil gebaut, woraus geschlossen wird, daß das salzhaltige Wasser für die Pflanze schwer verwertbar ist (hoher osmotischer Druck), und der, wenn auch sehr nasse, Boden physiologisch trocken wirkt. Häufig treten Sukkulenz von Blättern oder Stengeln, ebenso eingerollte Grasblätter usw. auf.

Da es sich wiederum um ein graduelles Zunehmen der Wassertiefe handelt, so ist die Anordnung der einzelnen Gesellschaften wieder eine gürtelförmige. Den Riedwiesen des Süßwassers entsprechend, kann man die Formation der Salzwiesen ausscheiden, den Rohrsümpfen oder Süßwasserverlandern entsprechend, die Salzsümpfe. An vielen,

besonders südlichen oder dann sandigen, Küsten vermögen sich keine geschlossenen Gesellschaften zu halten infolge der Ungunst des Standorts; diese werden bei den Strandsteppen zu besprechen sein.

Der trockenste Gürtel der Salzwiese ist in Nordeuropa meist ein Juncetum. In Jütland dominiert Juncus Gerardi, in England Juncus maritimus. An der Holsteinschen Küste dominiert Festuca rubra littoralis an diesen Stellen, die nicht regelmäßig von der Flut überschwemmt werden.

Glaux maritima, Plantago maritima und P. coronopus, Agropyrum pungens können beigemischt sein. In all diesen Ländern folgt meerwärts ein Gürtel des Festucetum thalassicae (synonym Glycerietum maritimae). Festuca thalassica herrscht meistens vor, darin treffen wir die hübschen violetten Limonien, hauptsächlich Limonium vulgare (= Statice limonium), ferner Statice (Armeria) maritima. Lokal dominieren und bilden Subassoziationen Atriplex portulacoides und Artemisia maritima, häufig ist ferner Silene maritima, Suaeda maritima und Suaeda fruticosa.

Den nächsten, äußersten Gürtel bilden in verschiedenen Gegenden zwei verschiedene Assoziationen. Am häufigsten ist das Salicornietum herbaceae. Diese kleine einjährige rötliche Sukkulente, Salicornia herbacea, bedeckt manchmal allein das Gebiet; ein wunderbares Bild bietet sie an der Ostküste Englands, wo sich in das Rot dieser Pflanze, die Zwischenräume ausfüllend, dicke Lager von ganz schwarzer Pelvetia canaliculata mischen. Größere Mischung bieten die reichen Salzsümpfe von Hayling Island in Südengland. Zwischen der Salicornia herbacea finden wir Salicornia ramosissima, S. disarticulata Moss, S. perennis var. lignosa, Suaeda maritima, Aster tripolium. Im übrigen ist Südengland die Hauptgegend für das Spartinetum als Verlander. In dichten Massen begleiten das Ufer, für andere Pflanzen fast uneindringlich, die harten Stengel von Spartina stricta und Spartina alterniflora, im Southampton-Meerarm ist es meist deren fertiler Bastard Spartina Townsendii, der sich dort im letzten Jahrhundert enorm ausgedehnt hat.

$\beta\beta$) Formationsgruppe Submersiprata, submerse Wasserwiesen. Unter Submersiprata, submersen Wasserwiesen verstehen wir Aquiprata, die von makrophytischen Wasserpflanzen gebildet werden, deren Laubsprosse sich unter Wasser oder auf der Wasseroberfläche befinden.

Die Vegetationsorgane besitzen nicht mehr, wie bei der vorherigen Gruppe, genügend Festigkeit, sich selber zu tragen, sie fluten im Wasser und sind dafür zugfest gebaut. In der Physiognomie gleichen diese Gesellschaften unter Wasser teils den immergrünen Wiesen, so z. B. die dichten Seegrasbestände, teils auch den Hochstaudenwiesen, so z. B. die Potamogeton- und die Seerosenbestände.

Diese Gruppe ist das Phytobenthos von Häckel, die Ufervegetation. Nach dem Salzgehalt läßt sich wieder eine Süßwasser- von einer Salzwasserreihe trennen, in jeder Reihe bestehen durchgreifende Unterschiede, je nachdem die Pflanzen im Bodenschlamm wachsen oder an den Steinen festhaften. Wir haben daher vier Formationen zu unterscheiden, in deren jeder sich nach dem abnehmenden Licht Gürtel verschiedener Assoziationen bilden. Daran sind noch anzuhängen die Bestände des Brackwassers, und der Schmutzwässer.

Limnäenformation, eine Süßwasserformation. Die Pflanzen wurzeln in der Erde, bleiben ganz untergetaucht und entwickeln Schwimmblätter an der Wasseroberfläche. Sie gliedern sich als tiefer ins Wasser gehender Gürtel an die Rohrsümpfe an, in die ihre Komponenten auch noch hineinreichen. Zum Unterschied von der folgenden Formation der an Steinen festhaftenden bestehen die Limnäen meist aus Blütenpflanzen.

In den warmen Wassern der Tropen finden wir die bekannte Victoria regia und ihre physiognomischen Verwandten als Repräsentanten. In der gemäßigten Zone bilden den obersten Gürtel, vom Rohrsumpf bis etwa 5 m vordringend, die verschiedenen Seerosen, Nymphaea alba, Nuphar luteum und N. pumilum mit Myriophyllum und Sparganiumarten, Hippuris. In alpinen Seen kommen Gürtel von Sparganium affine und S. minimum vor, von Hippuris vulgaris rhaetica; hier blühen auch prachtvoll die alles weiß übersäenden Sterne von Ranunculus flaccidus. Im nordeuropäischen Flachland sowie in einzelnen Teilen Englands, besonders dem Flußgebiet der Ant in Ostnorfolk, bildet die sich stark vegetativ vermehrende Stratiotes aloides eigene subaquatische „Aloewiesen". An anderen Orten ist es Lobelia Dortmanna, die eine ähnliche Rolle spielt und in Westirland findet sich Eriocaulon septangulare, die zu den amerikanischen Limnäen gehört. Auch diese subaquatischen Wiesen werden geweidet. In der ariden Gegend des Titicacasees wird das Vieh in den See getrieben, dort weidet es, nur mit dem Kopf aus dem Wasser ragend, die Ceratophyllen und Potamogetonen ab.

Einen tieferen Gürtel bildet das Potamogetonetum, viele Arten der Gattung Potamogeton nehmen daran teil. Bis 8 m tief ins Wasser können diese Armleuchtergewächse gehen und bilden ausgedehnte subaquatische Hochstaudenwiesen. In diesen Gürtel gehört auch Elodea canadensis, die früher nur in Kanada Bestände bildete, sich aber seit der Einführung in Europa durch Babington weit verbreitet hat.

Am tiefsten geht das Characetum, eine Assoziation aus Charen und Nitellen gebildet, sie dringt im Bodensee bis 30 m unter Wasseroberfläche vor. Diese in den Seen häufige Assoziation vermag auch in die Alpen zu steigen, sie gedeiht z. B. noch im Lago Nero auf der Bernina bei 2220 m, es ist ein Wiesengürtel bei

durchschnittlich 1 m unter Wasser von Nitella gracilis.

Im Schutze all dieser Pflanzen leben auch die freischwimmenden Pleustonpflanzen, die wir nach Ostenfeld nicht als eigene Formation aufzählen, sondern als Bestandteil der Limnäen.

Die entsprechende Formation des Salzwassers ist nach Warming die Enalidenformation. Sie ist im allgemeinen viel einfacher gebaut als die des Süßwassers in bezug auf ihre Makrophytenvegetation. Am bekanntesten sind die Seegraswiesen der nord- und mitteleuropäischen Küsten, das Zosteretum marinae, meist aus reinen Beständen der Zostera marina gebildet, der sich Zostera nana gegen Süden in steigendem Maß beimischt.

Das Zosterablatt zeigt sehr ausgeprägt den Typus des flutenden Blattes, dem bewegten Wasser angepaßt: lang und schmal, der Bändertypus. Diese Bestände gehen bis 14 m Tiefe. Eine andere Pflanze bildet die gleichartigen submarinen Wiesen des Mittelmeeres, es ist Posidonia oceanica. Der Enalidengürtel des Brackwassers besteht meist aus Ruppia- und Zanichelliaarten.

Nereiden. Diese haben ausgesprochene Haftorgane, da sie nicht im Erdboden wurzeln, sondern an den Felsen haften. Faden- und Bänderformen herrschen, oder die Pflanzen bilden gar eine Kruste auf den Steinen. Eher arm an Formen ist das Süßwasser gegenüber dem Meerwasser.

Die Limno-Nereiden-Formation setzt sich meist aus Chlorophyceen und Cyanophyceen zusammen, wie die Nereiden überhaupt meist aus Algen bestehen. Hingegen wächst eine Gesellschaft von Blütenpflanzen an den Felsen tropischer Wasserfälle, d. h. also in stark bewegtem Wasser, alle aus der Familie der Podostemaceen. Standort und Bau sind ziemlich verschieden von den anderen Limnonereiden, so daß man das Podestemacetum wohl in eine eigene Subformation fügt.

An den Steinen der schweizerischen Seeufer haften Grünalgen, die Schröter für den Bodensee zusammenfaßt als Encyonemetum, da es aus Encyonemaarten mit eingestreuten Moosen besteht. Dazu gehören eine Reihe Subtypen, der der Spirogyra adnata, der Tolypothrix penicillata in der Spritzstufe und der Schizothrix fasciculata, die mit anderen mit Kalk inkrustierten Schizophyceen auf dem Grenzgürtel „Furchensteine" bildet. Die kalten Alpenwässer nähren Hydrurus und ähnliche Steinhafter.

Viel reicher in Ausbildung und Formen ist die nur aus Algen bestehende Halo-Nereiden-Formation. Nach der Tiefe des Meeres nimmt das eindringende Licht rasch ab und danach kann man Tiefenstufen unterscheiden. Im allgemeinen verlangen die Grünalgen am meisten Licht, es folgen die Braunalgen und zuletzt die Rotalgen. Nach der Wärme, dem Salzgehalt und der Bewegung des Wassers tragen die verschiedenen Meere verschiedene Assoziationen. Die üppigste Ausbildung findet man merkwürdigerweise in den kalten Meeren, wo geradezu große Dickichte gebildet werden von enorm langen Algenbändern; Laminaria longicruris ist in Grönland bis zu 25 m Länge beobachtet worden. Sehr gut bekannt ist diese Formation in Island durch die eingehende Arbeit von Helgi Jonssen (1912). Gürtelweise unterscheidet er eine große Anzahl Assoziationen. In der Litoralstufe, die bei jeder Ebbe aus dem Wasser heraustritt, zu oberst die Prasiola stipitata-Assoziation, dann einen Gürtel von einer Gruppe Gesellschaften fadenförmiger Algen wie Ulothrix flacca, Urospora mirabilis, Monostroma groenlandicum, Bangia fuscopurpurea, Porphyra umbilicalis. Es folgt der stärkste Gürtel der Fucaceen in sechs Assoziationen als Untergürtel, der der Pelvetia canaliculata, des Fucus spiralis, des Fucus vesiculosus, des Ascophyllum nodosum, des Fucus inflatus und des Fucus serratus. Dieser Gürtel hat auf jeden Fall auch außerhalb dieses Gebietes weite Verbreitung, indem ich die ersten vier Untergürtel auch an der Küste von Westirland antraf, wie auch die nächstfolgende Assoziation der Enteromorpha intestinalis. Nach dieser folgt die Acrosiphonia incurva. Die nächste Stufe, die semilitorale, die nur bei starken Ebben aus dem Wasser heraustritt, beginnt mit der Assoziation des Monostroma fuscum und M. Grevillei, es folgen die der Chorda filum, der Rhodymemae, der Polysiphonia urceolata, der Corallinen.

In der sublitoralen Stufe, die immer von Wasser bedeckt bleibt, also von der Ebbengrenze bis etwa 30 m sich abwärts erstreckt, folgen die Laminariaceengesellschaften von Sacorrhiza dermatodea, Alaria Pylaii, Laminaria faeroensis, Alaria esculenta, Laminaria saccharina, L. digitata, L. hyperborea. Weiter zu nennen ist die Assoziation von Desmarestia aculeata, die Tiefwassergesellschaften von Florideen wie Polysiphonia arctica. In den Fjorden treten Lithothamnion Ungeri und L. tophiforme dazu. Als Unterwuchs unter den verschiedensten Dominierenden der Gürtel treffen wir Krustenalgen.

γ) Formationsklasse Sphagniprata Hochmoore. Unter Sphagniprata, Hochmooren, verstehen wir Pflanzengesellschaften, die, unabhängig vom Grundwasser, nur auf das Meteorwasser angewiesen sind, Sümpfe bilden und ihren Boden, vorzugsweise durch eine Sphagnumdecke, selber erzeugen. Verhältnismäßig wenige Arten kommen hier vor.

Diese Klasse genießt eigentümliche, von allen anderen abweichende Bodenbedingungen. Bedingend ist die Gattung Sphagnum, Moose von feinporösem Bau, die große Mengen Wasser kapillar festhalten können und durch diesen Schwamm einen Abschluß gegen unterliegenden Mineralboden bilden. Das Moos schafft also selber den Boden: an der Spitze wächst es immer weiter, die absterbenden unteren Teile bilden den mineralarmen Grund. Die Gesellschaft braucht viel Wasser, ist aber durch den Abschluß nach unten ganz auf Meteorwasser angewiesen. Diese Verhältnisse geben dem

Hochmoor eine isolierte Stellung, sie erscheint von so hoher ökologischer Wertigkeit, um daraus eine eigene monotypische, also nur die eine Formation Hochmoor enthaltende Formationsklasse zu machen.

Ist es in erster Linie der selbstgebildete Boden, also ein edaphischer Faktor, der das Hochmoor bedingt, so gehören doch ganz bestimmte Klimafaktoren dazu, um die Entstehung zu gestatten. Das große Wasserbedürfnis kann nur ein ozeanisches Klima befriedigen, andererseits geht die Bodenstoffproduktion am besten in der kalt gemäßigten Zone vonstatten, da in der arktischen die Stoffproduktion zu gering, in warmen Gegenden die Konkurrenz zu groß, in trockeneren die Verwesung zu rasch ist, um die Vertorfung herbeizuführen, diesen Prozeß, der zwischen der durch Oxydation herbeigeführten Verwesung und der durch Reduktion herbeigeführten Fäulnis steht, also bedingt ist von Sauerstoffarmut, die durch den Wasserabschluß entsteht. Da die tieferliegenden Nährstoffe nicht nachgezogen werden, sondern nur Humus auf Humus gehäuft wird, von ebenfalls nährstoffarmem Regenwasser begossen, so ist der Sphagnumtorf sehr nährstoffarm. Nur wenige Pflanzenarten können auf solchem Substrat wachsen, sie bilden daher eine sehr charakteristische Pflanzengesellschaft.

Die Gebiete, die Hochmoor tragen, sind Gegenden von ozeanischem Klima mit einer mittleren Jahrestemperatur unter 10°, also größere Teile von Nordeuropa, Nordamerika, auf der südlichen Halbkugel die antarktischen Inseln, Patagonien, Neuseeland, Tasmanien.

Wohl am häufigsten entsteht das Hochmoor auf einem Flachmoor. Letzteres wird oberhalb des limnotelmatischen Punktes von einzelnen Sphagnumbülten durchwachsen, dann haben wir das Uebergangsmoor, für welches Scheuchzeria palustris charakteristisch ist nebst Rhynchospora alba und Rh. fusca, Carex chordorrhiza und Lycopodium inundatum. Auf diesem kann dann das eigentliche Hochmoor, Sphagnummoor, aufbauen. Diese Art des Aufbaus ist in der Schweiz am häufigsten, ebenso in den Niederungen von Nordengland, wo diese Sukzession auf altem Aestuariumboden und Seeböden auftritt. An der Westküste von Schweden und Norwegen fand Warming das Hochmoor auf nacktem, überrieseltem Silikatgestein aufgebaut, nach Gräbner auf dem sterilen nassen Sand des Heidebodens und andererseits auf dem Humus der Wälder und der Heiden. Sitensky fand es in Böhmen auch auf Tonboden entstanden.

Die Sphagnen haben zentrifugales Wachstum. Da es nach oben und nach der Seite wächst, bekommt es eine gewölbte Polster- oder Uhrglasform; von dieser Hochwölbung stammt der Name „Hoch"moor. Dieses zentrifugale Wachsen geht unabhängig von der Bodengestaltung über Hügel und Gehänge. Wenn irgendwo Moos abstirbt durch Beschattung, die es sehr schlecht erträgt, oder Austrocknung, bildet sich ein Loch, Kolk genannt, durch welches Luft eintritt und dadurch weiteren Zerfall herbeiführt. Solche Löcher können 4 bis 8 m Tiefe und 10 bis 20 m Breite erhalten. Kleinere Löcher, durch Menschentritt veranlaßt oder durch Flechten, die das Wachsen des Torfmooses hindern, heißen Schlenken. Solche Löcher, die sich natürlich mit Wasser füllen, werden von wasserliebenden Sphagna besiedelt, die ganz dunklen Torf liefern. Sie füllen nach und nach das Loch aus bis zum Wasserspiegel hinauf. Darauf können dann wieder die gewöhnlichen hellen Sphagna aufbauen. Solche wiederholte Auswachsungen sehen in späteren Torfstichen jahrringartig aus und sind schon für Klimaschwankungen gehalten worden. Wenn das Moor nicht all sein Wasser halten kann, so fließt es in sogenannten „Rüllen" ab, kann sich am Rand in Tümpeln, den „Flarken" sammeln oder zentripetal fließend, in der Mitte ein „Lagg" (v. Post und Sernander) bilden, eine Mischung von Torf mit bis 97% Wasser. Auf diesen kann Schwimmrasen entstehen, der sehr gefährlich wird, wenn man ihn zu betreten versuchen sollte. Können die seitlichen festeren Partien den Druck dieser Schlammasse nicht aushalten, so gibt es einen „Moorbruch", zu vergleichen mit einem Dammbruch: Die torfige wässerige Masse wälzt sich muhrgangartig weg, alles einhüllend. Das Wasser verliert sich und Hügel ohne Schichtung setzen sich ab.

An den Rändern ist das Hochmoor naturgemäß trockener, aber auch das ganze kann durch mannigfache Ursachen trockener werden; durch Zurückgreifen von Bächen, die das Wasser aufnehmen, durch Moorbrüche, die einen Ablauf schaffen, durch Torfstich und Drainierung usw. Das Resultat ist dasselbe, ein Trockenerwerden und damit ein Wechsel der Assoziation, bis man bei der Heide angelangt ist als dem trockensten Schlußglied. Die Flora der Hochmoore setzt sich außer den Sphagna und einer Reihe anderer Moose hauptsächlich zusammen aus Ericaceen und Wollgräsern, ferner treten fleischfressende Arten auf: Drosera in Europa und auf der südlichen Hemisphäre, in Nordamerika Sarracenia und Dionaea. Die Ericaceen werden auf der südlichen Halbkugel ersetzt durch die Epicridaceen. Aus allen Phasen und Uebergängen lassen sich etwa folgende Assoziationen herausschälen.

Der nasseste Typus ist das Sphagnetum. Sphagnum cymbifolium, S. recurvum u. a. bilden weitaus die Hauptmasse. Oxycoccos quadripetalus und Andromeda polifolia durchspinnen den Moosschwamm und hängen ihre zierlichen Blüten aus. Drosera rotundifolia, D. intermedia und D. anglica sind da, es treten Eriophorum vaginatum und E. angustifolium auf, im Norden auch Rubus chamaemorus und Erica tetralix.

Die nächste Stufe ist das Eriophoretum vaginati. Dieselben Arten wie im vorhergehenden kommen vor, dazu noch Vaccinium myrtillus, Empetrum nigrum, Calluna vulgaris, Trichophorum caespitosum, Molinia coerulea, im Norden Narthecium ossifragum, aber Eriophorum vaginatum ist, besonders auf englischen Mooren, alles beherrschend und oft ohne Begleiter große Hügelzüge der Penninen ganz bedeckend, besonders zwischen 350 m und 600 m. Mit diesem wechselnd kommt in den Wicklowbergen in Irland das Trichophoretum caespitosi vor. Auf den Penninen sind die Kuppen meist bedeckt von dem Vaccinietum myrtilli Sphagniprati; darin sind die Pflanzen des Sphagnetum meist schon alle zugrunde gegangen, häufig ist Empetrum und Calluna, hier und da findet sich noch Eriophorum angustifolium und selten E. vaginatum, Rubus chamae-

morus, dann aber schon Nardus, Deschampsia flexuosa, Festuca ovina, Juncus squarrosus, Rumex acetosella. Es findet hier schon eine Andeutung statt zum Uebergang in trockentorfhaltige Narduswiesen. Dies tritt in den höheren Lagen der Penninen ein; in tieferen Lagen Englands bedeckt diese trocken gewordenen Moore ein Callunetum, das nur noch nach dem darunter liegenden Moorboden meist zu den Hochmooren gezählt wird, aber nach dem Pflanzenwuchs, der Pflanzengesellschaft, die hier doch beschrieben werden soll, zu den Heiden gehört. Diese Heidemoore oder besser Moorheiden, sind der klassische Boden für die Rebhuhnjagd (Lagopus scoticus), für welche ausgedehnte Gebiete Englands und Schottlands gepflegt und nicht anders genutzt werden, nur hier und da abgebrannt, damit neue Schößlinge dem Wild wieder gute Nahrung bieten. Weite Flächen Irlands sind von einer anderen Assoziation bedeckt, dem Molinietum coeruleae depauperatae, in welchem die Leitart fast allein herrscht.

Zu gedenken ist hier noch der Bäume, die das Moor betreten können, aber allerdings meist in krüppeliger Form, der typischen Hochmoorform, den Kuscheln. Es ist dies in den Alpen Pinus montana, im Norden Pinus silvestris. Solange die Bäume, wie meistens, dünne Stämme und magere Benadelung zeigen, geben sie nur unbedeutenden Schatten, so daß die lichtliebende Pflanzengesellschaft noch leben kann. Die Hochmoore können aber schließlich in Föhren- oder Birkenwälder übergehen.

2e) Vegetationstypus Deserta, Einöden. Unter Deserta, Einöden, fassen wir alle aus wurzelnden Pflanzen gebildeten Gesellschaften zusammen, die den beweglichen oder unbeweglichen und von Wasser nicht bedeckten Boden andauernd nicht so zu bekleiden vermögen, daß sie auf ein allfällig niedereres Stockwerk einen wesentlichen Einfluß ausüben, die also offene Pflanzengesellschaften sind.

Uebt bei allen vorhergehenden Pflanzengesellschaften infolge der Geschlossenheit der Vegetation jedes höhere Stockwerk einen Einfluß auf das tiefere aus — Gesträuch auf Bodendecke, Gehölz auf alles andere —, so sind in diesem Vegetationstypus solche vereinigt, bei denen dies nicht mehr der Fall ist. Die vereinzelten Bäume, zerstreut stehende Sträucher, lassen der Staude, dem Gras, das nicht darunter, beschattet, sondern mehr oder weniger weit daneben steht, jede Entwickelungsfreiheit, insbesondere lassen sie ihnen das Licht. Indem diese Pflanzen mit Zwischenräumen nebeneinander wachsen, haben sie geringen Einfluß auf die ökologischen Bedingungen ihrer jeweiligen Nachbarn. Ganz anders liegt der Fall bei denen, die stockwerkartig übereinander wachsen. Dies gab Veranlassung zur Trennung in verschiedene Vegetationstypen. Die Bewachsung besteht daher meist aus einem Gemisch von Sträuchern, zum Teil auch Bäumen, von Gräsern und Kräutern; besonders beliebt ist Spalierwuchs und Polsterwuchs im weitesten Sinn.

Alle Faktorengruppen können Einöden bedingen, die klimatisch bedingten ragen aber hervor durch ihre ungeheure Ausdehnung. Die Hochdruckgebiete der Subtropen bilden zwei riesige Einödengürtel um die Erde. Im Innern der Kontinente, wo das Klima stark kontinental ist, dehnen sie sich noch weiter nach Norden aus. Es sind die Gebiete großer Trockenheit. Eine andere Gruppe von klimatisch bedingten Einöden bilden die physiologisch trockenen Kälteeinöden in den polaren sowie hochalpinen Gegenden.

Edaphisch bedingte Einöden kommen in jedem Klima vor, überall kann der Standort so ungünstig werden, daß die Vegetation eine offene bleibt. Hier wirkt die Beweglichkeit des Bodens bei Geröllhalden, bei Dünen, bei Flußschottern oder der Salzgehalt bei den Strandsteppen. Hier kann eventuell auch noch eine andere Vegetationsgruppe angefügt werden: Die Beweglichkeit des Bodens kann nicht nur eine natürliche sein, sondern auch eine künstliche durch Pflügen, Umgraben, Aufwerfen, so daß die Ruderal- und Segetalvegetation entsteht. Weitere Einöden entstehen auch dadurch, daß die oberirdischen Vegetationsorgane wiederholtem Druck und Quetschen ausgesetzt sind, also die Ruderalstandorte von Straßen und Plätzen, wo der Fuß von Mensch und Tier auf das Gedeihen der Vegetation hemmend wirkt.

α) Formationsklasse Siccideserta, Steppen. Unter Siccideserta, Steppen, verstehen wir die Einöden, bei denen mehr als die Hälfte des Bodens von der Vegetation bedeckt wird, von der viele Arten zu den Therophyten, Halophyten, Sukkulenten, Halbkugelsträuchern und Polsterpflanzen gehören. Sie zeichnen sich dadurch aus, daß die mehrjährigen Arten reduzierte, aber mechanisch versteifte Vegetationsorgane von graugrüner Farbe besitzen, so daß die Gräser durch viel Bast, die Stauden durch Holz strauchartig werden.

Die Steppen sind klimatisch bedingt durch ein trockenes, zeitweise heißes Klima von kontinentalem Charakter. Sie begleiten die Wüsten meist in breitem Gürtel.

Steppe und Wüste sind nicht prinzipiell, sondern nur graduell voneinander verschieden, zum Teil sind es dieselben Pflanzen in beiden, die weiter auseinander rücken, indem den extremeren Verhältnissen der Wüste nur die kräftigsten gewachsen sind. Betreff Trockenheit läßt sich etwa sagen, daß die Wüste eine jährliche Niederschlagsmenge von 0 bis 25 cm hat, die Steppe von 25 bis 50 cm. Die Baumlosigkeit ist für diese Einöden charakteristisch, doch will das nicht sagen, daß gar keine Bäume vorkommen,

sondern nur, daß deren so wenige sind, daß sie nicht das Wesentliche der Landschaft ausmachen, nicht einen wesentlichen Einfluß auf das untere Stockwerk ausüben. Einzelne Bäume gibt es überall dort, wo das Grundwasser in für sie erreichbarer Tiefe liegt, also in den kleinen Depressisonen, den Dayas und Wadi des Saharanordrandes, andererseits bekanntlich in den Savannen. So natürlich die Steppen auf den ersten Blick erscheinen, so sind sie doch oft zoogen beeinflußt. Sie werden als Weide verwendet, zu diesem Zweck auch viel abgebrannt. Wo die Weidewirtschaft vorteilhaft ist, sind auch die Steppen künstlich auf Kosten des Waldes vergrößert worden. Die einmal umgewandelte Steppe läßt sich dann schwer oder nicht mehr in den ursprünglichen Wald zurückverwandeln. Die ungarische Pußta ist jedenfalls auf diese Weise vergrößert worden, und auch aus Deutsch-Ostafrika ist solche künstliche Steppenbildung bekannt.

Der Name „Steppe" ist wie so mancher Vulgärname ein rein geographischer oder wirtschaftlicher Begriff und nicht geobotanisch, daher wird er auch von verschiedenen Autoren ganz verschieden gefaßt. Die russischen Autoren möchten den Ausdruck auf die auf humusreichem, salzhaltigem Boden wachsende Grasvegetation beschränkt wissen, ihre Schwarzerdsteppe, Tschernosjom Stjep; demgegenüber steht aber der allgemein eingebürgerte Begriff der Steppe in nichtrussischen Sprachen als humusarme, offene Gras-, Kraut- und Strauchvegetation arider Gegenden. Auch der Ausdruck Grassteppe für diese südrussischen Steppen ist nicht unzweideutig, da auch viele ökologisch ganz anders geartete Steppen von Gräsern dominiert werden, so die Halfasteppen (Stipa tenacissima) und Drinnsteppen (Aristida pungens) Algeriens. Die Russen möchten alle Einöden, die nicht zur Tschernosjom Stjep gehören, mit Wüsten als Uebersetzung von Pusstynja bezeichnen. Der deutsche Ausdruck Wüste jedoch erweckt die Vorstellung einer viel stärker offenen, extremeren Pflanzengesellschaft, wie sie hierbei nicht mit eingeschlossen wäre. Andererseits ist das russische Wort Pusstynja Wüste, von pusstoi, leer, öde, ins ungarische als Pußta eingedrungen für eine Pflanzengesellschaft, die der russischen Stjep und nicht der Pusstynja entspricht.

Die Steppen tragen viele Therophyten, Sukkulente und Polsterpflanzen neben mehr oder weniger niedrigen Stäuchern. Die Vegetationsorgane der perennierenden Pflanzen sind großenteils mechanisch versteift durch Holz oder Zellulose. Man kann nicht eigentlich zwischen Grassteppen unterscheiden, da aus der systematischen Gruppe der Gräser in den subtropischen Steppengebieten Arten vorkommen, die durch Zellulose so versteift sind, daß sie strauchwertig werden (S t i p a t e n a c i s s i m a in Algerien) und mit ihren perennierenden Vegetationsorganen zur selben Vegetationsform zu rechnen sind, wie die mit ihnen zusammenwachsenden Sträucher, ähnlich wie wir es bei den „Kräutermatten" der Alpen gesehen haben, von denen manche Assoziation durch Gräser dominiert wird.

Einen Uebergang zwischen den Einöden und den Wiesen bildet eine Gruppe von Pflanzengesellschaften, die noch einen mesophilen Charakter trägt, indem in der Vegetationszeit der Regen ein ziemlich reicher ist; diese Zeit ist aber zu kurz, um Baumwuchs zu gestatten. Es sind hauptsächlich Gräser, die dominieren; die Vegetationsdecke ist eine zwar lückenhafte, kann aber doch noch fast als eine mehr oder weniger geschlossene betrachtet werden. W a r m i n g nennt sie W i e s e n s t e p p e n. Es ist die Frage, ob sie nicht besser zu den Duriprata gestellt werden; immerhin unterscheiden sie sich von jenen dadurch, daß sie viel mehr Zwiebelpflanzen und Einjährige besitzen und wahrscheinlich neben der Winterruhe eine mehr oder weniger ausgesprochene Sommerruheperiode durchmachen, was aber noch nicht ganz klargestellt ist. Sie gehören der gemäßigten Zone an. Es sind das die eurasiatischen und amerikanischen Grassteppen oder R a s e n s t e p p e n (wie ich sie nennen möchte, um eine Verwechselung mit den nicht rasigen, aber von Gras dominierten subtropischen Steppen auszuschließen): die u n g a r i s c h e P u ß t a, die s ü d r u s s i s c h e T s c h e r n o s j o m S t j e p (als Steppe im engsten Sinn oft beschrieben), die P r ä r i e n Nordamerikas (nicht alle, da unter dem geographischen Begriff Prärien wiederum auch ökologisch anders geartete Steppen mit bezeichnet werden), die P a m p a s in Südamerika. Kalte mehr oder weniger schneereiche Winter bilden ein wichtiges Moment für die Wasserversorgung; starker Wind ist jedoch damit verbunden, der dem Baumwuchs sehr schädlich ist und daher zur Erhaltung der Steppe beiträgt. Der Boden ist ziemlich reich an Humus, sowohl in Rußland wie in Amerika.

Rußlands und Ungarns herrschende Steppengräser sind Stipa capillata und Stipa pennata, weitverbreitet, besonders in Ungarn ist das Andropogetum grylli, die besten Schwarzerdlagen nimmt die Assoziation mit dominierender Festuca vallesiaca und Koeleria cristata ein. Großer Blumenflor belebt das Steppenfrühjahr, zuerst von Zwiebelpflanzen, später von höheren Stauden, vielen Umbelliferen, Labiaten und Papilionaceen. Der Sommer zeigt dürre Oede, im Herbst tritt wieder eine spärliche Flora auf; in den besseren Lagen kann auch die Vegetation etwas länger dauern, so besonders in einzelnen Präriegegenden.

Die nordamerikanische Prärie wird von nahe verwandten Gräsern dominiert. In der „P r ä r i e g r a s a s s o z i a t i o n" sehen wir wiederum Koeleria cristata, diesmal vereint mit Sporobolus asperifolius, Eatonia obtusata und Panicum Scribnerianum dominieren, in der „B ü f f e l g r a s a s s o z i a t i o n" Bouteloua curtipendula und B. oligostachya neben dem Typus der Bulbilis dactyloides. Wo der Boden sandiger ist, tritt Andropogon scoparius, bestandbildend mit Stipa comata, weiterhin Aristida purpurea und A. basiramae usw. auf. In dem dort nicht so trockenen Sommer treten hohe Kompositen besonders hervor.

Die Kontinentalität des Klimas kann aber

auch auf dem starken Wechsel von Trocken und Naß allein beruhen ohne die großen Temperaturdifferenzen. Geht man von den Pampas äquatorwärts, so nehmen die Wintertemperaturen stark zu, die Temperaturen der verschiedenen Monate zeigen keine sehr großen Unterschiede mehr, wir haben aber eine starke Regenzeit und eine starke Trockenperiode, welch letztere wieder sich als mehr oder weniger baumfeindlich erweist. Hier tritt uns die Savanne entgegen. Sie ist von Gräsern beherrscht, Sträucher und Bäume sind eingestreut nebst zahlreichen Stauden, in den Llanos von Britisch-Guyana besonders Kompositen, Leguminosen und Amarantaceen. Je nach der Ergiebigkeit der Regen wird die Grasflur bis über mannshoch, zwischen den Rasen aber doch immer nackte Zwischenräume lassend. Wo die Bedingungen weniger baumfeindlich sind, nehmen die Bäume mehr und mehr zu, bis man von einem Savannenwald sprechen kann, in dem aber naturgemäß viele der ökologischen Faktoren gewechselt haben, er gehört zu den Wäldern, nicht mehr zu den Steppen. Wenn die Trockenperiode eintritt, werden diese blumenreichen Grasfluren öde und trocken und verdorren. Dieses Klima ist in den Tropen und teilweise in den Subtropen sehr verbreitet, es nehmen daher diese Savannen sowohl in den Ebenen als den tropischen Gebirgen große Strecken ein, in Brasilien, in Australien und besonders in Afrika. Wo die Kälte zunimmt, erhalten wir Uebergänge zu den Prärien; wo das Klima weniger baumfeindlich ist, zeigen sich je nach der Trockenheit Uebergänge zu den Hiemisilvae, die sich durch Laubfall gegen die Dürre schützen, oder zu den immergrünen Durisilvae von Eukalypten in Australien.

Gehen wir über zur nächsten Gruppe von Steppen, den winterkalten Strauchsteppen (Steppenwüsten, Wüstensteppen, der russischen Polupusstynja). Zwischen den subxerophilen Schwarzerdsteppen Südrußlands und den asiatischen Wüsten liegt ein großer Gürtel Strauchsteppe, in der Arten von Artemisia vorherrschen, und die daher Wermutsteppe genannt wird.

Hierzu gehört die Kalmückensteppe zwischen dem unteren Wolgalauf, dem Kaspi, dem Manytsch und den Jergenibergen, welche von der Wolgabiegung bei Sarepta südwärts verlaufen. Die typische Wermutsteppe hat einen hellbraunen Lehmboden, Humus wie im Schwarzerdgebiet kann sich nicht bilden, das Klima ist zu extrem (eingehend in Rübel, Die Kalmückensteppe bei Sarepta, Festband von Englers Botanischen Jahrbüchern 1914).

Von einer ähnlichen Steppe sind große Strecken in Nordamerika zwischen den Rocky Mountains und der Sierra Nevada bewachsen, Assoziationen von Artemisia tridentata nach Pound und Clements auf den Hochebenen, von Artemisia filifolia auf ausgedehnten Sandgebieten und in den „Bad lands" der dornige Strauch Sarcobatus vermiculatus und Eurotia lanata.

In der subtropischen Steppe des algerischen Hochlandes fehlt die Kälteperiode der oben beschriebenen Steppe; der kälteste Monat bleibt über 0°, nur die Minima gehen darunter. Es tritt keine Winterruhe mehr ein, aber eine Sommerruhe. Die Niederschläge belaufen sich auf 20 bis 50 cm. Große Strecken zwischen dem Tellatlas und dem Saharaatlas sind von diesen Steppentypen bewachsen.

Hier ist in erster Linie die Halfasteppe, das Stipetum tenacissimae, zu erwähnen. Der kiesige Boden ist mit dicken Horsten des Halfagrases lückenhaft besetzt. Dieses Gras ist stark durch Zellulose versteift, seine Blätter sind mehrjährig (mindestens zweijährig), es ist ökologisch also eigentlich als Strauch anzusprechen. Der Bast wird in großen Mengen gewonnen und als vegetabilisches Roßhaar verwendet. Wenn der Boden weniger durchlässig wird, so beginnt Lygeum spartum zu herrschen, ebenfalls ein derbes Gras. Es bildet dies den Uebergang zur Artemisia herba alba-Steppe, die auf Lehmboden im selben Klima wächst und große Strecken bedeckt. Artemisia campestris ist beigemischt, ferner Schismus calycinus, Plantago albicans, sowie das vom Weidevieh nicht berührte Pegamon harmala. Selbstredend gedeihen dazwischen die kurzlebigen Annuellen. Das Artemisietum herbaealbae wächst auf stärker salzhaltigem Boden als das Halfagras; reichern sich die Salze weiter an, so erhalten wir die typische Salzsteppe, die in den algerischen Schotts von Halocnemon strobilaceum beherrscht wird, dem verschiedene Salsolae, Salicornia herbacea, Atriplex halimus, Anabasis articulata, Halogeton satyrus usw. beigemischt sind. Die Frühlingsflora fehlt der Salzsteppe. Zwischen den Sträuchern sieht man weiße Salzausblühungen, die nach Hartwich 43% $MgSO_4$, 24% $CaCO_3$, 12% Kochsalz, das übrige an Eisen, Kieselsäure und organischer Substanz enthalten. Die Salzsteppe ist meist feucht, kann aber Trockenrisse aufweisen. Wir besuchten die Salzsteppe in el Kreider, wo die wenig salzhaltigen Gebiete von Lygeum spartum eingenommen sind. Bei Salzzunahme folgt ein Gürtel von Frankenia thymifolia und sodann die eigentliche Salzsteppe von Halocnemon. Die spanische Salzsteppe zwischen Elche und Orihuela wird von Salicornia fruticosa beherrscht mit Atriplex halimus, Beta maritima, Suaeda fruticosa, Inula crithmoides. Die spanischen Steppen zeigen auch Halfasteppe, Lygeumsteppe und Kleinstrauchsteppen.

In Südafrika liegen ungeheure Steppengebiete, die noch sehr wenig erforscht sind. Was davon bekannt ist, findet sich in Marloths Kapland. Da ist vor allem die Karroo (karroo heißt dürr), deren Gebiet wohl größtenteils

zur Steppe zu zählen ist, teilweise vielleicht schon zur Wüste.

Um ein geringes feuchter, aber auch kälterem Winter unterworfen, sind die nördlicher gelegenen Hochebenen des karroiden Hochlandes; dort ist aber die Unregelmäßigkeit der Niederschläge auch sehr bedeutend; es hatte z. B. das dort gelegene Hanover bei einer mittleren jährlichen Niederschlagsmenge von 423 mm im Jahre 1903 nur 45 mm, also bloß ungefähr den zehnten Teil des gewöhnlichen. Im Nieuwveld herrschen die Kompositen weitaus vor, am häufigsten sind Peutzia globosa und Chrysocoma tenuifolia. Wo intensiv geweidet wird, tritt die nutzlose Chrysocoma massenhaft auf gegenüber der durch Abfressen vertriebenen Peutzia. Zahlreich und weit verbreitet sind auch noch andere Kompositen wie Euryops und Othonnaarten, Tripteris spinescens, Pteronia glomerata. Im weiter westlich gelegenen Roggeveld ist die Vegetation etwas dichter, wohl wegen anderer Verteilung der Niederschläge. Auch hier herrschen Kompositen, hauptsächlich die durch Harz gegen die Trockenheit geschützten Euryops lateriflorus, ein Frühlingsblüher und Euryops oligoglossus, ein Herbstblüher.

Ein wärmerer Steppentypus, der in ariden Gegenden, wo kein Frost mehr auftritt, große Verbreitung erlangt, ist die Sukkulentensteppe. Die Speicherung des Wassers durch Sukkulenz macht die Pflanzen sehr resistent gegen Wassermangel; in kühleren Gegenden sind solche Pflanzen charakteristisch für salzigen Boden (s. oben die Salzsteppe). In der alten Welt sind Euphorbien die hervorragendsten Vertreter der Sukkulentensteppe, in der neuen Welt die Cactaceen.

Auf den kanarischen Inseln treffen wir in der basalen Stufe hauptsächlich die kanarische Sukkulentensteppe. Das Klima wäre, was die Temperaturverhältnisse anbetrifft, ein sehr ozeanisches zu nennen: Orotava z. B. hat als Mittel des kältesten Monats 14,6° und des wärmsten 21,7° C; die Niederschlagsverhältnisse ändern den Charakter jedoch vollständig. Die 300 bis 350 mm Regen fallen zum größten Teil im Winter, die Sommermonate erhalten nur 1 bis 12 mm. Der Boden ist vulkanisches Gestein, felsig und kiesig. Die auffallendste Pflanze ist die Euphorbia canariensis, die ihre armdicken, milchgefüllten, prismatischen Stengel durchschnittlich 1 bis 2 m hoch aufreckt. Vielleicht noch häufiger ist die ebenso große Euphorbia regis Jubae. Außer diesen sind noch die kleineren Plocama pendula und Kleinia neriifolia bestandbildend. Dazwischen finden sich Sträucher von Sonchus spinosus, Chrysanthemum frutescens, Micromeria varia und die kletternde Rubia fruticosa. In den Felsspalten setzen sich die vielen Arten und Formen der Semperviven an, von denen viele endemisch sind. Geophyten und Therophyten fehlen natürlich nicht.

Das gegenüberliegende afrikanische Festland hat ähnliche Pflanzengesellschaften. In Südafrika sind Sukkulentensteppen vorhanden, in denen Euphorbia mauritanica, ferner Mesembryanthemumarten herrschen, wie z. B. das Feld des halbkugelpolsterartigen Mesembryanthemum calamiforme bei Prince Albert Road in der Karroo, das wie mit Zwergmännchen von Aloe ferox besetzte Steinfeld bei Cradock (Bilder in Marloth).

Die Steppen von Mexiko und Texas sind von Cactaceen und sukkulenten Liliifloren beherrscht. Hoch in die Luft ragt das Ungetüm Cereus giganteus, dicke auf den Boden gesetzte Kuppeln bildet Cereus ingens, die Agaven spielen eine große Rolle, ferner Yucca, verschiedene Opuntien, Dasylirien, Kompositen, Dornsträucher von Mimoseen usw.

β) Formationsklasse Siccissimideserta, Wüsten. Unter Siccissimideserta, Wüsten, verstehen wir Trockenheitseinöden, bei denen weniger als die Hälfte des Bodens mit Pflanzen bedeckt ist.

Streng genommen wäre eine „Wüste“ ein pflanzenleerer Raum, also nichts für den Botaniker, aber solche Gebiete sind sehr selten und es wird als Wüste auch noch eine Gegend bezeichnet, die eine zwar sehr lockere, aber doch auffällige Vegetation aufweist. Viele Pflanzen der Steppen dringen noch weit in die Wüste vor. Der Unterschied von Steppe und Wüste ist mehr ein gradueller als ein prinzipieller. Oekologie und Physiognomie sind in den beiden analog. Im trockenen Subtropenklima zieht sich ein Wüstengürtel um die Erde von der Sahara Afrikas durch Arabien, Gobi, fast zum Stillen Ozean und weniger ausgedehnt durch Mexiko und Texas. Auf der Südhalbkugel nimmt die Wüste in Australien und in der Kalahari Südafrikas viel Raum ein. Der Boden ist mit Ausnahme von Stellen, wo giftige Stoffe ausblühen, sehr nährstoffreich, aber es fehlt die Feuchtigkeit, um eine üppige Vegetation entstehen zu lassen. Im allgemeinen rechnet man Gebiete mit weniger als 25 cm Niederschlag zu den Wüsten, ein Teil des fehlenden Niederschlages kann aber durch Luftfeuchtigkeit und Nebel ausgeglichen sein, so daß auch noch steppendichte Vegetation unter 25 cm vorkommen kann. Es muß nicht nur die absolute Menge, sondern auch die Launenhaftigkeit der Niederschläge berücksichtigt werden. An vielen Orten kann es lange Zeit, ja jahrelang, gar nicht regnen, dann erfolgt ein plötzlicher Platzregen, der das Mittel stark hinaufrückt. Also müssen die Pflanzen auf große Trockenheit abgestimmt sein. Dies geschieht in zwei Weisen, wir haben ökologisch zwei Arten der Anpassung, die sich ausdrückt durch die Grundwasserflora und die Regenflora. Die Grundwasserflora besteht aus xerophilen Sträuchern, die ein starkes Wurzelwerk besitzen, das die tieferen, feuchteren Bodenschichten durchspinnt, während die Vegetationsorgane durch verschiedene Wuchsarten sich gegen die Ver-

trocknung schützen. Die eine Wuchsart ist die Ausbildung als Polsterpflanzen. Der halbkugelige Wuchs und das sich an den Boden Drücken hindert die Verdunstung in hohem Grade. Eine andere Art ist das Speichern der Flüssigkeit im Innern der Pflanze, es sind die Stammsukkulenten, die typische Wüstenpflanzen sind. Endlich ist die Herabsetzung der Verdunstungsfläche durch die Wuchsformen der Rutengewächse, Filzpflanzen und blattlosen oder kleinblätterigen Dornsträucher sehr häufig. Ganz anders richtet sich die Regenflora ein. Die trockene Zeit wird in unempfindlichem Dauerzustand in der Erde zugebracht, von den Therophyten als Samen, von den Geophyten als knollige Gebilde. Die Vegetationsorgane sind bei beiden Gruppen vergänglich und nicht besonders an Trockenheit angepaßt. Nach einem Regen sprießen sie heraus, blühen meist reichlich und reifen ihre Früchte sehr rasch, um wieder im geschützten Zustand eine neue lange Trockenzeit zu überdauern. Die Samen können viele Jahre keimfähig im Boden verharren.

Nach der Bodenbeschaffenheit kann man Felswüsten, Kieswüsten, Sandwüsten, Salzwüsten unterscheiden. Fels- und Kieswüsten sind Abtragungswüsten, der Wind entführt das verwitterte feinere Material, die Sandwüste ist Aufschüttungswüste. Letztere ist am landläufigsten unter dem Namen „Wüste" bekannt, nimmt aber z. B. von der Sahara höchstens ein Drittel ein.

Eine ausgesprochene Assoziation der Sahara ist das Anabasetum aretioidis, das in Inneralgerien weitherum wächst. Die Temperaturen der Gegenden schwanken zwischen einem Maximum von 51° C und einem Minimum von — 8° C. Temperaturschwankungen von 30° innerhalb eines Tages sind nicht selten. Die Luftfeuchtigkeit kann bis auf 2% hinuntergehen. Tonangebend in der Vegetation ist Anabasis aretioides, ein Halbkugelpolster der dichtesten, festesten Art, auf dem das Gewicht eines Mannes z. B. keinen Eindruck macht, so sehr ist alles versteift und durch imbrikates Laub ineinander verwachsen (siehe H. Hauri, Anabasis aretioides Moq. et Coss., eine Polsterpflanze der algerischen Sahara. Mit einem Anhang, die Kenntnis der angiospermen Polsterpflanzen überhaupt betreffend. Beih. z. Bot. Zentralbl. 28, 1912). Zerstreut, je ein Polster auf ca. 10 bis 40 qm Fläche, klammern sich diese Pflanzen fest an den Boden. Die durchschnittliche Größe der Halbkugel dürfte von 10 bis 30 cm Radius sein, sie variiert aber von ganz kleinen Pölsterchen bis zu solchen mit einem Durchmesser von 120 cm und darüber. Die übrigen Pflanzen der Assoziation sind meist Ruten- und Dornsträucher. Alle nähern sich halbkugeliger Form. Von Bedeutung sind u. a. Zilla macroptera, Limoniastrum Feei, Marrubium deserti usw. Es sind nicht so wenige Arten wie man denken sollte, besonders wenn die Regenflora dazu kommt. In Colomb Béchar im Südoranais sammelten wir, trotzdem kein Regen gefallen war, in dieser Assoziation in kurzer Zeit über 30 Arten. Die tonangebende Anabasis aretioides ist auf die Sahara und besonders deren Nordrand beschränkt und merkwürdigerweise in dieser Gegend die einzige ausgesprochene Polsterpflanze. Viel reicher an solchen ist Südamerika. Die Stammsukkulenten spielen hier in der Sahara gar keine Rolle, in Nordamerika sind diese hingegen die hervorragendsten Wüsten- und Steppentypen.

Eine eigenartige Wüste ist die alpine Stufe am Pik von Teneriffa, der sich aus der Ebene bis zu einer Höhe von 3730 m erhebt. Ueber der Wolkenstufe gelegen ist sie das Reich des trockenen Antipassatwindes, der starken Sonnenstrahlung. Die Luftfeuchtigkeit ist minimal, sie bewegt sich meist zwischen 10 und 30%. Der winterliche Schnee geht bis auf 1600 m herunter. Es tritt also eine Winterkälte-Ruheperiode ein neben der Trockenruheperiode im Sommer. Der Boden ist aus vulkanischem Gestein, meist mit einer Lapillidecke bedeckt, die sehr dazu beiträgt, der Frühlingsflora die Feuchtigkeit des winterlichen Schnees zu erhalten, da sie wie eine Isolierschicht wirkt. Die Pflanzenassoziation wird ausgesprochen von einer einzigen Art beherrscht, dem Spartocytisus supranubius, der „Retama blanca". Von 2000 bis 3000 m sind die vereinzelten Rutenbüsche das einzige sichtbare an größeren Pflanzen. Die Büsche sind durchschnittlich 3 m hoch, sie tragen nur kurze Zeit während der Frühjahrsniederschläge ihre behaarten, dreiteiligen Blättchen und zugleich ihren Blütenflor, zu dessen Ausnützung die Hirten ihre Bienenstöcke in die Cañadashochebene hinauftragen. Von begleitenden Pflanzen sind das seltene Pikveilchen, Viola cheiranthifolia und Silene nocteolens bemerkenswert, perennierende Stauden, die im Bimsteingeröll weitherum kriechend mit fleischigen Wurzelstöcken versehen sind.

Ausgedehnte winterkalte Wüste liegt in Transkaspien mit 1 bis 3 Monatstemperaturmitteln unter 0° und Sommermitteln von 25 bis 30°, also heißer als die Cañadas, aber nicht so extrem lufttrocken, nämlich 50 bis 70%. Nach dem Boden unterscheidet Ove Paulsen, dem wir eine sehr schöne ökologische Studie über jene Gegenden verdanken, Salzwüste, Tonwüste, Steinwüste, Sandwüste. Ein Teil, besonders die Tonwüste, dürfte nach unserer Abgrenzung noch zu den Steppen gehören; Richthofen nennt sie die normale Steppe von Zentralasien, sie ist verwandt mit der oben besprochenen Wermutsteppe in ihrem Frühlings- und Herbstaspekt. In der Salzwüste sind Aeluropus littoralis, Halostachys caspica, Halocnemon strobilaceum und Salicornia herbacea die Herrschenden. In den großen Zwischenräumen sieht man Therophyten, lauter Sommerannuelle, es fehlen nämlich in der Salzwüste die Frühlingsblüher. In der winterkalten Stein- oder Kieswüste

treten u. a. auf: Salsola rigida, S. arbuscula, Reaumuria oxiana, Halimocnemis macranthera, Alhagi camelorum usw.

Die Sandwüste beginnt ihre Festigung mit Aristida pennata. Es folgen verschiedene Rutensträucher, Ammodendron Conollyi, Calligonum caput medusae, Salsola arbuscula usw. Bei weiterer Zunahme von Alhagi camelorum, Goebelia alopecuroides, Zygophyllum Eichwaldii, Peganum harmala geht der Bestand in eine Steppe über.

γ) Formationsklasse Frigorideserta, Kälteeinöden. Unter Frigorideserta, Kälteeinöden, verstehen wir die Einöden, die vorherrschend aus einer Vegetation von krautigen, perennierenden, selten verholzten Arten von zumeist frischgrüner Farbe zusammengesetzt sind, bei denen die Horst-, Rosetten- und Polsterform sehr häufig vorkommen.

Die Kälteeinöden sind wie die bisher besprochenen klimatisch bedingt. Infolge der Kälte ist das meist genügend vorhandene Wasser für die Pflanzen nicht verwertbar; der Standort ist ein physiologisch trockener. Da der Boden die erhaltene Wärme eher festhält als die Luft, so ist den Pflanzen Bodennähe von Vorteil. Es ist ein ausgesprochenes Chamaephytenklima. Polster-, Rosetten- und Horstform herrschen vor und zwar von perennen Stauden. Die Versteifung durch Holz und Zellulose fehlt wie auch die Speicherung durch Sukkulenz, und vor allem sind die Massen der Therophyten ganz zurückgegangen und spielen gar keine Rolle mehr. Die Vegetationszeit ist meist günstig, was Feuchtigkeit anbetrifft, jedoch von sehr kurzer Dauer; den größten Teil des Jahres herrscht Winterruhe. Man kann nicht mehr von Frühling und Herbst sprechen, alles drängt sich auf kurze Zeit zusammen. Die Kälteeinöden sind die polarsten Pflanzengesellschaften, horizontal sind sie das Wahrzeichen der arktischen Zone, vertikal der nivalen und subnivalen Stufe. In beiden Richtungen beginnen sie außerhalb der Baumgrenze, meist liegt noch ein Wiesengürtel zwischen Baumgrenze und Kälteeinöde. Es gehört hierher ein großer Teil der Tundra, soweit diese, ein geographischer, nicht phytökologischer Begriff, offene Pflanzengesellschaften trägt.

Der kalte austrocknende Wind ist von großer Bedeutung. Der Boden ist sehr verschiedener Natur. Man kann zwei Gruppen von Gesellschaften unterscheiden, die arktische und die alpine. In vielen Hinsichten sind die Bedingungen ähnlich, in anderen nicht. Besonders die Lichtverhältnisse sind sehr verschieden. Dem schwachen arktischen steht das intensive Alpenlicht gegenüber, das mag vielleicht die so intensiven Farben der Alpenblumen verursachen.

Die arktische Schuttflur (syn. Fjäldmark dän. = Felsenflur Warming 1902 = Fell field Warming 1909 = Rocky flat Ostenfeld 1908) kommt rings um den Pol vor auf Island, Grönland, in Noidamerika, Sibirien. Als Beispiel diene die von Ostenfeld beschriebene Faeröer-Fjäldmark. Auch noch auf diesen sehr nördlich gelegenen Inseln findet sich diese Pflanzengesellschaft nur auf den Bergen von 400 m aufwärts, besonders auf den Bergplateaus, über die der Wind hinfegt, der wohl die Kahlheit hauptsächlich verursacht. Der Boden kann als Gruswüste bezeichnet werden, Grus und gröberer Schutt bedecken den Boden.

Darin suchen sich Moose und Blütenpflanzen festzusetzen. Rhacomitrium hypnoides (L.) Lindb. (= Grimmia hypnoides L.) spielt dabei meist eine hervorragende Rolle, hier und da auch Rhacomitrium ericoides. Von dominierenden Pflanzen kann man eigentlich nicht sprechen, der nackte Boden dominiert. Zu den häufigsten Arten gehört Armeria elongata, Cerastium Edmondstonii, Thymus serpyllum und die Polster der Silene acaulis. Dazwischen treten einige Gräser auf, Saxifragen u. a. und die vielköpfige Salix herbacea. An den exponierten Stellen bleibt diese offene Formation im Gleichgewicht, an geschützteren Lagen finden sich Uebergänge zu geschlossenen Pflanzengesellschaften, besonders zum Rhacomitriumbestand (Grimmia heath bei Ostenfeld), der eine ebene Oberfläche oder schwach geneigte Hänge mit nicht zu nassem Boden und ziemlich gutem Windschutz verlangt. Er bedeckt zum Teil Islands Lavafelder und scheint eine gewisse Verwandtschaft mit dem Schneetälchen zu besitzen, was noch zu untersuchen wäre. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse in Schottland, wo sie Smith (in Tansley 1911) beschreibt. Die Arten sind großenteils dieselben. Flechten und Moose sind häufig, besonders wieder Rhacomitrium hypnoides. Es gesellen sich die Polster der Silene acaulis und Minuartia sedoides bei, ferner Loiseleuria procumbens, Sibbaldia procumbens, Saxifraga oppositifolia usw. Da die in kontinentalem Klima wohl getrennten Höhenlagen und deren Gesellschaften im ozeanischen Gebiet unentwirrbar ineinanderfließen, finden sich auch hier wieder alle Mischungen und Uebergänge zu den geschlossenen Matten, ja zu den Heiden und Mooren.

In der subnivalen und nivalen Stufe der Alpen sind die Pflanzengesellschaften auf wenige zusammengeschrumpft; an günstigen Stellen kann im Engadin und anderwärts noch die Wiesenassoziation des Curvuletum vorkommen (s. oben), aber Schutt und Fels herrschen und diese beiden Substrate nähern sich in ihrer Bewachsung, es finden vielfache Uebergänge statt; haften ja die höheren Pflanzen nie direkt auf dem Fels, sondern verlangen ein Minimum von feinerem Material.

Die beiden Unterlagsarten sind oft eng gemischt, da ist die Grenze schwer zu ziehen nach der Frage: Wie groß darf die Felsspalte sein, wie tief muß sie sein und wieviel Schutt darf sie enthalten, um noch zu den Felsstandorten gerechnet zu werden oder um schon als Schuttstandort zu gelten. Die Natur des Untergrundes läßt Urgesteinsschuttflur und Kalkschuttflur unterscheiden. In den Zentralalpen im Berninagebiet reicht die subnivale Stufe von 2750 bis 2960 m und die nivale von da an aufwärts. In dieser Gegend finden wir in Mulden und auch auf Gipfeln, die größtenteils als Schuttgipfel ausgebildet sind, prachtvolle Schuttfluren; Grobschutt und Feinschutt ist immer gemischt, aber je mehr Feinschutt vorhanden ist, um so stärker ist unter sonst gleichen Bedingungen die Besiedelung. Fest drücken sich die meisten Arten an den Boden, um sich die geringe Wärme und die Feuchtigkeit möglichst zu erhalten. Prächtig leuchten die intensiven Farben der reichblühenden Pflanzen. Sehr konstant treffen wir in schönen Polstern Minuartia sedoides, Androsace alpina, das schuttüberkriechende Cerastium uniflorum, ferner die dichten Rosetten der Gentiana bavarica imbricata mit ihren im intensivsten Blau leuchtenden Blüten, das Chrysanthemum alpinum, Saxifraga exarata, Saxifraga aspera bryoides u. a., den scheinbar äußerlich nicht an den extremen Standort angepaßten Ranunculus glacialis, die Poa laxa, ferner Draben, Artemisien, Primeln usw. Auf Kalkgrus sind außer vielen Indifferenten zu nennen: Cerastium latifolium, Saxifraga aphylla, S. Seguieri, Draba aizoides und D. Hoppeana, Papaver aurantiacum und besonders die sehr festen Kugelpolster der Androsace helvetica. Die Pflanzen dieser Assoziation sind größtenteils „Nivalpflanzen", d. h. sie kommen oberhalb der klimatischen Schneegrenze vor, eine interessante Gruppe, die auch für das Verständnis der Eiszeitflora von großer Bedeutung ist.

Alle Hochgebirge der Erde tragen ähnliche Kälteeinöden, es sei nur an die wunderbaren Polster von Haastia pulvinaris, einer Komposite, dem „vegetabilischen Schaf", auf den neuseeländischen Gebirgen erinnert.

δ) Formationsklasse Litorideserta, Strandsteppen. Unter Litorideserta, Strandsteppen, verstehen wir die unter dem Einfluß des nahen Meeres entstandenen Einöden, die sich besonders aus Halophyten und Sukkulenten zusammensetzen, während die Therophyten und Polsterpflanzen zurücktreten.

Diese Gruppe ist edaphisch bedingt, stimmt aber in vielen Punkten mit der klimatischen Steppe überein. Die Pflanzengesellschaften sind offen; Baumwuchs fehlt fast ganz. Sukkulente und Halophyten spielen wie in vielen Steppen die Hauptrolle. Viele Pflanzen zeigen dichte Behaarung. Ein mattes Graugrün ist den Pflanzen eigen, frischgrüne Farbe fehlt auch hier fast ganz. Therophyten finden sich nicht viele, ausgenommen die halophytischen Annuellen. Es zeigt sich also besonders zur Salzsteppe eine Verwandtschaft. Der Boden kann recht feucht sein, aber durch den Salzgehalt immerhin physiologisch trocken. Die Strandsteppe kann in allen Klimazonen vorkommen und zwar in zwei Ausbildungsarten.

An flachen Meeresufern entsteht Strandsteppe im zeitweisen Ueberschwemmungsgebiet. Nachdem das Gebiet überflutet war, fließt nur ein Teil des Wassers zurück, ein anderer Teil verdunstet, wobei der Salzgehalt dem Boden zurückgelassen wird. Eine andere Art der Entstehung treffen wir an felsigen Küsten. Das aufbrandende Seewasser zerstäubt, der salzhaltige Gischt verteilt sich auf dem Land und läßt wiederum bei der Verdunstung Salz zurück, wodurch wieder nur die offene Halophytenvegetation dort Platz greifen kann.

Sehr schön ausgebildet ist die felsige Strandsteppe am Mittelmeer, das sich hauptsächlich durch Felsküsten auszeichnet. Auf den Iles sanguinaires vor Ajaccio, besonders auf Mezzomare, treffen wir einen breiten Gürtel des Senecionetum cinerariae. Der Boden, der aus Urgestein besteht, ist felsig, kiesig mit feinerem Schutt eingelagert, von Beck für die Adria als „Felsstrandschotter" bezeichnet; Senecio cineraria schimmert in seiner hellen, seidigen, dichten Behaarung als dominierende Art.

Ein anderes Sträuchlein, Helichrysum angustifolium, auch dicht behaart, aber in ein klein wenig dunklerem Ton, tritt ebenfalls in Massen auf, diesem gesellt sich in ähnlichem Habitus Artemisia arborescens bei. Passerina hirsuta fehlt natürlich nicht, auch Inula viscosa und Asphodelus microcarpus sind ziemlich häufig. Zwischen diesen großen Pflanzen ist der Boden betupft mit Massen der kleinen Endemen Nananthea perpusilla und Evax rotundata. Eine ganze Reihe anderer Arten schließen sich an. Dieser Gürtel geht dort von 0 bis 30 m ü. M. Am Nordwestende von Korsika am Felsstrand von Ile Rousse findet sich dieselbe Assoziation mit einer Reihe anderer beigemischter Pflanzen wie Senecio leucanthemifolius, Genista corsica, wohingegen die beiden kleinen Sanguinaires-Endemen fehlen. Die meisten der Arten sind indifferent in betreff Kalk- oder Urgesteinsboden, jedoch nicht alle und wir treffen auf dem Kalkstrand von Südfrankreich eine andere Assoziation, die ich Artemisietum gallicae nennen möchte. Auf dem ebenfalls kiesig-felsigen Ufer am Cape d'Antibes dominierten die filzigen Sträuchlein von Helichrysum serotinum und Artemisia gallica. Passerina hirsuta, Lotus cytisoides, Dorycnium hirsutum waren u. a. beigemischt, ferner die aus der russischen salzigen Wermutsteppe bekannten Camphorosma monspeliacum und Aster acer, einige durch den Wind gerundete dichte Büsche aus der nahen Garigue, Pistacia lentiscus, Myrtus communis, Cistus monspeliensis usw.

Eine eigenartige Gesellschaft dieser Gruppe bekleidet die gischtumbrandeten

Lavaklippen der kanarischen Inseln. Endemische und zum Teil auch innerhalb der Kanaren nur an vereinzelten Punkten vorkommende Arten von Limonium (Statice) recken ihre großen Blumensträuße hoch empor, in prachtvoll zarter Farbenskala von blauvioletten bis roten Blüten.

An anderen Küsten, z. B. der algerischen, herrschen oft Mesembryanthemumarten und Asteriscus maritimus.

An den Felsen der Adriaküste beherrscht nach Beck Crithmum maritimum die Strandfelsen mit Statice cancellata und Inula crithmoides. Häufig sind beigemischt Atriplex pedunculata, Salicornia glauca, Lotus cytisoides.

Crithmum charakterisiert diese Standorte auch noch weit in den Norden, Englands Klippen bedeckt es nebst Armeria maritima, Statice limonium (Limonium vulgare), Plantago coronopus u. a.

Die zweite Reihe bilden die lehmigen bis sandigen Strandsteppen, im Ueberschwemmungsgebiet der stärksten Fluten. Der Salzgehalt des Bodens ist groß, daher sind es nur ausgesprochen halophile Pflanzen, welche die offene Vegetation dieser Strecken bilden. Weiter inlandwärts, sobald der Salzgehalt nicht mehr allzu stark ist, die Bedingungen also nicht mehr so ungünstig sind, kann eine geschlossene Vegetationsdecke sich bilden, es sind die Salzsumpfwiesen.

In Nordeuropa beherrscht diese offenen Gesellschaften Salicornia herbacea häufig ganz allein. In England mischt sich je nach dem Untergrund auf lehmigem Boden Festuca thalassica (= Atropis = Glyceria maritima), Triglochin maritimum und Aster tripolium bei, auf mehr sandigem Boden Salicornia perennis. Atriplex portulacoides. Diese von Warming Tonstrandverein genannte Assoziation findet sich auch in den Marschgegenden an den östlichen Küsten der Nordsee.

Im Mittelmeergebiet an der Adria findet sich in dieser Formation neben der Salicornia herbacea Salicornia fruticosa herrschend nebst Salicornia glauca, Atriplex pedunculata, Suaeda maritima, Glyceria distans und G. festuciformis und anderen, auch einigen der oben besprochenen auf Kiesstrand vorkommenden. Andere Stellen mit dem am Mittelmeer nicht so häufigen Flachstrand zeigen ähnliche Vegetation. An der Rhede von Hyères dehnt sich weite Strandsteppe mit dominierender Salicornia fruticosa, der sich Inula crithmoides, Atriplex portulacoides und Triglochin Barrelieri beimischen. Flahault erwähnt von Montpellier dieselbe Vegetation von Salicornia fruticosa mit Atriplex portulacoides, Statice limonium und S. bellidifolia und Scirpus holoschoenus.

Auch in den anderen Erdteilen ist die Formation ähnlich ausgebildet. Diels gibt aus den Watten von Südwestaustralien, die übrigens dort nur spärlich vorkommen, wieder Salicornien an; Salicornia australis und S. arbuscula nebst Samolus repens, Suaeda maritima und Atriplexarten sind dort zu nennen. Ist der Boden sandiger, so ist es Cakile maritima, die herrscht.

Aus dem Sandstrand der Tropen, z. B. von Java, kennen wir die „Pes-caprae"-Assoziation durch Schimper. Die dunkelgrünen fleischigen Sprosse dieser Convolvulacee, Ipomoea pes caprae, überkriechen den Sand und bewurzeln sich. Die Sprosse können mehrere Meter lang werden. Auf den Molukken kennt Warburg eine ganz ähnliche Canavalia-Assoziation, deren Dominierende in ihrer Wuchsart der Ipomoea ganz ähnlich ist. Dazwischen kommen andere Pflanzen vor wie das sukkulente Sesuvium portulacastrum. Am asiatischen Strand spielt Spinifex squarrosus eine ähnliche dominierende Rolle. Daneben treten kleinblätterige saftreiche Rosettenpflanzen auf wie Euphorbia thymifolia, E. pilulifera usw.

ε) Formationsklasse Mobilideserta, Wandereinöden. Unter Mobilideserta, Wandereinöden, verstehen wir die Einöden, die durch mechanische Eigenschaften des Bodens verursacht sind und sich beständig als Einöden erhalten.

Es sind dies also edaphisch bedingte Einöden und zwar bedingt durch die mechanischen Kräfte, die auf den Boden verändernd wirken. Die hierher gehörenden Pflanzengesellschaften findet man in den meisten Werken an sehr verschiedenen Stellen eingefügt, doch haben sie in ihrer Oekologie und Physiognomie so viel Gemeinsames, daß eine Zusammenfassung zu dieser Klasse sich rechtfertigt. Die Pflanzen müssen die dauernden, sich immer wiederholenden Schädigungen des beweglichen Bodens ertragen können. Zugleich ist dieser Boden meist auch nicht sehr fruchtbar. Nur eine relativ geringe Anzahl Arten vermag diesen Anforderungen gerecht zu werden und alle diese zeigen gewisse Eigentümlichkeiten in ihren Wuchsformen.

Die Bewegung des Bodens wird von drei verschiedenen Agentien verursacht, vom Wind, von der Schwerkraft und vom Wasser. Die beweglichen Standorte, die der Wind schafft, sind die Dünen; und diese gehören natürlich auch nur hierher, solange sie beweglich sind, sobald sie gefestigt sind, der Boden also nicht mehr durch mechanische Kräfte die Pflanzen beansprucht, können irgendwelche andere geschlossene Pflanzengesellschaften, die jenem Klima entsprechen, darauf wachsen. Die Schwerkraft wirkt bewegend bei Steilhängen, je nach der Gesteinsart bei verschiedenen Steilheitsgraden, sobald der Reibungswinkel überschritten wird. Es ergibt dies die Geröllhalden. Wo das Geröll sich nicht mehr

bewegt, die Bedingungen also vollständig geändert sind, können wiederum Gehölz oder Wiesen darauf wachsen. Dasselbe gilt auch von der dritten Serie, den durch Wasser bewegten Böden, den Kiesbänken der Flüsse, der Alluvialflur.

Diese Bestände bleiben dauernd offene, da eine Zunahme von Feinerdegehalt verhindert wird, indem, was sich ansammelt, wieder fortgeführt wird durch Wind, Wasser oder Abbröckeln. Dagegen wird wiederum neues Rohmaterial zugeführt. Dies kann Jahrtausende andauern, man kann auch hier von Dauerformationen sprechen. Es sind also nicht notwendigerweise Anfangs- oder Uebergangsstadien, so wenig wie die übrigen Einöden, sondern sie befinden sich ebenfalls in einem Gleichgewicht.

Die Pflanzen dieser Einöden müssen mit starken Befestigungsorganen ausgerüstet sein. Kriechende und horstförmige Pflanzen wiegen vor. Ein fester Horst kann sich der Bewegung des Bodens entgegenstemmen, ein Ueberkriechen den Wurzelort schützen vor dem Weggetragenwerden.

Die Formation der Wanderdünen scheint auf der ganzen Erde außerordentlich ähnliche Assoziationen zu bilden, so daß die Zusammenfassung in eine Formation gerechtfertigt erscheint. Der Standort ist ein trockener, der Salzgehalt ist nur noch in größter Meeresnähe vorhanden und auch dort beschränkt und prägt der Vegetation nicht mehr seinen Stempel auf.

Als Beispiel der europäischen Dünen sei auf die der englischen Lancasterküste näher eingegangen. Dem Meere zunächst liegen ganz kleine Dünen, die von Agropyrum junceum durchsponnen sind. Arenaria peploides und Senecio vulgaris var. radiatus mischen sich bei. Carex arenaria läuft durch den Sand. In Somerset führt Moß noch verschiedene andere Pflanzen wie Glaucium flavum, Cakile maritima, Atriplexarten als für diese Assoziation charakteristisch auf. Werden die Dünen höher, so wird daraus ein Ammophiletum arenariae, die Hauptassoziation der Wanderdünen in Europa und Amerika. Der Wind führt immer neue Sandmassen herzu, so müssen die Pflanzen die Fähigkeit besitzen, die Verschüttung zu ertragen und durch den Sand wieder hinaufzuwachsen. Reich verzweigte, weit ausgedehnte Rhizome spinnen durch den losen Sand, suchen die feuchteren, tieferen Partien des sonst sehr trockenen Standorts des losen Sandes auf. Die Dünen wachsen so immer höher hinauf, wenn der sandbindenden Wirkung der Ammophila nicht wieder durch das Ausblasen durch stärkeren Wind entgegengewirkt wird. Ammophila herrscht unbedingt vor, dazwischen treffen wir Eryngium maritimum, Senecio jacobaea, S. vulgaris, Carlina vulgaris, Hieracium umbellatum u. a., außer dem dominierenden Gras also hauptsächlich Kompositen.

In den Dünentälern, wo Sand angesammelt wird, wächst in Massen die für diesen Standort sehr charakteristische Salix repens. Diese Pflanze kann sehr gut mit der Aufschüttung weiterwachsen und den Sand ganz durchspinnen. Windwirbel können wieder bis tief hinunter alles bloßlegen. Ich sah einen solchen „Aufschluß", eine 5 m hohe, 1 bis 2 m dicke Pyramide ganz aus Salix repens-Astgewirre und dazwischen festgehaltenen Sand bestehend. In diesen Saliceta repentis trifft man unter anderem häufig Pyrola rotundifolia var. maritima, Carex arenaria, Centaurium vulgare, Chlora perfoliata, Lotus corniculatus, hier und da Parnassia palustris, Gentiana baltica, Euphorbia paralias und E. portlandica usw.

Für die europäischen Dünen ist auch Elymus arenarius charakteristisch.

Von Amerika haben wir die schöne Arbeit von Cowles über die Dünen des Michigansees. Die Wanderdünen sind wiederum in erster Linie von Ammophila arenaria durchsponnen. Dazu kommen Agropyrum dasystachyum, Elymus canadensis, Calamagrostis longifolia, Salix adenophylla und S. glaucophylla; also teils dieselben Arten wie in Europa, teils entsprechende Arten derselben Gattung. In Virginien und Nord-Carolina wird Ammophila begleitet von Uniola paniculata, Panicum amarum und Iva imbricata; in Nebraska finden wir Calamovilfa longifolia, Redfieldia flexuosa, Eragrostis tenuis usw.

Ein in der Regel feuchterer Standort beweglichen Bodens, speziell beweglichen Sandes und Kieses, sind die Alluvialfluren der Flüsse. Auch hier fehlt es an Feinerde und Humus, es ist auch eine rein mineralische Unterlage. Einen Teil des Jahres ist der Boden sehr feucht, kann aber auch wieder sehr trocken werden.

An einzelnen Orten kann der Teil des Jahres, der keine starke Bewegung der Schottermassen zeigt, lang genug sein, um einjährigen Pflanzen eine rasche, kurze Vegetationszeit zu gestatten, doch bald wird der Sand wieder vom Wasser durchwühlt. In der Schweiz ist für diese Standorte das Myricarietum germanicae die typische Assoziation. Myricaria germanica ist die dominierende Art von der Ebene bis hinauf auf 2000 m. Im Alluvialschotter der Gletscherbäche des Berninagebietes mischen sich vor allem bei Epilobium Fleischeri, das mit seinen großen weinroten Blüten die graue Steinmasse belebt, ferner Anthyllis vulneraria. Rumex scutatus, Oxyria digyna, Juncus arcticus und viele andere können sich dazu gesellen. Höher gelegene Alluvialflur, wo Myricaria nicht mehr hingelangt, durchspinnt Sieversia reptans, Papaver aurantiacum u. a.

Die dritte Serie Wandereinöden sind die Geröllhalden der Gebirge.

Schröter teilt die Gefäßpflanzen, die im alpinen Schuttmaterial wachsen, in ökologische Gruppen ein als 1. Schuttwanderer, mit verlängerten horizontalen, wurzelnden Kriechtrieben den Schutt durchspinnend (Typus: Trisetum distichophyllum), 2. Schuttüberkriecher, mit

schlaffen oberirdisch beblätterten, von einem Punkt entspringenden und nicht wurzelnden Stengeln sich über den Schutt legend (Typus: Linaria alpina), 3. Schuttstrecker, durch Verlängerung aufrechter Triebe und Blätter sich durcharbeitend (Typus: Aronicum), 4. Schuttdecker, wurzelnde Rasendecken bildend (Typus: Saxifraga oppositifolia), 5. Schuttstauer, mit kräftigen Triebbündeln oder Polstern sich dem Schutt entgegenstemmend (Typus: Papaver aurantiacum).

Die oberen Teile der Geröllhalden, wo das Material abbröckelt, nennt Heß in seiner Abhandlung über die Wuchsformen der alpinen Geröllpflanzen Abwitterungshalden. In den Winkeln von Fels und Schutt kann sich Feinerde ansammeln, natürlich bei eugeogenem Material mehr als bei dysgeogenem. Im Albulagebiet nennt Heß als typische Besiedler von Schieferabwitterungshalden u. a. Minuartia verna, Saxifraga aizoides, Oxytropis montana, Veronica fruticans, dazu kommen als „Geröllpflanzen" Campanula cochleariifolia, Trisetum distichophyllum, Viola calcarata, Cerastium latifolium, während von anderen Beständen her eingedrungen sind Saxifraga aizoon, Sesleria coerulea, Festuca pumila, Thymus serpyllum usw. Für Gipsabwitterungshalden sind Saxifraga oppositifolia, S. aizoides, Trisetum spicatum, Artemisia Genipi und Hutchinsia alpina charakteristisch. Der untere Teil der Halde ist die eigentliche „Geröllhalde", wo sich das Material anhäuft. Im Sommer kann das Material die Pflanzen erdrücken, quetschen, verschieben; im Winter legt sich das neue Geröll auf den Schnee. Es besteht für die Pflanzen also hauptsächlich Verschüttungsgefahr. Im rieselnden Grus des Granitgerölls wandern mit biegsamen Zweigen Linaria alpina und Androsace alpina, gestaut wird der Grus durch Myosotis pyrenaica und Oxyria digyna, die sich strecken können bei Verschüttung. Kalkgeröllhalden enthalten Feinmaterial erst in größerer Tiefe, die Steinluftschicht ist hier am größten und sterilsten. Am geselligsten treten im Kalkgeröll des Berninagebietes der vielköpfige Leontodon montanus, Helianthemum nummularium und H. alpestre, Doronicum scorpioides, Senecio doronicum, Lotus corniculatus und Anthyllis vulneraria auf.

2f) Vegetationstypus Phytoplankton. Unter Phytoplankton versteht man eine Pflanzengesellschaft, die aus nicht wurzelnden, frei im Wasser schwebenden Mikrophyten besteht.

Die Gesellschaft lebt frei im Wasser, sie ist in keiner Verbindung mit dem Erdboden. Dieser Umstand gibt ihr zu allen anderen Vegetationstypen eine gegensätzliche, wohlabgegrenzte Stellung. Das Wasser ist der ganz überwiegende Faktor; das Klima hat nur sekundären Einfluß. Das Studium des Phytoplanktons hat sich, vereint mit dem Studium des Zooplanktons, zu einer eigenen Disziplin, der Planktonkunde, ausgewachsen, auf die hier verwiesen sei (vgl. den Artikel „Plankton".

3. Die Sukzessionen oder der Formationswandel. 3a) Begriffe. Einen absoluten Stillstand gibt es auf der Erde nicht, alles bewegt sich, alles entwickelt sich, so auch die Pflanzen, so auch die Pflanzengesellschaften. Diese Bewegung erörtert Warming in seinem am Schluß zitierten Buch in dem Kapitel über den Kampf zwischen den Pflanzenvereinen. Das Studium dieser Veränderungen ist besonders in Amerika gefördert worden, es hat sich der Zweig der „dynamischen Pflanzengeographie" herausgebildet. Ihr Arbeitsfeld sind die Sukzessionen.

Unter Sukzession verstehen wir eine Reihe von Pflanzengesellschaften, die in einer Lokalität chronologisch aufeinander folgen.

Es kann dies eine Reihe Gesellschaften verschiedener ökologischer Wertigkeit sein; mit anderen Worten: Es können eine Anzahl Assoziationen oder Subassoziationen derselben Formation eine Sukzession bilden, es können aber auch mehrere Formationen oder selbst Formationsgruppen zur selben Sukzession gehören. Deshalb wird auch in der Definition von derselben Lokalität gesprochen und nicht vom Standort, da letzterer nicht derselbe bleibt, sondern sich verändert im Laufe der Sukzession.

Es werden verschiedene Arten Sukzessionen unterschieden. Clements (1905) teilt in primäre und sekundäre Sukzessionen. Die primäre Sukzession beginnt auf Neuland und schreitet vorwärts bis zu der dem Klima entsprechenden Schlußformation, genannt Klimaxformation. Sekundäre Sukzessionen sind solche, die durch Störung einer primären entstehen, durch Waldbrand, durch Rodungen, durch Drainieren usw. Andere Autoren scheiden in progressive und retrogressive Sukzessionen, doch wird darunter verschiedenes verstanden. Progressiv ist nach Cowles eine Sukzession, wenn sie sich dem Mesophytischen nähert, retrogressiv, wenn sie sich vom Mesophytischen entfernt. Nach Moß hingegen ist diejenige Sukzession retrogressiv, die einen Zerfall darstellt, z. B. von Wald zu Grasland, von einem britischen Moor zu Heide. Nach Clements kennt die Vegetation kein Rückwärts, jede Sukzession ist progressiv.

Alle Sukzessionen faßt Cowles zusammen in dreierlei Arten von Vegetationszyklen. Er unterscheidet klimatische, topographische und biotische Vegetationszyklen.

Die klimatischen Vegetationszyklen gründen sich auf die Veränderungen des Klimas, sie behandeln die großen Sukzessionen, die mit den großen Veränderungen auf der Erde, den geologischen Perioden, zusammengehen. Sie können nicht in einem Menschenleben beobachtet, sondern nur an Fossilien studiert werden. Auf dieses Studium kann hier nicht eingegangen werden, es hat sich zu einer eigenen Disziplin ausgebildet, der pflanzengeographischen Paläontologie (s. den nächsten Artikel und den Artikel „Paläobotanik").

Die topographischen Vegetationszyklen gründen sich auf die Veränderungen der Erde durch Erosion, Alluvion, vulkanische Tätigkeit, überhaupt die Neulandbildungen durch die jetzt

wirkenden physiographischen Faktoren. Wo die Erde reife Formen aufweist, sind diese Veränderungen gering, jedoch stark und viel rascher in Gegenden mit jungen Formen, also besonders in Hochgebirgen.

Die biotischen Vegetationszyklen behandeln die Sukzessionen, welche durch Lebewesen verursacht werden. Unter diesen gehören zu den wichtigsten die durch Humusakkumulation hervorgerufenen, ferner alle Eingriffe des Menschen wie Brand, Rodung usw.

Im großen ganzen brauchen die klimatischen Vegetationszyklen „Aeonen", die topographischen Jahrhunderte und die biotischen Jahrzehnte. Von dieser allgemeinen Regel gibt es jedoch auch Ausnahmen. Im zerklüfteten Gebirge wirken Erosion und Alluvion rasch; andererseits kann man die Humusanhäufung in einem Torfmoor nicht nur Jahrzehnte und Jahrhunderte verfolgen, sondern bis in frühere Erdperioden. Die Zyklen schachteln sich vielfach ineinander. Während eines klimatischen Zyklus können viele topographische stattfinden und in einem topographischen eine ganze Reihe biotischer.

3b) Neulandbesiedelung. Für die Besiedelung von Neuland hat Warming (1902) einige allgemeine Sätze aufgestellt, die von Clements (1905) übernommen und weiter ergänzt wurden. Warming schreibt:

„1. Die erste Vegetation ist offen. Es vergeht immer einige Zeit, bevor sich eine zusammenhängende Vegetationsdecke bildet. Die Individuen stehen anfangs sehr zerstreut, aber allmählich wird ihre Menge größer.

„2. Die Artenzahl ist anfangs gering, wächst jedoch und ist nach Verlauf einer gewissen Zeit größer als später, indem viele Arten anfänglich einen günstigen Platz finden, aber später verdrängt werden, wenn sich die Decke schließt und sich tyrannischere Arten eingefunden haben. Verschiedene Teile des neu bewachsenen Geländes werden sich oft sehr ungleichartig mit Pflanzen bedecken. Allmählich wird die Vegetation gleichartiger und artenärmer.

„3. Sehr oft werden ein- und zweijährige Arten zuerst viel zahlreicher als später sein, indem sie auf dem offenen Gelände günstigere Bedingungen finden als auf dem bedeckten; viele werden der Unkrautflora der Gegend angehören. Darauf werden die mehrjährigen Kräuter oder die Holzpflanzen überwiegen.

„4. Die zuerst einwandernden Arten werden die sein, welche in der Nähe vorkommen und die besten Mittel für die Verbreitung durch Wind oder Vögel haben. Die Geröllhalden der Alpen werden zuerst von Arten mit fliegenden Samen besiedelt. Wird in Norwegen ein Nadelwald zerstört, so wandern zuerst Birke und Pappel nebst Sorbus (Beeren) ein.

„5. Handelt es sich um die Einwanderung von Bäumen, so werden die Lichtbäume oft vor den schattenertragenden erscheinen; das Umgekehrte kann nicht stattfinden.

„6. Die Ausbildung zu ausgeprägten Vereinen geht allmählich vor sich. Die ersten miteinander gemischten Individuen gehören in Wirklichkeit zu verschiedenen natürlichen Vereinen, die sich erst nach und nach auf die passenden Standorte verteilen. Man kann demnach von Anfangs-, Uebergangs- und Schlußvereinen sprechen.

Von dem Angeführten gibt es natürlich Ausnahmen."

Diesen Warmingschen Sätzen fügt Clements noch einige weitere bei, von denen erwähnt sei:

„Die Zahl der Arten und Individuen in jedem Stadium (Formation) nimmt konstant zu bis zu einem Maximum, von da an nimmt sie nach und nach ab vor den Formen des nächsten Stadiums. Das Intervall zwischen zwei Maxima wird von einer gemischten Formation eingenommen.

Eine sekundäre Sukzession beginnt nicht mit dem Anfangsstadium der primären, die sie ersetzt, sondern gewöhnlich mit einem viel späteren Stadium."

Crampton (1912) bringt eine Neugruppierung, indem er die Stabilität und Labilität des Standorts einer Einteilung zugrunde legt. Er unterscheidet zwei Klassen von Standorten, die sich in den Pflanzensukzessionen und in den Grenzen, die der Stabilisation gesetzt sind, unterscheiden, und zwei Klassen der darauf wachsenden Pflanzengesellschaften: die „Stable formations" oder Dauerformationen und die „Migratory formations" oder Wanderformationen.

Die Faktoren, die die beiden Standortsklassen definieren, sind die folgenden:

„Bei den Dauerformationen kommt in Betracht:

„1. Das Klima, wie es bedingt ist durch die Geographie, die Menge und jahreszeitliche Verteilung von Licht, Wärme, Wind, atmosphärischer Feuchtigkeit und Regen.

„2. Die Natur des Bodens, hervorgegangen aus der geologischen Verteilung der Gesteine in ihren jetzigen und früheren Verhältnissen zu Klima, Vegetation und geographischem Wechsel."

„Bei den Wanderformationen ist zu beachten:

„1. Das Verhältnis von Standort zu Klima ist größtenteils topographischer Art.

2. Der Boden wechselt in jedem Fall mit der Natur des geologischen Agens der Oberflächenveränderung, seinen topographischen Verhältnissen zu Erosion und Alluvion, seinem konstanten, periodischen oder zufälligen Charakter und dem Stadium und der Art der Sukzession der daraufwachsenden Pflanzenassoziationen."

Cramptons Dauerformationen scheinen sich zu decken mit den Schlußvereinen Warmings, den Klimaxformationen anderer Autoren, die Wanderformationen mit Anfangs- und Uebergangsformationen.

3c) Offene Dauerformationen. Dem Satz: Anfangsformationen sind offen, fügt Clements bei: Schlußformationen sind geschlossen. Dazu ist zu bemerken, daß dies nur Gültigkeit haben kann für Gebiete, die klimatisch und edaphisch geschlossene Pflanzengesellschaften tragen, also in den Gebieten der Lignosa und Prata, daß es aber nicht gültig ist für den ganzen Vegetationstypus der Deserta. Heß (1909) hat sich schon

in lichtvollen Ausführungen dagegen gewandt. Man ist oft geneigt, die offenen Pflanzengesellschaften, besonders in den Alpen, als Pioniervegetation zu bezeichnen. Dieser Ausdruck trifft aber nur auf vorübergehende Bestände zu, die dauernd offenen werden von diesen am besten unterschieden als Vorpostenvegetation, womit ausgedrückt ist, „daß die Vegetation nicht merklich vorwärts schreitet, sondern stillesteht". Alluvionen aller Art, Moränen usw., werden, wenn sie zur Ruhe kommen, in einem Klima, das geschlossene Vegetation trägt, nach und nach wiesenartig überwachsen, Bäume können Fuß fassen und zuletzt resultiert derselbe Wald, der sonst die betreffende Gegend kleidet. Wird aber in einer Wüste durch Platzregen ein großes Flußbett eingerissen, das alsbald wieder austrocknet, so wird dieses Neuland wieder von Wüstenpflanzen besiedelt werden und diese werden dort ebenso offen stehen wie auf der ungestörten Wüste nebenan. Dasselbe gilt von den edaphischen Einöden. Wo die Zunahme des Feinerdegehaltes verhindert wird, bleiben die Bestände offen. An Felswänden, auf Geröllhalden usw. wird das Verwitterungsprodukt, sowie es entsteht, auch schon wieder fortgetragen, oder es wird zugedeckt durch neue Zufuhr unverwitterten Materials. Dort finden sich also offene Dauerformationen, die auch nach jeder Neulandbildung wieder nur offen besiedelt werden. Rechnet man aber mit größeren Zeiträumen, wie Crampton, so gehören die edaphischen Einöden zu den Wanderformationen, da er Gebirge zu Wanderstandorten zählt, d. h. bloß Jahrtausende stehende Felsgebiete nicht zu den stabilen Formen nimmt.

3d) Offene Wander-, geschlossene Dauerformationen. Im Gegensatz zum bisherigen tritt offene Vegetation als Entwickelungsphase zu einer geschlossenen Vegetation auf, wo nicht dauernde Faktoren das Offenhalten bewirken, sondern vorübergehende, einmalige Katastrophen. Solche Katastrophen können von der Natur herrühren, als da sind Bergstürze, Verschüttung durch Vulkanausbrüche usw. oder dann vom Menschen durch Brand, Rodung und dgl. Gebiete mit dieser Art Sukzessionen bieten hauptsächlich gebirgige Gegenden, in denen Erosion noch stark tätig ist und auch dort, wo die entsprechende Alluvion stattfindet. Es ist das Hauptgebiet für Cramptons „Migratory plant formations", die Wanderformationen. In Mittelgebirgen und Hügelländern gestaltet sich die Erdoberfläche noch langsam um, größere Länderteile sind schon zur Ruhe gekommen, werden also Dauerformationen tragen, aber in der Nähe der Gewässer, seien es Flüsse oder die Meeresküste, treten noch starke Formveränderungen auf und infolgedessen Wanderformationen, die also Sukzessionen bilden. Ein wundervolles Sukzessionsbeispiel gibt Cowles in seinen Dünenstudien am Michigansee. Die Wanderdünen werden besiedelt und gefestigt von Ammophila arenaria und Agropyrum dasystachyum. Auf dem befestigten Substrat kommt Gebüsch auf, aus dem nach und nach ein Coniferenwald wird. Durch die Umwandlung des Untergrundes wird der Standort für die dortige Klimaxformation, einen gemischten Falllaubwald, besiedelbar.

Sekundäre Sukzessionen kehren meistens zur Klimaxformation zurück, die vor dem zerstörenden Eingriff bestanden hat. Der Boden enthält im Gegensatz zu Neuland eine Masse schlafender Samen und Wurzelstöcke, die sehr rasch zum Aufgehen kommen, wenn die sie zurückhaltenden Dominierenden verschwinden. Wird ein Buchenwald geschlagen, so gehen in dem neuen Licht, das nun nicht mehr durch die Buchen vom Boden abgehalten wird, viele Samen auf. Dazu kommt noch, daß der ungeschützte Humus in starkem Maße zur Verwesung kommt, so daß ein sehr nährstoffreiches Keimbett entsteht. Anspruchsvolle hohe Stauden entwickeln sich machtvoll. Es entsteht eine Hochstaudenwiese, z. B. mit überwucherndem Epilobium angustifolium. Doch bald bekommen Gebüsche die Oberhand, dieselben, welche die lichtreicheren Waldränder bekleiden. Unterdessen wachsen wieder Bäume auf, erst mehr lichtliebende, dann schließt sich wieder der ehemalige Buchenwald.

Befand sich aber die Dauerformation vorher nicht in ihr durchaus günstigen Bedingungen, so kann es vorkommen, daß sie sich nachher nicht mehr durchzusetzen vermag. Aus südrussischen Schwarzerdsteppengegenden wird vielfach behauptet, daß ganze Gebiete früher mit Wald bestockt gewesen wären, die nun Grasflur bleiben; daß der Wald nicht mehr von sich aus die Gebiete wiedererobern könne.

Im Mittelmeergebiet haben gewiß in alter Zeit viel ausgedehntere Hartlaubwälder bestanden. Aber bei dem wiederholten Abschlagen und der starken Nutzung ist der Boden stark verarmt; auch haben Regengüsse Feinerde fortgeführt, so daß die Bedingungen auf ungeheuren Strecken als Klimax nur noch Macchie erlauben. Solche Macchien werden oft gerodet, eine Zeitlang als Acker benutzt und dann wieder ruhen gelassen. Auf dem Brachfeld machen sich erst eine Menge einjährige und zweijährige Pflanzen breit. Bald erhält es ein „felsenheidenartiges" Aussehen, wird „garigueähnlich" und kehrt

zur Macchie zurück (s. weiteres bei 2γ, $\beta\beta$ Durifruticeta).

3e) Geschlossene Wander- und Dauerformationen. Wo die Erde reife Formen aufweist, kommen Entblößungen und Verschüttungen nicht mehr vor. Die Verwitterungsprodukte bleiben an Ort und Stelle liegen. Wenn geschlossene Vegetation klimatisch möglich ist, so bedeckt sie das Land, es herrscht die mit dem Klima übereinstimmende Klimaxvegetation. Wo aber die Verwesung geringer ist als die Stoffproduktion, geht eine aufbauende Sukzession vor sich. Ueberall, wo kleinere Wasserflächen im Waldklima vorkommen, beobachten wir Sukzessionen geschlossener Formationen. In der Limnäenformation erhöht sich der Boden, bis ein Röhricht gedeihen kann, das fortan dominiert und die bisherigen Limnäen nur noch als Bestandteil, als ökologischen Verein, enthält. Die Verlandung geht weiter. Es werden Sumpfwiesen daraus. Auf diesen aufbauend kann ein Hochmoor entstehen, oder die Sumpfwiesen werden von Sträuchern und Bäumen besiedelt und ein Wald baut sich als Klimax auf. Die allgemeine Tendenz der Vegetation geht dahin, den Standort auszunützen, d. h. die dem Standort am besten angepaßte Klimaxformation zu gestalten. Clements nennt dies Stabilisation und definiert sie als „die Tendenz, die für Sukzessionen typisch ist, in denen die sukzessiven Stadien dauerhafter werden".

Es gibt aber auch Ausnahmen, wo statt eines Endstadiums ein fortlaufender Zyklus entsteht. Gräbner kennt einen solchen Zyklus in Nordwest-Deutschland. Das Moor vermag nach und nach in einen Wald einzudringen, die Bäume gehen zugrunde, das Moor dominiert. Fehlt aber dem Moor das nötige atmosphärische Wasser zum Weiterwachsen, so trocknet es allmählich ein und es wird daraus eine Heide. Wird diese Heide nicht genutzt, so können sich Bäume darin ansiedeln und der Wald wird regeneriert werden, aber es wird auch wieder so viel Feuchtigkeit erzeugt, daß das Moor wiederum sich ausbreiten und den Wald töten kann. So kann der Zyklus weitergehen, wenn nicht Mensch oder Natur einen Eingriff machen, welcher der einen oder anderen Pflanzengesellschaft zu dauerndem Siege verhilft.

Zum Schlusse sei hier noch folgendes erwähnt über die sukzessionale Zu- und Abnahme der Artenzahl. Aus den Warmingschen und Clementsschen Regeln ist zu sehen, daß die Artenzahl in einer Sukzession bis zu einem Maximum zu- und dann wieder abnimmt, und daß Gegenden, die schon lange mit derselben geschlossenen Vegetation bewachsen waren, artenarm sind, da in dem Schluß etwaige neue Samen kein Keimbett mehr finden. Scharfetter (Ueber die Artenarmut der ostalpinen Ausläufer der Zentralalpen, Oesterr. Bot. Ztschr. Jahrg. 1909) erklärt die Artenarmut der Lavanttaler und Gurktaleralpen dadurch, daß diese, soweit sie eisfrei waren, zur Zeit des Rückganges der Gletscher eine Pflanzendecke mit zum größten Teil Dauerformationen trugen, in welche einzudringen für die in die Alpen zurückkehrenden Formen kein Raum war. Die mit Eis bedeckten Gegenden hingegen sind reicher, da die Eiszeit viele neue besiedelbare Standorte geschaffen hat und sie sind nach De Candolle um so reicher, je kürzer sie von Eis bedeckt waren, d. h. je länger das Zunehmen der Arten in der Sukzession gegen das Maximum hin gedauert hat.

Literatur. *Die allgemeinen und floristischen Werke siehe im vorhergehenden Artikel (Florenreiche). Zusammenfassend ökologisch:* ***E. Warming,*** *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, 2. Aufl., Berlin 1902; demnächst erscheint eine 3. Aufl. —* ***Derselbe,*** *Oecology of plants, Oxford 1909; dort die Literatur bis 1909. —* ***F. E. Clements,*** *Research methods in Ecology. Lincoln (Neb.) 1905. —* ***H. C. Cowles,*** *Ecology, 3. Teil von: A textbook of Botany for colleges and universities by members of the botanical staff of the university of Chicago, 1911. —* ***C. Raunkiär,*** *Planterigets Livsformer og deres Betydning for Geografien. Copenhagen 1907. —* ***Derselbe,*** *Formationsundersögelse og Formationsstatistik. Sonderabd. Bot. Tidsskrift, Bd. 30, 1909. —* ***Derselbe,*** *Statistik der Lebensformen als Grundlage für die biologische Pflanzengeographie. Beih. Bot. Centralbl., Bd. 27, 1910. —* ***H. Brockmann-Jerosch*** *und* ***E. Rübel,*** *Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognomischen Gesichtspunkten. Leipzig 1912.*

Zu Teil 1: ***J. Hann,*** *Handbuch der Klimatologie, 3. Aufl. Stuttgart 1912. —* ***Gr. Kraus,*** *Boden und Klima auf kleinstem Raum. Jena 1911. —* ***W. Köppen,*** *Versuch einer Klassifikation der Klimate. Leipzig 1901. —* ***J. Wiesner,*** *Der Lichtgenuß der Pflanzen, Leipzig 1907; da auch weitere Lichtliteratur. —* ***P. F. Schwab,*** *Ueber das photochemische Klima von Kremsmünster. Sonderabd. Densch. k. Akad. Wiss. math.-nat. Kl. Bd. 74, Wien 1904. —* ***E. Rübel,*** *Untersuchungen über das photochemische Klima des Berninahospizes. Vierteljahrsschrift Nat. Ges. Zürich, Jg. 53, 1908. —* ***C. Dorno,*** *Studie über Licht und Luft des Hochgebirges. Braunschweig 1911. —* ***E. Ramann,*** *Bodenkunde. 3. Aufl. Berlin 1911.*

Zu Teil 2: Für alle Arbeiten über einzelne Gebiete siehe den vorhergehenden Artikel (Florenreiche), besonders die jeweiligen Kapitel über die verschiedenen Pflanzengesellschaften, hier seien nur einige Spezialarbeiten über einzelne Pflanzengesellschaften erwähnt: ***Moss, Rankin und Tansley,*** *The woodlands of England. Sonderabdruck aus The New Phytologist 1910; die britischen ökologischen Arbeiten sind zusammengefaßt in* ***A. G. Tansley,*** *Types of British vegetation. Cambridge 1911. —* ***H. und M. Brockmann-Jerosch,*** *Die natürlichen Wälder der Schweiz. Ber. d. schweiz. Bot. Ges. Jg. 1910. —* ***F. G. Stebler und C. Schröter,*** *Beiträge zur Kenntnis der Matten und Weiden der Schweiz, X. Versuch einer Uebersicht über die Wiesentypen der Schweiz. Landwirtsch. Jahrbuch der Schweiz, Bd. 6,*

1892. — **C. Weber,** *Ueber die Zusammensetzung des natürlichen Graslandes in Westholstein, Dithmarschen und Eiderstedt. Schriften d. nat.-wiss. Vereins f. Schleswig-Holstein, Bd.* 9, *1892.* — **H. Jonnson,** *The marine algal vegetation. 1. Teil von The Botany of Iceland, herausg. von Rosenvinge und Warming, Kopenhagen 1912.* — **M. Oettli,** *Beiträge zur Oekologie der Felsflora. 3. Heft der Bot. Exkursionen und pflanzengeogr. Studien in der Schweiz, herausg. von C. Schröter, Sonderabdruck aus dem Jahrbuch der St. Gall. Nat. wiss. Ges. 1903.* — **F. A. Schade,** *Pflanzenökologische Studien an den Felswänden der sächsischen Schweiz. Englers Bot. Jahrb. Bd.* 48, *1912.* — **Ove Paulsen,** *Studies on the vegetation of the Transcaspian lowlands. The second Danish Pamir Expedition conducted by O. Olufsen, Kopenhagen 1912.* — **E. Hess,** *Ueber die Wuchsformen der alpinen Geröllpflanzen. Beih. Bot. Zentralbl. Bd.* 27, *1909.* — **L. H. Quarles van Ufford,** *Etude écologique de la flore des pierriers. Diss. Lausanne 1909.*

Zu Teil 3: **H. C. Cowles,** *The causes of vegetative cycles. Bot. Gaz.* 51, *1911.* — **C. B. Crampton,** *The geological relations of stable and migratory plant formations. Scott. Bot. Review, 1912.* — **Clements** *1905, s. o.*

E. Rübel.

c) Genetische Pflanzengeographie.

Epiontologie.

Einleitung: 1. Definition. 2. Umgrenzung der Aufgabe. 3. Schwierigkeiten. 4. Kurze Geschichte der Epiontologie. — Allgemeine Epiontologie: A. Von der Pflanze ausgehend I. Verbreitungsgeschichte der systematischen Sippe. 1. Das Areal. a) Definition. b) Schwierigkeiten der fehlerfreien Feststellung des spontanen Areals. c) Entstehung des Areals. α) Allgemeine Ausbreitungstendenz. β) Fördernde und hindernde Faktoren. γ) Schwierigkeit der ökologischen Erklärung. $\alpha\alpha$) Das Standortsklima. $\beta\beta$) Unvollendete Wanderung. $\gamma\gamma$) Oekologische Variation. d) Kontinuierliche und disjunkte Areale. e) Schrittweise oder sprungweise Wanderung; die Disjunktionsschwelle: Wind, Meeresströmungen, Vögel, Drift. f) Formen der Disjunktion. α) Nach der Sippe. β) Nach der geographischen Natur. $\alpha\alpha$) Arktotertiäre Disjunktion. $\beta\beta$) Arkto-glaziale Disjunktion usw. g) Die Reliktfrage (Relikte und Restanzen). α) Reliktpflanzen und Reliktareal. β) Definition des Reliktareals. γ) Reliktnatur und Disjunktion. δ) Beispiele von Relikten. Tertiärrelikte, Glazialrelikte, Xerotherme, Interglaziale Relikte. 2. Die Phylogenie der systematischen Sippe. a) Bedeutung systematischer Monographien. b) Entstehung neuer Formen. c) Mono- und polytope Entstehung. d) Das Alter der Sippen. α) Absolutes Alter. $\alpha\alpha$) auf Fossilfunde gegründet. $\beta\beta$) Indirekt bestimmt (Grad der systematischen Isolierung, Grad der ökologischen Anpassung, Analogie mit gut datierten Tierverbreitungen. β) Relatives Alter (Höhe der Sippe). e) Das Alter der heutigen Verbreitung (das „Märchen" von der tertiären Mischflora, Alter der Tropenfloren, der Extratropischen, der Gebirgsfloren; ökologische Harmonie). f) Heimat, Entstehungszentrum, Massenzentrum. II. Verbreitungsgeschichte der autökologischen Einheit: Beispiel: Die physiologischen Gruppen De Candolles. III. Verbreitungsgeschichte der synökologischen Einheit. Formationswechsel und Klimawechsel (Stubbenlagen und Grenzhorizonte der Moore). Klimatische oder edaphische Formation; säkulare Wechselwirtschaft. B. Vom Florengebiet ausgehend: Entwickelungsgeschichte der Florengebiete. I. Gliederung in Elemente. 1. Heimatselemente. 2. Beziehungselemente (geographische, genetische und historische Elemente. II. Das Alter der Floren. 1. Oekologische Ausgeglichenheit. 2. Endemismus (konservativer und progressiver Endemismus, absoluter und relativer Endemismus). 3. Beziehung zu den Faunen. III. Allgemeine Ergebnisse.

Einleitung.

1. Definition. Die genetische Pflanzengeographie[1]) oder „Epiontologie" (De Candolle) beschäftigt sich mit der Entwickelung der Pflanzenverbreitung im Laufe der Zeit, mit ihrer „geschichtlichen Bedingtheit" (Diels). Wie alle Eigenschaften der Pflanze, ist auch die Raumausfüllung der Art, ihr „Areal" etwas Gewordenes, aus dem verwickelten Zusammenspiel zahlreicher ineinandergreifender, in ständigem Fluß befindlicher Faktoren hervorgegangen. Wir können die florengeschichtlichen Bedingungen etwa folgendermaßen gruppieren:

1. Geogene Faktoren: Veränderungen in der festen und flüssigen Erdrinde: Hebung und Senkung des Landes, Entstehen und Vergehen von Landbrücken und Inseln, Transgressionen des Meeres, Austrocknen von Binnenseen, Vorstoß oder Rückzug von Eisbedeckungen, Hebung und Abtragung von Gebirgen, die Erscheinungen des Erosionszyklus, das Sinken oder Steigen des Grundwasserspiegels, Entstehung von besiedelbarem Neuland, lange dauernde Isolierung eines Gebietes.

2. Klimatogene Faktoren: Klimaschwankungen, primär kosmisch bedingt oder sekundär als Folgerungen von Aenderungen in der Plastik der Litho- und Hydrosphäre; Entstehung und Verschwinden von klimatisch bedingten Wanderungshindernissen, z. B. Wüsten.

3. Biogene Faktoren: Veränderungen in der lebenden Umwelt: Aufkommen schattender Waldbäume als Verdränger der lichtliebenden, säkuläre Wechselwirtschaft durch Veränderung des Bodens durch die Pflanzen; Einwanderung oder Aussterben von bestäubenden, samen-

[1]) So bezeichnet sie Diels (1908). Engler nennt sie 1899 die „entwickelungsgeschichtliche" andere nennen sie „historische"; ersteres ist etwas schleppend, letzteres kommt in Konflikt mit der Bedeutung „historisch" im Sinne der Geschichtswissenschaft. Flahault (1907) versteht in der Tat unter „Phytogéographie historique" die Beziehungen der Pflanzenverbreitung zum Menschen.

verbreitenden oder schädigenden Tieren, von pflanzlichen Konkurrenten oder Schädlingen.

4. Anthropogene Faktoren: die floraverändernde Einwirkung des Menschen: Kulturmaßregeln, Einführung von neuen, konkurrierenden Pflanzen oder schädigenden Tieren.

5. Phylogenetische Faktoren: nicht nur die äußeren Bedingungen (exogenen Faktoren) sind im Fluß begriffen, auch die Pflanze selbst ändert sich, teils von innen heraus, teils durch den Reiz oder die Auslese durch die äußeren Faktoren: Erzeugung neuer Rassen und Arten Absterben alternder Typen, Aenderung der ökologischen Bedürfnisse (ökologische Variation).

2. Bereinigung des Gebietes. Streng genommen umfaßt das Gesamtgebiet unserer Disziplin die Verbreitungsgeschichte aller Pflanzensippen und die Entwickelungsgeschichte aller Florengebiete des Landes und der Meere von den ersten fossil erhaltenen Anfängen der Pflanzenwelt bis heute. Aus praktischen Gründen beschäftigte sich die Epiontologie aber bis jetzt vorwiegend mit den Gefäßpflanzen, das Phytoplankton und die höheren Litoralalgen ausgenommen, teilweise auch die Moose[1]); erstens ist ihre Verbreitung besser bekannt, zweitens sind ihre fossilen Reste aus dem Känozokium zahlreicher und drittens ist ihre Migrationsfähigkeit geringer. Ferner wird gewohnheitsgemäß die heutige spontane Pflanzenverbreitung in den Vordergrund gestellt; man greift also nur so weit zurück, als die ehemalige Verbreitung einen kontrollierbaren Einfluß auf die heutige gewonnen hat, also für die Gymnospermen auf das Mesozoikum, für die Angiospermen auf das Känozoikum; das übrige überläßt man der Paläobotanik.[2])

Vom „Formationswandel“ (Sukzession), der gesetzmäßigen Aufeinanderfolge der Pflanzengesellschaften, wird zunächst von den drei Typen von Cowles (vgl. oben S. 903) die klimatische Sukzession in der Epiontologie behandelt; die topographische überläßt man der Synökologie, die biotischen Sukzessionen ebenfalls; aber die strittigen Fälle, ob eine Sukzession biotisch oder klimatisch sei, spielen wieder auch epiontologisch eine wichtige Rolle (der „Grenzhorizont“ der norddeutschen Moore z. B.). — Die Geschichte der Kulturpflanzen macht ein wichtiges, aber meist gesondert behandeltes Gebiet aus.

Die so bereinigte Aufgabe der Epiontologie umfaßt also die Entwicklung der Pflanzenverbreitung seit der Tertiärperiode unter dem Einfluß geogener, klimatogener, biogener, anthropogener und phylogenetischer Veränderungen. Sie stellt dabei, dem Standpunkt des Pflanzengeographen entsprechend, das Raumproblem in den Vordergrund; nicht die Entwickelung der Pflanzenwelt an sich, sondern die Entwickelung ihrer Raumausfüllung studiert sie. Gegenüber der Tendenz älterer Richtungen, die Biosphäre in scharf getrennte Lebensgebiete zu gliedern, betont sie den ständigen Fluß der Erscheinungen, das komplizierte Ineinander und Uebereinandergreifen der Wanderungen, die tausendfachen ehemaligen Beziehungen der Erdräume zueinander.

3. Gründe der Unsicherheit epiontologischer Resultate. Es liegt in der Natur der Sache, daß die Resultate der genetischen Pflanzengeographie oft einen stark hypothetischen Charakter tragen und unter der Unsicherheit und Mehrdeutigkeit ihrer Grundlagen leiden. Diese Grundlagen sind einerseits geologisch, paläontologisch und historisch beglaubigte Tatsachen der Vergangenheit, andererseits die Pflanzenverbreitung der Gegenwart, aus welcher rückschließend diejenige der Vergangenheit rekonstruiert wird; als Prüfstein dieser Hypothesen dient dann das paläontologische Material. Aber die Grundlagen der Hypothesen wie die Prüfsteine leiden an Unsicherheit.

Die fossilen Reste sind spärlich, lückenhaft und ihre Bestimmung ist häufig strittig, weil nur auf Blätter gegründet; auch die geologische Datierung ist oft unsicher (Löß! diluviale, insbesondere interglaziale Ablagerungen, vgl. den Artikel „Eiszeiten“). Die

[1]) Ueber die florengeschichtliche Verwendung der Moose schreibt mir mein Kollege Dr. Th. Herzog freundlichst folgendes: „Soweit die heutige Kenntnis der Bryophyten florengeschichtliche Schlüsse zu ziehen erlaubt, decken sich dieselben recht gut mit den aus den höheren Pflanzen gewonnenen Daten. Es ist auch zweifellos, daß weitere Ermittelungen noch viel wertvolle Aufschlüsse bieten können, und es wäre daher sehr erfreulich, wenn die Moose bei der monographischen Schilderung eng umgrenzter Gebiete mehr als bisher die ihrer Wichtigkeit gebührende Beachtung fänden. Eine „Geographie der Moose“ ist aber heute noch nicht am Platze, da der Stand der Durchforschung in den verschiedenen Ländern der Erde zu unvollkommen und ungleichwertig ist, auch die großen Gattungen wie Campylopus, Fissidens, Grimmia, Bryum sowie die Gruppe der Hypnaceae im alten Sinn noch einer monographische Durcharbeitung bedürfen, bevor sich eine natürliche Gliederung derselben, die im Einklang mit ihrer Verbreitung stehen würde, vornehmen läßt.“

[2]) Siehe Bd. VII dieses Werkes S. 408ff. Dort werden am Schlusse dieselben Probleme behandelt wie hier; aber dort geschieht es im Anschluß an die früheren Perioden, hier von oben herab, von der heutigen Verbreitung ausgehend.

gegenwärtige Verbreitung ist selten vollständig bekannt, der Einfluß des Menschen auf dieselbe schwer einzuschätzen, das wirklich natürliche Vorkommen auch selbst durch fossile Nachweise nicht ganz sichergestellt, da die Kontinuität des Areals schwer zu beweisen ist. Strittig ist ferner namentlich die Wirkung der Verbreitungsmittel, schrittweise oder sprungweise Wanderung. Die ökologische Bedingtheit des Vorkommens und seiner Grenzen ist in keinem einzigen Falle restlos erklärt; noch weniger wissen wir über das Verhalten der einzelnen Arten bei Klima- und Standortsänderungen und über die Ueberdauerungsmöglichkeiten bei Klimawechsel; das ergibt eine weitere Unsicherheit auch in der Verwertung fossiler Reste zu Klimaschlüssen, die noch vermehrt wird durch die Möglichkeit des Ersatzes klimatischer durch edaphische Faktoren. Auch die Ursachen des Formationswechsels sind oft strittig: ob klimatisch, ob topographisch, ob biotisch, ob anthropogen bedingt.

Die Lücken im Areal, welche die Hauptausgangspunkte für florengeschichtliche Schlüsse bilden, lassen meist mehrere Erklärungsmöglichkeiten zu. Und ebenso leiden die auf die Phylogenie basierten Schlüsse an Unsicherheit: die Altersbestimmung der Sippen, die für die Heimatsbestimmung wichtig ist, ist unsicher wegen der Schwierigkeit der Entscheidung, was primitiv, was abgeleitet ist; die Erkennung der natürlichen Verwandtschaft wird oft durch die Möglichkeit durch Konvergenz verdeckter Polyphylie[1]) erschwert, die Möglichkeit polytoper Entstehung beeinträchtigt die Bedeutung epiontologischer Schlüsse aus disjunkten Arealen sehr.

Bei dieser Häufung von Schwierigkeiten, die oft zu einer Häufung von Hypothesen führen, ist ein es unerläßliches Erfordernis, daß die Schlüsse, die aus der Pflanzenverbreitung auf die Pflanzengeschichte gezogen werden, an den Tatsachen anderer Wissensgebiete auf ihre Richtigkeit geprüft werden: Zoologie, Geologie, Prähistorik, für die historische Zeit auch archäologische, archivalische, linguistische, literarische, toponomastische Zeugnisse müssen herangezogen werden. Namentlich die viel eindeutiger fundierte Zoogeographie ist ein wichtiger Prüfstein.

Bei dieser Sachlage halte ich es für das Richtigste, hier eine möglichst objektive Darstellung des Streites der Meinungen zu geben, unter Betonung des methodologisch wichtigen und unter Bevorzugung solcher Fragen, die die stärkste Durcharbeitung gefunden haben. Ich beschränke mich auf die allgemeine Epiontologie und bringe besonders lehrreiche Kapitel spezieller Florengeschichte unter dem betreffenden allgemeinen Kapitel unter.

4. Geschichte der genetischen Pflanzengeographie. Die ersten Ideen über den Einfluß früherer Zustände auf die Verbreitung der Pflanzen finden wir schon bei Willdenow („Grundriß der Kräuterkunde, 2. Aufl., 1798). Er spricht in § 356 von der Möglichkeit ehemaliger Verbindungen jetzt durch das Meer getrennter Länder (z. B. Neuholland und Südafrika, Neuseeland mit Norfolk); er erörtert die Möglichkeit von Reliktendemismen, schreibt den Gebirgen eine hohe Bedeutung für die Entwickelung der Floren zu usw. Alexander v. Humboldt, der durch seine „Ideen zu einer Geographie der Pflanzen" der Schöpfer der physiologischen Pflanzengeographie wurde, wandte sein Hauptaugenmerk der Physiognomik und den Beziehungen der Vegetation zum Klima zu, und hielt „unsere Kenntnis von der Urzeit der physischen Weltgeschichte nicht hoch genug hinaufreichend, um das jetzige Dasein als etwas Werdendes zu schildern". Der spätere verdiente Hauptvertreter der floristischen und klimatologischen Pflanzengeographie, Grisebach, der in seiner „Vegetation der Erde" meisterhafte Vegetationsschilderungen entwarf und die Florengebiete klimatisch und physiognomisch in vorbildlicher Weise zu charakterisieren verstand, verhielt sich sogar noch im Jahre 1872 gänzlich ablehnend gegen den Entwickelungsgedanken, und gegen jeden Versuch, geologische Verhältnisse zur Klärung der Verbreitung beizuziehen.

Der erste, der den Gedanken klar aussprach, daß die jetzigen Arten älter seien als der jetzige Zustand der Dinge war Charles Lyell (1830) und der erste, der an einem konkreten Fall epiontologische Methoden anwandte, war Forbes, der 1845 auf der Versammlung der British Association in Birmingham klar darauf hinwies, daß man zur Erklärung der heutigen Verbreitung auf frühere Zustände zurückgreifen müsse; er versuchte das arktisch-alpine Element der britischen Flora durch den Einfluß der Eiszeit verständlich zu machen. Unger faßt in seiner „Geschichte der Pflanzenwelt" (1852) in großzügiger Weise die Kenntnisse über die geologische, aufsteigende Entwickelung des Pflanzenreichs zusammen, unter Zugrundelegung deszendenztheoretischer Anschauungen.

Der erfolgreichste vordarwinische Förderer des Entwickelungsgedankens in der Pflanzengeographie war Alphonse De Candolle. In seiner an Ideen und Tatsachen so überreichen „Géographie botanique raisonnée" (1855) spricht er es klar aus, daß „die Pflanzengeographie

[1]) Ein klassisches Beispiel hierfür auf zoologischem Gebiet, auch für die fatalen daraus entstehenden Irrtümer in den Schlüssen, bilden die straußartigen Vögel; man hielt sie für eine natürliche einheitliche Gruppe von monophyletischer und monotoper Entstehung und glaubte in ihrer antarktischen Disjunktion einen Beweis für die Existenz eines antarktischen Entstehungszentrums zu erblicken, bis Fürbringer und Burckhardt nachwiesen, daß sie eine aus sehr verschiedenen Gruppen stammende Konvergenz darstellen.

das Hauptziel habe, zu zeigen, was in der gegenwärtigen Verbreitung der Pflanzen den Wirkungen des gegenwärtigen Klimas, und was den früheren Zuständen zuzuschreiben ist". Er zählt dann alle diejenigen Verbreitungstatsachen auf, die einer Erklärung durch aktuelle Ursachen spotten, namentlich in einläßlichster und kritischer Weise die disjunkten Areale, wobei ihm seine umfangreichen Herbarien und seine großen Erfahrungen als Systematiker sehr zugute kamen.

Daß Darwins und Wallaces Schriften der genetischen Pflanzengeographie einen mächtigen Aufschwung verliehen, ist selbstverständlich. Der mit ihnen befreundete Sir Joseph Dalton Hooker, der vielgereiste Pflanzengeograph und erfahrene Systematiker, schrieb 1859 eines der Standardwerke unserer Disziplin: „On the flora of Australia, its origins, affinities and distribution, being an introductory essai to the flora of Tasmania", in dem er sich Darwin anschloß und die Beziehungen der australen Floren zueinander, zur Antarktis und zu Europa auseinandersetzt. Ein spezielles Studium widmete er den Inselfloren (1866), die in epiontologischer Hinsicht so bedeutungsvoll sind; er faßt ihre Endemismen als Umwandlung kontinentaler Einwanderer auf aus älteren Perioden (da er der Annahme jüngerer Landverbindungen abgeneigt ist), und zieht zum ersten Male auch die lebende Umwelt, namentlich die Insekten, zur Erklärung der Verbreitungstatsachen herbei. Später hat Hemsley auf der Challenger-Expedition diesen Fragen, insbesondere auch den interozeanischen Verbreitungsmöglichkeiten, besonderes Studium gewidmet.

Neben DeCandolles und Hookers Arbeiten muß als dritter Markstein in der Entwickelung der Epiontologie Englers „Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florenreiche seit der Tertiärperiode" (1879 bis 1882) genannt werden. Er konnte sich in diesem Buche auf die reichen Resultate der „Tertiärpaläontologie" stützen (Oswald Heer, Saporta, Unger, v. Ettinghausen, Massalongo, Goeppert). Engler selbst sagt hier von O. Heer, daß er ganz allein das große Verdienst habe, „durch Erforschung der Tertiärflora des hohen Nordens eine der wesentlichsten Grundlagen für die rationelle Pflanzengeographie geschaffen zu haben".

In Englers „Versuch" wird auf Grund umfassender, kritisch durchgearbeiteter Florenlisten, unter vielseitiger Berücksichtigung systematischer Monographien, sorgfältiger Diskussion der rezenten Verbreitungsmöglichkeiten (denen Engler hier noch eine größere Rolle zuschreibt als später) und gründlicher Berücksichtigung der fossilen Floren und der zoogeographischen Resultate die Geschichte der Florenreiche zu rekonstruieren gesucht.

Dieses Monumentalwerk gab der epiontologischen Forschung neuen Impuls. Sie erfuhr seither Förderung in den verschiedensten Rich- tungen:

Die postglaziale Einwanderungsgeschichte der europäischen Flora ist namentlich in Skandinavien durch die umfassenden Bearbeitungen der reichen quartären Ablagerungen dieses Landes in einer sonst nirgendwo erreichten Vollständigkeit durchgearbeitet (Steenstrup, Blytt, Nathorst, Areschoug, Andersson, Tolf, Sernander, Warming, Hartz u. a.); in Norddeutschland befaßten sich mit solchen Untersuchungen, die sich vielfach auf die Torfmoore stützen, namentlich C. Weber, Nehring, Potonié, Conwentz, Klinge, Keilhack, Runge, Stoller, in England Reid, Lewis, Pengelly, in Nordamerika Transeau, Harshberger u. a.; auch in den Alpenländern wurde eifrig in diesen Fragen gearbeitet, namentlich mit Bezug auf das arktisch-alpine Element und die postglaziale xerotherme Periode (Beck, Wettstein, Christ, Martins, Chodat, Pampanini, Jaccard, Briquet, Früh, Marie Jerosch, H. Brockmann-Jerosch, Hayek, O. Nägeli, Jaccard, Diels). Briquet mit seiner Betonung der Möglichkeit polytoper Entstehung und Brockmann mit seiner Hypothese des ozeanischen und gleichmäßigen Charakters des Eiszeitklimas und seiner Bekämpfung der xerothermen Periode haben neue Momente in die Diskussion getragen, ebenso Diels mit seiner Untersuchung der genetischen Elemente in der Alpenflora und Jaccard mit seiner vergleichend-statistischen Methode. Wie wenig abgeklärt aber diese Fragen sind, das trat auf dem Botanikerkongreß in Wien 1905, dem Geologenkongreß 1910 in Stockholm und der British Assoziation 1911 in Portsmouth hervor, wo die verschiedenen Ansichten sich scharf gegenüberstanden.

Nicht zu vergessen sind hier auch die Resultate der Arbeiten über prähistorische Pflanzenreste, welche viel Licht auf die ursprüngliche Pflanzendecke bewohnter Länder warfen (O. Heer, Neuweiler, Gradmann, Hoops).

Die tatsächlichen Grundlagen epiontologischer Forschungen wurden nach drei Richtungen erheblich vermehrt: einmal machte die Erforschung exotischer Floren bedeutende Fortschritte durch die Tätigkeit der botanischen Zentren: in Kew für die britischen Kolonialfloren (Indien, Afrika), in Berlin und Zürich für Afrika, in Berlin ferner für Samoa und die Monsunia, in Paris für Westafrika, Yünnan, Tonkin, in Petersburg für russisch Asien, in Brüssel für den Kongo, in Nordamerika für Kuba und die Philippinen, in Christchurch für Neuseeland. Dann erscheinen in rascher Folge umfangreiche, alle Gesichtspunkte berücksichtigende Monographien größerer und kleinerer Gebiete in Engler-Drudes „Vegetation der Erde" und anderwärts. Drittens mehrt sich rasch die Reihe von systematischen Monographien von Familien und Unterfamilien in Englers „Pflanzenreich", während die Kerner-Wettsteinsche Schule in Oesterreich ihre fruchtbaren geographisch-systematischen Gesichtspunkte in Gattungsmonographien anwendet.

Die amerikanischen Phytogeographen, insbesondere Cowles und Clements haben durch ihre Betonung der dynamischen Formationslehre, der Lehre vom Zusammenhang der Sukzession der Pflanzengesellschaften mit dem Ablauf geologischer Vorgänge einen fruchtbaren epiontologischen Gesichtspunkt in die Synökologie hineingetragen.

Viele wertvolle Anregungen erhielt und erhält unsere Disziplin von der Tiergeographie, die infolge des reicheren und eindeutigeren Fossilmaterials und der klareren Verhältnisse puncto Migrationsfähigkeit resp. -unfähigkeit auf siche-

rerem Boden arbeitet als die Pflanzengeschichte. Hier hat Arldt neuerdings in einem sehr nützlichen Kompendium („Die Entwickelung der Kontinente und ihrer Lebewelt“, Leipzig 1907) die Resultate der Tiergeographie der Gegenwart und Vorzeit in bezug auf die Wandelungen, die geographischen Verbindungen und Isolierungen der Tierareale und ihre Bedeutung für die Rekonstruktion der geographischen Verhältnisse des Erdballs in den verschiedenen geologischen Zeiten zusammengestellt.

Die Phytopaläontologie säubert ihr Feld mit scharfer Kritik von Unsicherheiten; ihre Hauptfortschritte der letzten Jahrzehnte liegen allerdings in der ergebnisreichen anatomischen Durcharbeitung paläozoischer und mesozoischer Fossilien, deren Resultate für die Phylogenie von hoher Bedeutung, für die Pflanzengeographie aber kaum verwertbar sind. Anderseits bestrebt sie sich neuerdings, die Ausbildung der Florengebiete schon in früheren Perioden nachzuweisen.

Allgemeine Epiontologie.

A. Von der Pflanze ausgehend.

I. Verbreitungsgeschichte der systematischen Sippe.[1])

1. Das Areal in seiner epiontologischen Bedeutung. 1a) Definition: Das spontane oder natürliche Areal einer pflanzlichen (und tierischen) Sippe ist die Summe der von ihr auf natürlichem Wege, ohne Mithilfe des Menschen besiedelten und dauernd behaupteten Standorte. Die genaue Feststellung des Areals ist die Grundlage jeder pflanzengeschichtlichen Erörterung.

1b) Schwierigkeit der Eruierung des Areals. Schon die einwandfreie Feststellung des Areals stößt auf zwei Hauptschwierigkeiten: α) Unzulänglichkeit der Floren. Die eine ist die Unzulänglichkeit der Floren. Ein genaues Bild des Areals ist am besten aus einer Karte mit punktförmigen Angaben der einzelnen Standorte in genügend großem Maßstab zu ersehen. Denn nur so erkennt man am besten neben dem genauen Verlauf der Grenzen namentlich auch die Lücken, die in den Angaben der Floren selten figurieren und die gerade für die Besiedelungsgeschichte von der größten Bedeutung sind. Selbst in gut durchforschten Ländern stößt man bei Ermittelung des Areals auf Unzulänglichkeit der Floren.

β) Einwirkung des Menschen. Die zweite große Schwierigkeit bei der Ermittelung des spontanen Areals bildet die richtige Einschätzung der Einwirkung des Menschen auf die Besiedelung neuer Lokalitäten und die Entstehung von Lücken. Künstliche Ausdehnung des Areals kann entstehen durch Begünstigung einer Pflanze als Waldbestandteil (Fichte im schweizerischen Mittelland [Arn. Engler], Eiche im Mittelalter als Fruchtbaum gepflegt [Brockmann]), Einführung und Verwilderung einer Kulturpflanze (Acker- und Gartenflüchtling; ein sehr instruktives Beispiel ist die Kokosnuß, die bisher als Paradebeispiel für die Wirkung der Meeresströmungen auf die Verbreitung galt, deren Vorkommen auf den Inseln des Pazifischen und Indischen Ozeans aber Cook neuerdings ausschließlich dem Menschen zuschreibt) oder durch unabsichtliche Einschleppung (Menschen-, Kultur- oder Warenbegleiter) und nachträgliche Verschleppung auf künstlichen Wegen (besonders längs der Eisenbahnen), wie auf natürlichem Wege. Die Ausdehnung kann begünstigt werden bei spontanen wie bei adventiven Pflanzen durch die Schaffung neuer Ansiedelungsmöglichkeiten.

Künstliche Lücken im spontanen Verbreitungsbezirk entstehen durch Schaffung von Kulturen, Ent- und Bewässerung, Einführung tierischer Feinde, Konkurrenz eingeführter Unkräuter usw.

1c) Zustandekommen des Areals. α) Allgemeine Ausbreitungstendenz. Die Geschichte jeglicher Verbreitung von Organismen ist nur verständlich unter Berücksichtigung des ausnahmslos geltenden Gesetzes, daß jeder Organismus eine Ueberzahl von Keimen erzeugt, und daß diese durch aktive oder passive Verbreitung auf neue Gebiete ausgestreut werden. Jeder Organismus ist also ständig an der Arbeit, das ganze Gebiet zu besetzen, auf dem er klimatisch und edaphisch möglich ist.

β) Fördernde und hemmende Faktoren. Fördernd auf die Verbreitung wirken: große Migrationsfähigkeit (s. unten unter „Disjunktionsschwelle“), Eurythermie (weit auseinanderliegende Maxima und Minima der Temperaturbedürfnisse und dadurch bedingte Fähigkeit, in sehr verschiedenen Klimaten leben zu können[1]), Eurytopie (Indifferenz in bezug auf den Standort), Vorhandensein offenen Terrains, das eine Hauptrolle bei Verbreitungsmöglichkeiten spielt).

[1]) Wir fassen diesen Begriff in dem von Nägeli eingeführten Sinne auf: „unter „Sippe“ verstehe ich also jede systematische Einheit: Rasse, Varietät, Gattung, Ordnung, Klasse“ (Mech.-phys. Theorie der Abstammungslehre, 1884, S. 10). Wettstein (Grundzüge der geogr.-morph. Methode der Pflanzensystematik, Jena 1898, S. 3, Anmerkung) gebraucht ihn für die Einheiten niederen Grades, ebenso Drude u. a. Es ist aber zweifellos ein Bedürfnis für einen Ausdruck vorhanden, der alle Wertigkeiten umschließt; für die Systematik „Sippe“, für die Synökologie „Pflanzengesellschaft“, für die Floristik „Gebiet, Florengebiet“.

[1]) Man spricht hier meist von „Anpassungsfähigkeit“. Der Ausdruck ist für die Fähigkeit,

Hindernde verbreitungsbeschränkende Faktoren sind: Geringe Migrationsfähigkeit, Stenothermie (engbegrenzte Temperaturbedürfnisse), Stenotopie (begrenzte Standortsauswahl), durch Bodenstetigkeit, durch enge Anpassung (Hygrophyten, Xerophyten, Lichtpflanzen), durch Pilzsymbiose (Orchideensamen keimen nur in solchen Böden, in denen der symbiotische Pilz vorhanden ist!), durch Heterotrophie (Schmarotzer sind auf die Wirte angewiesen), durch spezialisierte Insektenbestäubung (Yuccaarten z. B. können nur fruktifizieren, wo ihre Yuccamotte vorkommt), durch Empfindlichkeit der Keimlinge (Farne sind beschränkt in der Auswahl der Standorte durch das meist hygrophile Prothallium), Konkurrenz: geschlossene Formationen bilden ein absolutes Besiedelungshindernis: Wälder, Zwergstrauchheiden (nach Scharfetter ist die Artenarmut mancher Gebirgsteile der Alpen auf lange dauernde ununterbrochene Besiedelung mit solchen geschlossenen Formationen zurückzuführen; die Assoziation von Juncus squarrosus auf den schottischen Bergen ist beinah ganz rein nur aus dieser Art zusammengesetzt; die Alang-Alangfelder Javas hindern das Aufkommen jeder anderen Vegetation usw.), Oro-, hydrographische und edaphische Wanderungshindernisse: Gebirge, breite Ströme, Meeresstrecken, Wüsten.

γ) Schwierigkeit der ökologischen Erklärung des Areals. Wenn es die Aufgabe der Epiontologie ist, diejenigen Arealverhältnisse genetisch zu erklären, die nicht auf gegenwärtig wirkende Faktoren zurückgeführt werden können, so muß die Grundlage für solche Versuche zunächst die Aufgabe bilden, die Arealverhältnisse aus Klima- und Bodenverhältnissen der Gegenwart abzuleiten. Hier muß nun betont werden, daß die restlose Erklärung von Pflanzengrenzen und Areallücken durch Klima und Boden bisher in keinem Falle geglückt ist. Der unerklärte Rest kann nun auf zweierlei Ursachen zurückgeführt werden: entweder gibt es uns unbekannte aktuelle Erklärungsmöglichkeiten, was bei der ungeheuern Komplikation des Problems sehr wahrscheinlich ist, oder es sind in der Vorzeit liegende Ursachen wirksam. Hier setzt die Epiontologie mit ihren Hypothesen ein.

sehr verschiedene Temperaturen zu ertragen, unrichtig gewählt. Die Pflanze verändert sich nicht unter den verschiedenen Temperaturen, paßt sich nicht an, sondern es ist eine ihr von vornherein innewohnende Eigenschaft, sehr extreme Temperaturen ertragen zu können. Veränderungen der Temperaturbedürfnisse sind jedenfalls sehr selten.

Abgesehen von der Vielzahl fördernder und hindernder Faktoren mögen noch als besondere Schwierigkeiten der Zurückführung von Arealverhältnissen auf Klima und Boden folgende erwähnt werden:

αα) Das Standortsklima. Die genaue Feststellung der ökologischen Grenzwerte einer Pflanze und damit ihrer Wanderungsmöglichkeit in früheren Perioden ist sehr schwierig, weil das spezielle Standortsklima (das Klima im „kleinsten Raum“ nach Kraus) besonders für kleinere Pflanzen uns meist total unbekannt ist; es kann aber vom „offiziellen“ meteorologisch gemessenen Klima sehr erheblich abweichen.

ββ) Unvollendete Wanderung. Die Erforschung der ökologischen Grenzwerte wird weiter durch den Umstand erschwert, daß wir meist darüber im Ungewissen sind, ob eine Pflanze ihre klimatische mögliche Grenze wirklich erreicht hat. Wohl für die wenigsten sehr stenothermen Arten gilt das. Viele Arealgrenzen beruhen also auf unvollendeter Wanderung, klimatisch unvollendet infolge von Konkurrenz, von oro- oder hydrographischen Wanderungshindernissen. Auch die spontane Ausbreitung eingeführter Pflanzen, die bis zur völligen oder wenigstens lokalen Vernichtung der einheimischen Flora führen kann (St. Helena, Neuseeland, Lantana auf Honolulu und anderwärts, die amerikanischen Solidagines auf den Schachen der Schweizerflüsse usw.) ist ein Beweis für die ungesättigte Expansionskraft vieler Arten.

Speziell für die Fichte suchen in Norwegen Goersen, in Schweden Andersson und Hesselman eine unvollendete Wanderung nachzuweisen, durch eine „Pionierzone“ bezeichnet, innerhalb der die Fichte im siegreichen Vordringen begriffen ist. P. E. Müller will auch ihre Grenze in Deutschland auf unvollendete Wanderung zurückführen. Demgegenüber sucht Dengler in einer äußerst sorgfältigen Arbeit über die Verbreitung der Fichte in Deutschland den Nachweis zu liefern, daß die Fichtengrenze durch die warmen Winter des atlantischen Klimas bestimmt wird und daß in Skandinavien ihre Westgrenze mit der 0°-Januar-Isotherme übereinstimmt, gleichzeitig auch mit der Ostgrenze zweier charakteristischer atlantischer Pflanzen (Erica Tetralix und Ilex), ebenso in Deutschland. Es zeigt diese Streitfrage wieder, wie vorsichtig man bei solchen Schlüssen verfahren muß.

γγ) Aenderung der ökologischen Anpassung der Arten. Daß eine Pflanzensippe eigentlich eine physiologische und nicht eine morphologische Einheit darstellt, und daß uns die sichtbaren Gestaltungscharaktere eigentlich nur als Indikatoren für die unsichtbaren physiologischen Eigenschaften dienen, ist eine alte Wahrheit. Und da erhebt sich nun die für epiontologische Schlüsse äußerst wichtige Frage: entspricht derselbe morphologische Typus, entspricht also dieselbe systematische Sippe auch immer derselben physiologischen Einheit, oder können sich die physiologischen

Bedürfnisse, z. B. die klimatischen Ansprüche einer Pflanze ändern, ohne daß wir es an ihren sichtbaren Charakteren merken! Daß diese Frage prinzipiell bejaht werden muß, ist zweifellos: ich erinnere an die „physiologischen Rassen" an die „Species sorores" der Rostpilze, die bei absoluter morphologischer Identität eine Anpassung an ganz verschiedene Wirte zeigen; ferner an früh und spät blühende Sorten von Kulturpflanzen usw. Ich kann also nicht mit Warming übereinstimmen, wenn er sagt (1904): „Solange die morphologischen Charaktere gleich bleiben, müssen wir m. E. auch die biologischen Charaktere als unverändert annehmen. Sonst würden alle unsere Schlüsse über das Klima der Vorzeit in der Luft schweben." Hier wie bei der Frage der Polytopie scheint mir eine solche Vogel-Strauß-Politik gefährlich; der einzig mögliche Weg ist der, daß wir unsere Erfahrungen über diese Frage an der heutigen Pflanzenwelt möglichst sorgfältig prüfen. Wir sind also nicht unbedingt berechtigt, aus dem fossilen Vorkommen einer Art darauf zu schließen, daß das Klima, das ihr Vorkommen andeutet, sich in denselben Grenzen bewegt habe, wie dasjenige ihres jetzigen Verbreitungsbezirkes.

Ganz abgesehen von der oben betonten Tatsache, daß das Klima nicht allein die heutige und ehemalige Verbreitung begrenzt und ferner abgesehen von unserer lückenhaften Kenntnis der biologischen Ansprüche der Pflanzen könnte ein Anpassungswechsel vorliegen. Im großen ganzen sind die Forscher abgeneigt, einen solchen anzunehmen; De Candolle zitiert wiederholt den Ausspruch von Du Petit Thouars: „l'acclimatation, cette douce chimère de la culture", und weist auf die Hunderte von Fällen hin, wo die Nordgrenze kultivierter Arten konstant geblieben ist; auf die Dattelpalme z. B., die an der Riviera keine ihre Früchte reifende Form erzeugt habe. Flahault, Graebner und Wangerin betonen die in hohem Grade konstante und ausgeglichene Verbreitung der heutigen Flora, die auf eine Konstanz der Ansprüche deute. Und die auf Grund dieser Annahme (der Konstanz der ökologischen Anpassung oder besser gesagt, der Korrelation zwischen ökologischen Bedürfnissen und morphologischen Charakteren) gezogenen Schlüsse sind so vielfach auf anderem Wege bestätigt worden, daß sie im allgemeinen als feststehende Grundlage für Schlüsse auf das Klima der Vorzeit benutzt wird. Immerhin muß uns die Möglichkeit des Anpassungswechsels vorsichtig machen, wenn nur wenige Arten vorliegen: bei einer großen Anzahl von gleichem ökologischem Charakter ist es dagegen sehr unwahrscheinlich, daß sie alle sich geändert hatten. Einer der wenigen Forscher, die mit Anpassungsänderungen operieren, ist August Schulz, der von einer Anzahl nach ihm in der alpinen Höhenstufe entstandener Arten (Biscutella laevigata etc.) annimmt, sie hätten sich postglacial an höhere Sommerwärme angepaßt und von anderen (Carex supina) „sie haben wahrscheinlich die ursprüngliche Anpassung völlig aufgegeben". Auch Gunnar Andersson (1909) nimmt an, daß Pinus sylvestris in der skandinavischen Kiefernperiode ganz andere Ansprüche hatte, als gegenwärtig; nach ihm stellt Pinus sylvestris eine Summe „oekologischer Arten" dar; auch nach Engler-Zürich

Jedenfalls hat Gradmann recht, wenn er verlangt, daß nur aus ganz gewichtigen Gründen zur Annahme einer Anpassungsänderung geschritten werden soll. Man bedenke die Häufung auf unsicherem Grunde ruhender Hypothesen: erst wird der Pflanze auf Grund ihrer jetzigen unvollständig bekannten ökologischen Anpassung ein klimatischer Stempel aufgedrückt; dann wird aus jetzigen Verbreitungstatsachen auf ihre Entstehung unter anderen klimatischen Bedingungen geschlossen, und deshalb eine Anpassungsänderung vermutet; alles das wird zur Erklärung gewisser Verbreitungstatsachen benutzt und daraus nun auf die Einwanderungszeit unter bestimmten klimatischen Bedingungen geschlossen.

Wir haben bis jetzt von der ökologischen Konstanz der Arten gesprochen. Eine ganz andere Frage ist diejenige höherer Einheiten. Je höher die Sippe im Rang steht, desto größere Vorsicht ist geboten bei Schlüssen auf das Klima. Erstens nimmt die Unsicherheit in der Beurteilung genetischer Zusammengehörigkeit mit der Höhe der Sippe zu: schon die Gattung ist ein subjektiver und schwankender Begriff. Und dann haben wir zahlreiche Beweise für enorme ökologische Differenzen innerhalb derselben Gattung: Gnaphaliumarten bewohnen als kleine Bäumchen den subtropischen Regenwald auf den Vulkanen Javas (G. javanicum) und bedecken andererseits in niedrigen Scharen den Boden hochalpiner Schneetälchen (G. supinum). Und welche ökologische Musterkarte hat neuerdings Mutschler unter den 500 afrikanischen Senecioarten kennen gelehrt! Die meisten Cassiaarten sind subtropisch und tropisch: aber C. Marylandica erträgt —25° C. Die meisten Weiden sind Mikro- oder Hekistothermen: Salix Humboldiana aber wächst am Amazonenstrom und S. Safsaf in Aegypten.

Neben diesen „heterothermen" oder „eurythermen" Gruppen gibt es aber sehr zahlreiche „homoiotherme" oder „stenotherme", mit enger Begrenzung der klimatischen Existenzmöglichkeiten, die sich vielfach auch in klimatisch gebundenen Merkmalen (Holzbau, Blattbau) ausspricht. Eine statistische Uebersicht über das Vorwiegen von Eurythermie und Stenothermie in den Sippen verschiedener Grade wäre erst noch durchzuführen, aber zweifellos überwiegen die

stenothermen Gattungen wenigstens weitaus, ist der natürliche Gattungsbegriff gleichzeitig ein ökologisch fundierter (Jaccard). Deshalb scheint mir die Kritik, die Semper (dieses Werk Bd. VII S. 461) an den biologischen Kriterien übt, zu weitgehend, und seine Annahme von der allgemeinen Eurythermie aller Typen, die nur durch Konkurrenz zur Stenothermie geworden sei, eine durch die heutige Pflanzenwelt keineswegs gestützte Annahme.

1d) Kontinuierliche und disjunkte Areale. Haben wir das rein spontane Areal festgestellt, so sind namentlich seine Lücken von weittragender Bedeutung für pflanzengeschichtliche Schlüsse. Kein Areal ist lückenlos; die Lücken haben sehr verschiedene Natur und ihre Bedeutung ist entscheidend für die Frage, ob heutige oder frühere Zustände die jetzige Verbreitung bedingen. Wir können hier prinzipiell folgende Fälle unterscheiden:

α) Kontinuierliches Areal. Das Gesamtareal ist unter heutigen Bedingungen unter Mithilfe natürlicher Verbreitungsmittel erreicht worden; wir nennen es dann biologisch kontinuierlich (wenn auch aus räumlich getrennten Teilen bestehend) und brauchen zu seiner Erklärung nicht auf ehemalige klimatisch oder geophysikalisch differente Bedingungen zurückzugreifen. Die Lücken können dann folgendermaßen entstanden sein:

1. Durch sprungweise Wanderung.
2. Durch menschliche Einwirkung; so kann z. B. in einem ursprünglich zusammenhängenden Areal einer Hochmoorpflanze durch Kultivierung von Hochmooren eine weite, jetzt nicht mehr überwanderbare Lücke entstehen.
3. Durch eine topographische oder biotische Sukzession; es sind die Standortsbedingungen andere geworden und dadurch die Art durch Konkurrenten auf natürlichem Wege verdrängt worden.

β) Disjunktes Areal. Die Lücken sind derart, daß sie unter den heutigen Bedingungen mit Hilfe der natürlichen Verbreitungsagentien nicht überbrückbar sind: wir nennen das Areal dann disjunkt[1]), und müssen zu seiner Erklärung auf frühere Zustände zurückgreifen. Die Erklärung disjunkter Areale ist eine Hauptaufgabe der Epiontologie. Hier bieten sich zwei Möglichkeiten:

1. Die getrennten Arealteile sind unter dem Einfluß anderer Wanderungsmöglichkeiten besiedelt worden (anderes Klima, verschwundene Landbrücken, Fehlen von seither entstandenen Wanderungshindernissen). Dann sind die getrennten Arealteile „Relikte" eines früher zusammenhängenden Areals, und die Lücken durch eine „regionale Sukzession" entstanden, durch Aussterben der Art in der Lücke infolge Verschwinden des Standortes oder Eindringen von Konkurrenten unter anderen klimatischen Bedingungen.
2. Die disjunkte Sippe ist in den verschiedenen Arealteilen selbständig entstanden (polytope Entstehung; siehe unten).

Der Hauptgegensatz ist also hier der zwischen kontinuierlichem und disjunktem Areal: ersteres durch heutige Wanderung, letzteres nur durch frühere Zustände erklärbar. Damit ist auch der Gegensatz der Meinungen gegeben, der sich durch die gesamten epiontologischen Diskussionen hindurchzieht: Der Gegensatz zwischen hoher Einschätzung der Migrationsfähigkeit, Annahme sprungweiser Wanderung, Widerstreben gegen die Auffassung getrennter Areale als disjunkt und Betonung heutiger Verbreitungsbedingungen, und andererseits geringe Einschätzung der Migrationsfähigkeit, Betonung der schrittweisen Wanderung, Geneigtheit disjunkte Areale als solche anzuerkennen und sie auf frühere Verbreitungsbedingungen oder polytope Entstehung zurückzuführen.

Ein zweiter Gegensatz bezieht sich auf die Entstehung der Lücken durch Konkurrenz klimabegünstigter Konkurrenten. Wenn z. B. eine Steppenzeit durch eine Waldzeit abgelöst wird, wieweit können die Steppenpflanzen dieser Invasion und den Klimafaktoren widerstehen? Oder: wieweit können interglazial verbreitete Pflanzen die Wirkungen einer Eiszeit überdauern; wieweit können arktisch-alpine Arten den Einflüssen einer Steppenzeit Widerstand leisten. Die einen Forscher arbeiten hier mit geringer Empfindlichkeit, die anderen mit großer, und bei der oben konstatierten Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse über die Grenzen der ökologischen Bedürfnisse der Arten ergibt sich hier eine weitere Unsicherheit epiontologischer Schlüsse. Namentlich in der Reliktfrage spielen diese gegensätzlichen Standpunkte eine große Rolle (s. unten).

1e) Schritt- oder sprungweise Wanderung. Die Disjunktionsschwelle. Wir wollen hier als „Disjunktionsschwelle" diejenige Maximaldistanz bezeichnen, welche eine bestimmte systematische Sippe mit

[1]) De Candolle hat 1855 diesen Ausdruck eingeführt (II S. 993). Er nennt „espèces disjointes" die Arten, deren Individuen auf verschiedene getrennte Länder verteilt sind, ohne daß ein Transport vom einen zum anderen Land angenommen werden kann, und weist auf frühere Zustände als einzige Erklärungsmöglichkeit hin. Es liegt kein Grund vor, nicht nur von disjunkten Sippen, sondern auch von disjunkten Arealen zu sprechen; auch die Bezeichnung „Disjunktion" für die Tatsache scheint mir geboten. Es ist auch bequem und unschädlich, die getrennten Teilareale derselben Pflanze als Areale zu bezeichnen. Wir können also vom disjunkten Areal, von den disjunkten Arealen und von der „Disjunktion" einer disjunkten Pflanze sprechen.

Hilfe natürlicher Verbreitungsagentien zu überschreiten vermag; jenseits derselben beginnt die Disjunktion. Wir können dann zwei Areale derselben Pflanze als disjunkt bezeichnen, wenn ihre Distanz größer als ist die Disjunktionsschwelle dieser Art.

In der mangelhaften Kenntnis der Disjunktionsschwellen liegt ein Haupthindernis für die Sicherheit epiontologischer Schlüsse. Es ist ein dringendes Desiderium der Pflanzengeographie, die positiven Beobachtungen über maximale natürliche Wanderungssprünge zu mehren, um eine Hauptgrundlage epiontologischer Schlüsse zu festigen.

Es ist hier nicht der Ort, das ganze Verbreitungsproblem zu erörtern; wir wollen im folgenden nur auf die Fälle maximaler Verbreitungsmöglichkeit hinweisen, und die Wirksamkeit, den Besiedelungseffekt, ins Auge fassen.[1])

α) Wind. Unter dem Einfluß eines Aufsatzes von Kerner über die Windverbreitung von Samen in den Alpen war lange die Ansicht vorherrschend, daß der Wind nur auf geringe Distanzen Samen verbreiten könne. Die Arbeiten Warmings über die Faröer, Beccaris Untersuchungen über die Besiedelung der Berggipfel Javas durch den Nordwestmonsun vom Himalaya her, Englers Betonung solcher Resultate, die mustergültigen Untersuchungen Sernanders über die Verbreitungsbiologie der Gewächse Skandinaviens und namentlich eine Arbeit Voglers über die Verbreitungsmittel der Alpenflora haben allmählich einen Umschwung herbeigeführt in dem Sinne, daß man dem Winde mehr zutraut. Viel diskutiert ist hier namentlich der berühmte Salzhagel am Gotthard, den Vogler näher untersucht hat. Am 30. August 1870 fiel auf dem Gotthardhospiz bei starkem Nordwind während einiger Minuten ein Hagel von Salzstücken, die bis 0,76 g wogen.

Sorgfältige Vergleiche und Nachforschungen ergaben, daß die Kristalle entweder aus der Sahara oder mindestens von der Nordküste des Mittelmeers stammen mußten, also mindestens aus 250 km Distanz (oben wurde gesagt, daß der Salzhagel bei Nordwind stattfand; dieser veranlaßte den Niederschlag). Die Vermutung seien, hat um so weniger Wahrscheinlichkeit, Nordenskiölds, daß sie kosmischen Ursprungs als seither ähnliche Transportleistungen des Windes bekannt geworden sind. Rollier hat am 20. Februar 1907 einen Steinregen in Trélex (Ct. Waadt) beobachtet, der aus erbsen- bis haselnußgroßen Steinchen bestand, die wahrscheinlich aus dem Süden Spaniens oder Frankreichs, also aus mindestens 100 km Distanz kamen. Stanislas Meunier (Comptes rendus 1891) erzählt von einem Steinregen in Frankreich während eines heftigen Sturmes, welcher Steinchen von 25 bis 35 mm Durchmesser 150 km weit transportierte. Ein großer Schmetterling (Urania Sloanei) wurde 1901 in Westindien vom Sturm 450 km weit verschlagen (Marloth). Warming berichtet, daß am 12. Februar 1881 ein Sturm zahlreiche Zweigstücke und Früchte von Calluna vulgaris von Schweden über das Kattegatt wenigstens 110 bis 120 km weit nach Dänemark hinübertrug und auf einer Linie von 4 km Länge ausbreitete.

Es geht aus obigen Daten die wichtige Tatsache hervor, daß starke Winde Verbreitungseinheiten, auch wenn sie keine anemochoren Ausrüstungen besitzen, bis auf mehrere 100 km Distanz verfrachten können. Wo also besiedelbares Neuland vorliegt, kann es aus weiter Ferne besiedelt werden. So kann es nicht wundernehmen, wenn Treub, Penzig und Ernst nachgewiesen haben, daß bei der Wiederbesiedelung der durch den bekannten Vulkanausbruch völlig zerstörten Insel Krakatau ca. 37 % der Gefäßpflanzenflora durch den Wind von den nächst gelegenen Küsten auf eine Distanz von 18,5 km (Sebesi) bis 37,1 km (Sumatra) und 40,8 km (Java) hergebracht worden sind.

Damit gewinnt auch die Annahme Englers an Wahrscheinlichkeit, daß die eurasischen Elemente der Hochgebirgsfloren des tropischen Afrikas und Abyssiniens von einem direkten Transport der Samen von europäischen und asiatischen Gebirgen herrühren, wie er auch die Disjunktion derselben Art auf den Hochgebirgen Westafrikas, von Abyssinien bis Nyassaland, der Comoreninsel Johanna und isolierter zentralafrikanischer Hochgipfel der weitgehenden Verbreitungsfähigkeit ihrer Samen zuschreibt.

Neuerdings hat der amerikanische Forscher Transeau noch auf eine weitere Möglichkeit der Wanderung einer Pflanze auf weite Distanzen durch den Wind aufmerksam gemacht: nämlich durch den Pollen, der, auf die Narbe einer verwandten Art in enormer Distanz geblasen (200 km ist für Kiefernpollen nachgewiesen!), einen Bastard erzeugt, der bei der Mendelschen Aufspaltung in F_2 und folgenden Generationen den männlichen Elter „herausmendeln“ läßt. Dieser neue Gesichtspunkt verdient eingehende Beachtung.

β) Meeresströmungen. Die Untersuchungen Darwins, Jouans, Guppys, Schimpers, Warburgs und vor allem Hemsleys (auf der Challenger-Expedition) haben gezeigt, daß es eine Gruppe von „littoralen Pantropisten“ (Warburg) gibt, d. h. Pflanzenarten, welche die tropischen Meeresufer beider Hemisphären bewohnen; Warburg zählt deren 41 auf; 25 davon zeigen ausgeprägte Schwimmanpassungen oder wenigstens Schwimmfähigkeit, sind also wohl durch Meeresströmungen rings um die Erde geführt worden; die übrigen zeigen Haftapparate für Vogelverbreitung oder sind sehr klein. Hemsley gibt eine Liste der sämtlichen (auch der nicht pantropistischen) Arten, deren Samenverbreitung auf Meeresströmungen sicher zurückgeführt oder wahrscheinlich zurückzuführen ist: es sind ca. 100 Arten, darunter 13 littorale Pantropisten; diese wenigen ozeanochoren Pflanzen sind die hauptsächlichsten Besiedler der Atolle.

Wie dürfen aber nicht vergessen, daß zur erfolgreichen Ansiedelung nach lange dauernder Meerfahrt nötig ist: Schwimmvermögen, lange Dauer der Keimfähigkeit, Resistenz gegen Seewasser, Schutz vor den Krabben, Möglichkeit des Gedeihens am Strande. In der Tat weisen denn auch Familien mit kurzer Dauer der Keim-

[1]) Siehe auch die sehr ausführliche Zusammenstellung in Béguinot, Osservazioni e Documenti sulla Disseminazione a Distanza. Padova 1912.

fähigkeit keine oder wenige „Pantropisten" auf: Palmen und Araceen gehören hierher. So erklärt sich die geringe Zahl „ozeanochorer" Arten, welche klar zeigt, daß die Meeresströmungen nicht ohne weiteres für die Gesamtbesiedelung ozeanischer Inseln verantwortlich gemacht werden können.

Für höhere Breiten vertreten besonders Sernander, Guppy und Béguinot die Ansicht, daß eine Anzahl Pflanzen durch das Meer verbreitet wurden, und zwar nicht bloß Strandpflanzen, in der Ostsee, längs der atlantischen Küsten und im Mittelmeer.

γ) Vögel. Durch die Untersuchungen Darwins, Kerners, Fockes, Hemsleys, Ostenfelds, Birgers u. a. ist die wichtige Rolle der Vögel für endozoische (durch Exkremente oder Kropfinhalt), epizoische (durch anhäkelnde Samen oder keimführenden Schlamm) und synzoische Verbreitung (durch Verschleppung beim Einsammeln) zunächst für schrittweise Wanderung in helles Licht gesetzt worden. In bezug auf länderweiten Transport widersprechen sich die Beobachtungen. Marloth weist auf die Rolle der Zugvögel für den Transport borealer Arten über den Aequator nach Südafrika hin, aber der dänische Ornithologe Winge (zitiert von Warming, Faröer), der tausende von Zugvögeln untersuchte, die sich an dänischen Leuchttürmen die Köpfe eingerannt hatten, fand ausnahmslos ihre Mägen leer und ihr Gefieder, Schnäbel und Füße ohne anhaftende Samen. Andererseits sind die disjunkten und wandernden Areale mancher kleinsamiger Pflanzen des Teichschlammes kaum anders zu verstehen als durch Vogeltransport. Das plötzliche unvermittelte Neuauftreten des kleinen einjährigen Sumpfgrases Coleanthus subtilis Seidl (1811 bei Pilsen, 1837 im südlichen Norwegen, 1852 bei Bozen, 1863 und 1865 im westlichen Frankreich, 1904 bei Freiberg in Sachsen, außerdem in Ostasien und Nordamerika) wird allgemein der Verschleppung seiner kleinen Früchtchen durch Anhaften mit Schlamm an den Füßen der Sumpfvögel zugeschrieben. Darwin sah aus einem Klumpen Erde von 180 g Gewicht, den er am Fuße eines Rebhuhns abkratzte, 38 Pflanzen entkeimen. Epizoische Verbreitung von Sumpfpflanzen ist auch direkt beobachtet: Cesati sah in einem Teiche bei Vercelli plötzlich Fimbristylis annua auftreten, nachdem ein Zug Kraniche dort gerastet hatte; früher war sie nur von Pisa und Lucca bekannt. Und endozoische Verbreitung von Wasserpflanzen ist durch Ostenfeld als möglich nachgewiesen, welcher Samen von Potamogeton aus Schwanenexkrementen keimfähig fand. Birger freilich weist darauf hin, daß für weite Strecken dieser Modus kaum in Betracht fällt, da die Samen zu kurz im Darme verweilen.

Die Bedeutung der großen Wanderstraße der Zugvögel von Westeuropa über Gotland nach Finnland für die Ansiedelung vorgeschobener Posten von „atlantischen" Pflanzen in Schweden (Lactuca quercina, Ranunculus ophioglossifolius) ist von Sernander hervorgehoben worden.

Transozeanische Keimtransporte durch Vögel sind für manche Inseln nachgewiesen (Krakatau 18 bis 40 km weit 10 bis 19% der Flora; Bermudas-Inseln 13 Arten mit fleischigen Früchten; Admiralitätsinseln nach Hemsley). Grisebach und Moseley schreiben dem Albatros, und manchen Arten der Gattungen Procellana und Puffinus, welche auf der Erde in dichter Vegetation nisten und außerordentlich weite transozeanische Flüge unternehmen, eine bedeutende samenverbreitende Wirkung zu; Werth dagegen fand auf den Kerguelen an dem Gefieder dieser Vögel keine anhaftenden Samen und weist darauf hin, daß anhaftender Schlamm bei den Ruhepausen auf dem Meeresspiegel abgewaschen werden müßte.

δ) Transport durch schwimmende Inseln, Vegetationsflöße, Eisberge, schwimmende Bäume, Bimsteinstücke usw. Ueber solche zufälligen Driftgelegenheiten liegen zahlreiche Beobachtungen vor (Lyell, Darwin, Ochsenius, Guppy und viele andere), namentlich über Tiertransport. Die überraschend reiche Fauna von Krakatau (263 Arten im Laufe von 25 Jahren eingewandert [nach Jacobson], darunter vier Mollusken und ein Regenwurm) wird für die sonst migrationsunfähigen Tiere wohl auf dieses Mittel angewiesen gewesen sein.

Ueberblicken wir die Resultate über Migrationsfähigkeit, so sehen wir, daß die Verbreitungstüchtigkeit der Keime nur eine Bedingung zu wirklich bleibender Ansiedelung ist („Ecesis" nennt Clements diese dauernde Besiedelung neuer Gebiete). Dafür sind ausschlaggebend: die Erreichung günstiger Keimungsbedingungen, die Einrichtungen zur Sicherung der Keimung, die Schutzmittel und die Resistenz der Keimpflanze, die ökologischen Grenzwerte der erwachsenen Pflanze und endlich, von fundamentalster Bedeutung, ihre Resistenz gegen Konkurrenten.

So kommt es, daß Pflanzen mit äußerst flugfähigen Keimen doch keineswegs eine diffuse Verbreitung zeigen; sehr lehrreich sind hier die wertvollen Ergebnisse Christs über die Verbreitung der Farne (1910). Trotz ihrer winzigen Sporen gibt es nur wenige Kosmopoliten unter ihnen; die aus ihrer Verbreitung abgeleiteten „Florenreiche" schließen sich eng an die aus dem Verhalten der Blütenpflanzen sich ergebenden an, und sie zeigen nicht weniger streng lokalisierte Formen als diese; so sind z. B. gegen 100 Cyatheaceen des malayischen Archipels endemisch lokalisiert, manche nur auf einem einzigen Vulkan. Das zeigt auf das schlagendste, wie die Wirkung der weitestgehenden Wanderungsfähigkeit der Keime aufgehoben werden kann durch schwierige Entwickelungsbedingungen und Stenotopie. Bei den Farnen speziell betont Christ mit Recht die große Empfindlichkeit des zarten Prothalliums.

Th. Herzog schreibt mir über diese Frage, die namentlich auch für die Moose in Betracht kommt, folgendes: „Man hat vermutet, daß bei den Farnen und Moosen die Verbreitung durch den Wind eine besondere Rolle spiele, da dieselbe durch die Kleinheit und das geringe Gewicht ihrer Sporen begünstigt werde.

Wie bei den Farnen scheint jedoch auch bei den Moosen der Endemismenreichtum engster Gebiete dem zu widersprechen.

Nun zeigt sich aber, daß in diesen Fällen die besonderen Standortsverhältnisse es sind,

welche eine Verbreitung durch den Wind ausschließen und dadurch eng lokalisierte Formen begünstigen. Der Reichtum des Endemismus ist nämlich besonders hervortretend unter den Bewohnern feuchter Urwalddickichte, in welchen der Wind überhaupt keinen Zutritt findet und die umgebenden Laubmassen durch ihre meist feuchte Oberfläche die abfliegenden Sporen auffangen und festhalten. Diese Absperrung hört auf für die Bewohner der Baumäste, wo der Wind ungehinderten Zutritt hat. Demgemäß finden wir gerade unter diesen eine große Zahl zirkumäquatorial verbreiteter Typen, in zum Teil identischen, zum Teil vikarisierenden Formen der alten und neuen Welt, die freilich meist als verschiedene Arten beschrieben worden sind. Ich erinnere an die Meteorien, Papillarien und Pilotrichellen der Tropenwälder.

Ebenso hat die Windverbreitung gewiß eine große Bedeutung für diejenigen Arten, welche hochgelegenen, ausgesetzten Standorten angehören. Hier kann man z. B. einzelne Typen über die ganze Erstreckung der südamerikanischen Cordillere bis nach Mexiko hinein verfolgen.

Ob aber bei der weiten Verbreitung kosmopolitischer Arten die Luftströmungen für die Sporenpflanzen eine wesentlich größere Bedeutung haben, als für die Samenpflanzen, bleibt sehr zweifelhaft, da zu den wirklich weit verbreiteten Arten auch nur gewisse Kategorien gehören, zu denen in erster Linie die Unkrautpflanzen der Oedplätze und des Neulandes, und ferner die Wasserpflanzen gehören. Für beide ist nicht notwendig eine Sporenverbreitung über weite Strecken anzunehmen; dieselbe dürfte eher etappenweise vor sich gegangen sein.

Ich glaube demnach, daß man dem Windtransport für die Sporenpflanzen weder eine überwiegend hohe Bedeutung beilegen muß, noch dieselbe als unwirksam bezeichnen darf. Denn eine große Zahl der Sporenpflanzen ist ihr durch die Natur ihres Standortes entzogen, während wieder andere zweifellos ihre Sporen durch den Wind weithin verbreiten können.“ Soweit Herzog.

Auch für die echten tropischen Waldbäume, besonders die bergbewohnenden, mehren sich nach Warburg die Beweise für geringe Wanderungsfähigkeit: eine glückliche Wanderung über einen irgendwie bedeutenden Meeresarm erscheint als seltene Ausnahme; fast immer folgen ihre Verbreitungsrichtungen großen geologisch vorgezeichneten Linien.

Andererseits zeigt sich als wichtigste Begünstigung von Neuansiedelungen die Existenz von Neuland oder offener Formation, das Fehlen einer konkurrierenden geschlossenen Decke aus „beatis possidentibus“. Ozeanische, als Korallen- oder Vulkaninseln aus dem Ozean auftauchende Eilande erhalten fast ausnahmslos pflanzliche Bewohner aus einer artenarmen Gesellschaft migrationstüchtiger Elemente; die pflanzenarmen alpinen Stufen der Gebirge zeigen einen Zusammenhang ihrer Besiedelung, der in vielen Fällen (namentlich bei tropischen Hochgebirgen) am besten durch Winddrift über länderweite Strecken erklärt werden kann. In geschlossenen Formationen herrscht große Konstanz der Areale. Hierher gehört der oben erwähnte von Scharfetter gelieferte Nachweis, daß die durch eiszeitliche Störungen aufgewühlten Partien der Ostalpen eine viel reichere Flora beherbergen, als die lange Zeit ruhig gebliebenen, mit stabilen Formationen bedeckten und die Resultate Voglers von der hohen Prozentzahl anemochorer Arten in der Hochgebirgsflora.

Ueberblicken wird die Flut von widerstreitenden Meinungen in der Frage, ob schritt- oder sprungweise Wanderung, so scheint es nötig, zweierlei auseinanderzuhalten: einmal die Bedeutung dieser Frage für die Geschichte der Flora der Nordkontinente und kontinentalen Inseln seit der Eiszeit, und andererseits für die Erklärung transozeanischer, transäquatorialer und insularer Disjunktionen. Im ersteren Fall handelt es sich hauptsächlich um die Auffassung von versprengten Standorten einzelner Arten oder von Artgruppen: sind sie durch sprungweise Wanderung oder als Relikte früher schrittweise erreichter Verbreitung zu betrachten? In bezug auf diese Frage stehen sich z. B. für Skandinavien die Ansichten schroff gegenüber: Hult, Blytt, Gunnar Andersson vertreten die Anschauung, daß die Pflanzen sehr langsam, Schritt für Schritt und massenweise, gewissermaßen in Formationen wandern, und daß Meeresbreiten, wie sie Skandinavien umgeben, nur an den schmalsten Meerengen in nennenswertem Grade überwandert werden können. Sernander dagegen kommt auf Grund seiner umfassenden Untersuchungen über die Verbreitungsbiologie der skandinavischen Vegetation zur Ueberzeugung, „daß die Pflanzen unserer (d. h. Skandinaviens) Nachbarländer auf breiten, von den Meeresbreiten verhältnismäßig unabhängigen Wanderungsstraßen zu uns kommen, wenn die äußeren Verhältnisse die nötigen Existenz- und Verbreitungsbedingungen gewinnen. Setzen diese keine Grenzen, so geht die Ausbreitung viel rascher vor sich, als man bisher annahm; die beinah endlose Zahl der Verbreitungsmöglichkeiten, die hier nachgewiesen wurde, deutet ganz bestimmt darauf hin.“

Aehnliche Anschauungen vertreten Warming und Wille für Dänemark und Skandinavien, Focke für Norddeutschland. Diese Forscher sind also geneigt, isolierte Standorte durch Neueinwanderung zu erklären; während die anderen eher an Relikte denken (andere Kriterien der Reliktnatur siehe unten S. 924ff.).

Für die Frage transozeanischer und transkontinentaler Besiedelung verweise ich auf die unten folgende Diskussion über die antarktischen Disjunktionen.

1f) Formen der Disjunktion. *α*) Nach der Sippe. Wenn in den verschiedenen Teilgebieten eines zerstückelten Gebietes identische Formen wohnen, sprechen wir von homogener Disjunktion (Briquet); wenn die Formen nicht identisch, sondern nur

in größerem oder geringerem Grade verwandt sind, von vikarisierenden, stellvertretenden oder repräsentativen Sippen. In allen Fällen der Disjunktion wird man auf eine frühere Verbindung der getrennten Arcale, auf eine Einwanderungsmöglichkeit der Stammsippe schließen: je größer die Unterschiede unter den Repräsentativsippen sind, desto weiter liegt die Zeit der Verbindung zurück. Wenn eine ganz identische Form ein zerstückeltes Areal hat und in allen Teilen derselben gleich geblieben ist, wird man im allgemeinen junge Wanderung annehmen müssen; Rassenbildung kann zweifellos seit der Eiszeit stattgefunden haben; ob auch Artbildung, ist zweifelhaft, aber die heutigen Gattungen sind nach allgemeiner Annahme älter als die Eiszeit.

Doch gilt dieses Gesetz der Proportionalität zwischen Höhe der Sippe und Alter der Verbindung nicht ausnahmslos: es gibt Artendisjunktion, die auf sehr weit zurückliegende Verbindung hinweist: wenn die Art ein systematisch isolierter starrer Typus ist, wie z. B. Empetrum nigrum.

Auch die Ausdehnung der Disjunktion ist für die Altersbestimmung verwertbar: ein sehr stark zerstückeltes und sehr weit ausgedehntes Areal spricht für hohes Alter.

β) Nach der geographischen Natur. Wir wollen hier eine Anzahl Fälle näher erörtern:

$\alpha\alpha$) Arktotertiäre Disjunktion. Als „arktotertiäres" Florenelement bezeichnet Engler (1879) die Flora der von Heer als miocän bezeichneten Fundstätten des arktischen Gebietes, bestehend aus zahlreichen Coniferen und den laubwerfenden Sträuchern Nordamerikas, des extratropischen Ostasiens und Europas. Diese Flora ist jetzt über die ganze mikrotherme und mesotherme Holarktis nördlich der Faltengebirge verbreitet. Sie hat ihre größten heutigen Analogien in den Südstaaten des atlantischen Nordamerika, im südlichen Japan und namentlich in Zentralchina (Diels). Europa selbst hat durch die Glazialverwüstung viel davon verloren.

Viele arktotertiäre Elemente sind nun dadurch ausgezeichnet, daß sie in disjunkten Sippen in Europa, in Ostasien und Nordamerika auftreten; entweder in allen 3 Gebieten (wie z. B. Castanea sativa, Fagus) oder besonders in den 2 letzteren, und zwar sehr häufig in vikarisierenden Sippen.

Die vikarisierenden Sippen von Art- und Gattungsrang haben in der Geschichte der Descendenzlehre und damit auch gleichzeitig der Epiontologie eine große Rolle gespielt und diese arktotertiäre Form insbesondere hat in ihrer Deutung eine so lehrreiche Geschichte, daß hier etwas näher darauf eingegangen werden möge. Wallace nahm 1855 von den vikarisierenden Sippen sein Hauptargument für den genetischen Zusammenhang der Arten, ebenso Hooker 1856 (Flora antarctica) und Darwin 1859 (Galapagos-Inseln!); im selben Jahre schloß sich K. E. v. Baer dieser Ansicht an, und behandelte der amerikanische Botaniker Asa Gray als einen besonders instruktiven Fall eben den unserigen. Er zeigte, daß die atlantischen Staaten der Union einerseits, Ostasien andererseits, obwohl um den halben Erdumfang auseinanderliegend, eine Reihe verwandter Formen besitzen, die in den zwischenliegenden Gebieten, namentlich im westlichen Nordamerika fehlen.

Die meisten der gerade für die atlantischen Staaten bezeichnenden Gattungen und Arten sind auch in Japan und der Mandschurei in identischen oder nahe verwandten Sippen repräsentiert. So kommt der Giftsumach (Rhus Toxidodendron) nur in Japan und Ostamerika vor, ebenso Vitis Labruska; die Wistaria sinensis Chinas und Japans hat eine nahe verwandte Art in Ostamerika; Hydrangea tritt in einigen Arten in den Alleghanys auf, alle übrigen sind auf Ostasien beschränkt. Asa Gray fand die plausibelste Erklärung dieser merkwürdigen Wiederholung in folgender Annahme: Die jetzige Flora Ostasiens und Ostamerikas oder ihre nächsten Vorfahren haben in der wärmeren Pliocänperiode arktische und subarktische Gegenden bewohnt, und zwar, wie die jetzige arktische Flora, meist in zirkumpolarer Verbreitung; die Abkühlung des Klimas beim Heranrücken der Eiszeit habe sie südwärts getrieben; da dieselbe Art im Norden Asiens so gut wie im Norden Amerikas zu Hause war, konnte sie sowohl nach Ostasien als nach Ostamerika gelangen; die Aehnlichkeit der Klimate dieser beiden Gebiete ließ dieselben oder ähnliche Formen in denselben erhalten bleiben oder aus ihnen sich heranbilden, während sie anderwärts zugrunde gingen. Der direkte Nachweis durch Fossilfunde fehlte damals noch, wurde aber kurz darauf von Oswald Heer durch seine Studien über die fossile Flora der Polarländer geliefert.

Diese Lösung des Disjunktionsproblems wurde dann später von Engler auf das gesamte „arktotertiäre Element" ausgedehnt.

Manche dieser arktotertiär disjunkten Formen sind in der Ebene durch die Glazialzeit zerstört worden und nur noch in abgeleiteten widerstandsfähigen „Oreophyten" (Gebirgspflanzen) erhalten geblieben (Saxifraga, Primula, Androsace, Gentiana, Pedicularis). Ihre primitivsten Typen haben von ihren disjunkten Arealen besonders Japan und das atlantische Amerika behalten. „So geben uns in Europa diese schönen Pflanzen einen tiefen Eindruck von der konservativen Rolle der Gebirgsflora bei klimatischen Umwälzungen. Was in unserem Niederland Vertreibung und öfters Vernichtung brachte (die Glazialzeit), das verschob diesen Pflanzen des Gebirges nur die Zone ihrer Wohnstätten und ließ das meiste bestehen unter annähernd gewöhnten Bedingungen des Daseins" (Diels). Während die Ebenen später von Einwanderern überflutet und so anderen Gebieten tributär wurden, behielten die Gebirge diesen alten selbständigen Stock, den sie aus den tertiären Ebenenformen herangezüchtet hatten.

Der Ursprung dieser arktotertiären Elemente ist in Dunkel gehüllt. Wohl sind ihre Disjunktionen zu verstehen durch die meridionale Ausstrahlung zirkumpolarer Mutterformen, aber diese können ihr arktisches Areal sekundär erreicht haben, vielleicht zum Teil vom Hoch-

asien aus, das sich immer mehr als ein uraltes Entstehungszentrum der arktotertiären Floren entpuppt und das von zahlreichen Sippen die altertümlichen Formen, und von anderwärts getrennten Gruppen die verbindenden Zwischenglieder enthält. Namentlich „Westchina enthält in allen Höhenstufen die stärkste Entwickelung, die die holarktische Flora irgendwo gewonnen hat. Diese Zustände werden am besten verständlich durch sein hohes Alter als landfeste Erdmasse“ (Diels 1913).

Manches deutet darauf hin, daß auch ohne den Nordpol eine Erklärung der Disjunktion möglich ist.

$\beta\beta$) Oreophytendisjunktion (vikarisierende Sippen der Gebirgsfloren). Eine gewisse Analogie zur arktotertiären Disjunktion bietet die Entstehung vikarisierender Sippen der Gebirgsfloren aus derselben weitverbreiteten Ebenenform. Solche vikarisierenden Gebirgsformen sind z. B. Saxifraga ajugaefolia der Pyrenäen und Saxifraga perdurans der Karpathen, Saxifraga longifolia der Pyrenäen und Saxifraga crustata der südöstlichen Alpen und Bosniens, Wulfenia carinthiaca Kärnthens, Wulfenia orientalis von Syrien und Wulfenia Amherstiana im Himalaya.

$\gamma\gamma$) Arktoglaziale Disjunktion. Zahlreiche Arten bewohnen in identischer Form oder in leicht flektierten Rassen einerseits die Arktis, andererseits die Hochgebirge Eurasiens, zum Teil auch Nordamerikas. Das ist das älteste und meist umstrittene Problem der Epiontologie, das in seiner Verkettung mit ebenso strittigen Fragen der Glazialgeologie und Paläoklimatologie einen Tummelplatz der widersprechendsten Hypothesen bildet. Es möge als Paradebeispiel hier etwas näher besprochen werden; in dem Buche von Marie Jerosch liegt eine ausgezeichnete Zusammenstellung bis 1903 vor. Seine erste Lösung mit Hilfe der Eiszeit versuchte Forbes 1845; ihm stimmte A. De Candolle 1855 bei mit der Begründung, daß diese Disjunktion sich kaum anders erklären lasse, da gleiche Klimate nicht gleiche Species hervorbringen und die wiederholte Schöpfung der gleichen Art in so ungeheueren Distanzen unwahrscheinlich sei. Es haben dann namentlich Hooker (1861), Christ (1867) und Engler (1879) diese Hypothesen weiter ausgebaut.

I. Die „klassische“ Theorie, neuerdings mit „Polyglacialismus“ (Annahme mehrerer Eiszeiten mit milden Interglazialzeiten) kombiniert, besteht aus folgender Annahme:

1. Die disjunkten arktisch-alpinen und „amphiorealen“ Arten (mit Gebirgsdisjunktion) haben ihr jetziges Gebiet durch Wanderung erreicht; sie sind nicht in disjunkten Arealteilen getrennt entstanden (monotope, nicht polytope Entstehung).

2. Eine direkte sprungweise Wanderung aus der Arktis in den Alpenzug unter heutigen Bedingungen ist ausgeschlossen (ob von Gebirge zu Gebirge, ist fraglich).

3. Eine Wanderungs- und Austauschmöglichkeit sowohl zwischen Arktis und Gebirgen, als zwischen den Gebirgen untereinander war zur Eiszeit gegeben; im Höhepunkt der letzten Eisausbreitung drang das nordische Inlandeis bis zu den Sudeten, die Gletscherbedeckung der Alpen bis gegen Augsburg, andererseits bis Lyon vor, und auch die Südalpen waren reich vergletschert: auch die spanischen Gebirge, die Pyrenäen, die Karpathen, Kaukasus, Himalaya und Altai waren stärker vergletschert (vgl. den Artikel „Eiszeiten“). Die Schneegrenze und mit ihr die Waldgrenze zeigten starke Depressionen; die alpine Flora konnte nur in geringem Prozentsatz in den Alpen erhalten bleiben und zog sich auf Refugien am Alpenrande zurück.

4. In den interglazialen Zwischenperioden zog sich das Eis bis auf die heutige Ausdehnung zurück und es herrschte ein analoges Klima wie heute, nachgewiesen durch die interglazialen Fundstellen. In der letzten Interglazialzeit (Engler) oder postglazial (Kerner, Biquet) trat eine kontinentalere Periode auf, welche ausgedehnte Lößbildung und eine weite Verbreitung trockenheit- und wärmeliebender Pflanzen ermöglichte. Die letzte Eiszeit (Engler) oder die postglaziale feuchtere Waldperiode (Briquet usw.) zerstückelte das Areal dieser „xerothermen Pflanzen“, so daß sie als „xerotherme Relikte“ übrig blieben.

5. In den Zeiten größter Eisbedeckung herrschte in den Ebenen ein subarktisches Klima; die eisfreien Zwischengebiete waren waldfrei oder wenigstens waldarm, also durchwanderungsfähig; hier bildete sich aus den südwärts gedrängten arktischen und altaischen, und den herabsteigenden alpinen, pyrenäischen, kaukasischen Gebirgspflanzen eine glaziale Mischflora („Glazialpflanzen“ Englers).

6. Einen direkten Beweis für die Existenz einer solchen arktisch-alpinen Mischflora im Tiefland liefern die zahlreichen Funde von „Glazialpflanzen“ im Glazialton („Dryasflora“) im intramoränischen Gebiet (Schweiz 7 Lokalitäten, Deutschland 8, Großbritannien 12, Dänemark 28, Schweden 28, Norwegen 6, Rußland 9). Sie enthalten subalpine, alpine und arktische Pflanzen, Wasserpflanzen, Sumpfpflanzen und wenige Mesophyten. Sie zeigen kein hocharktisches Klima an, sind aber baumfrei!

7. Nach dem definitiven Rückzug des Eises wanderte die arktisch-alpine Mischflora in die Alpen, zum Teil von den „Massifs de refuge“ aus und nach Norden, und so erklärt sich das Vorkommen derselben Arten in beiden Gebieten, sowie auch die Mischung der Typen verschiedener Gebirge (Pyrenäen, Alpen, Karpathen, illyrische Gebirge).

8. Als indirekte Beweise der früheren Existenz einer arktisch-alpinen Flora im Tiefland und Alpenvorland gelten die an einzelnen begünstigten Orten (namentlich Mooren) zurückgebliebenen arktisch-alpinen Pflanzen mitten unter der Flora der Ebene („Glazialrelikte“).

Auf die Modifikationen dieser Theorie können wir hier nicht eintreten. Forbes, Hooker und Christ standen noch auf dem Standpunkt der Drifttheorie (diluviales Meer und Transport durch Eis); Hooker leitet die arktischen Elemente der Alpenfloren aus der Arktis ab, Heer aus Skandinavien, während Christ den Nachweis lieferte, daß sie größtenteils aus dem Altai stammen. Kerner und Wettstein betonen die Selbständigkeit der Alpen gegenüber der Arktis; die gemeinsamen Elemente sollen größtenteils aus den Alpen stammen; auch

Diels betont als Resultat seiner Untersuchung der genetischen Elemente die hohe Selbständigkeit der Alpenflora.

II. Dieser „klassischen Theorie" stehen die „monoglazialen Hypothesen" gegenüber, welche die Einheitlichkeit des Klimas für die ganze Eiszeit voraussetzen und das Glazialphänomen nicht durch Depression der Temperatur, sondern durch ein feuchteres ozeanisches Klima erklären (Frech, Geinitz, Lepsius, Holst, Wolff unter den Geologen, unter den Botanikern namentlich Brockmann-Jerosch). Sie stellen sich zu den Hauptsätzen der „Klassiker" wie folgt:

Mit 1. und 2. (siehe oben) stimmen sie überein.

3. Die Austauschmöglichkeit für arktisch-alpine Arten während der Eiszeit war beschränkt, da die Ebene waldbedeckt war. Eine Waldvegetation reichte bis zu den Gletschern (wie auch heute in den Alpen und wie in Alaska)[1]. Die Depression der Schneegrenze brauchte bei dem feuchten Klima nicht von einer analogen Depression der Waldgrenze gefolgt zu sein. Der Florenaustausch erfolgte durch sprungweise Wanderung; dafür spreche namentlich die Beziehung der Alpen zu spanischen und kleinasiatischen Gebirgen.

4. Die sogenannten „interglazialen" Floren können ebensogut neben den Gletschern bestanden haben; Brockmanns Hauptargument ist die fossile Waldflora von Güntenstall, die nach seinen geologischen Untersuchungen nur in einem vom Gletscher gestauten See zur Ablagerung gekommen sein kann[2] und den Beweis liefert, daß eine ozeanisch[3] gefärbte Waldflora neben der Eisbedeckung einer Eiszeit vorhanden war. Das macht es Brockmann auch wahrscheinlich, daß die Alpenflora zum größten Teil die Eiszeit im Innern der Alpen überdauert habe, und er erklärt so den Reichtum des Engadin und Wallis[4].

Die Interglazialzeiten hatten also dieselbe Flora wie die Zeiten maximaler Ausdehnung des Eises; eine interglaziale oder postglaziale Steppenperiode ist nicht nachzuweisen. Der Löß ist eine glaziale Bildung längs der Stromtäler, und die „xerothermen Relikte" sind moderne sprungweise Einwanderer.

5. und 6. Die eisfreien Gebiete waren auch während des Höhepunktes der Eisbedeckung waldbedeckt; in Mitteleuropa durch die ozeanisch geprägte Waldflora der Eichenzeit. Die Dryasflora ist eine lokale Erscheinung längs des Gletscherrandes und wurde unmittelbar von der Waldflora gefolgt[1]; erst Föhre, dann Buche, dann Eiche usw.

7. Die gemeinsamen Elemente von so weit entfernten und so südlichen Gebirgen wie Sierra Nevada, Pyrenäen und Alpen, ferner Alpen und zilizischer Taurus können niemals durch ein arktisch-alpines Klima der Ebenen erklärt werden.

8. Die Glazialrelikte sind kein Beweis für ein früheres arktisch-alpines Klima; sie können ebensogut nachträglich sprungweise eingewandert sein.

III. Einen besonderen Standpunkt nehmen die „Polytopisten" ein, welche die gemeinsamen Elemente in ihren verschiedenen Arealteilen unabhängig entstehen lassen: Wetterhan, Much, Bonnier, Saporta und Marion (die immerhin eine beschränkte Austauschmöglichkeit zwischen Alpen und Arktis mit Hilfe der Torfmoore zugeben), Falsan, Nägeli und Peter, Clements. Unter ihnen hat sich besonders Briquet einläßlich über diese Frage geäußert: mit bezug auf das alpin-arktische Element drückt er sich in der Frage der Polytopie sehr reserviert aus, für das alpin-korsische Element verlangt er Polytopie; mit bezug auf die Verdrängung und nachherige Wiedereinwanderung der Alpenfloren ist er „Klassiker", in bezug auf den unmittelbaren Kontakt des Waldes mit dem rückflutenden Eis schließt er sich den Monoglazialisten an; xerotherme und Glazialrelikte erkennt er als solche an, ist sogar ein Hauptverfechter einer postglazialen xerothermen Periode, welche z. B. den Walliser meridionalen Elementen eine Einwanderung über die penninischen Pässe gestatteten.

δδ) Insulare Disjunktion siehe unter „Endemismus" (S. 939).

[1]) Die Polyglazialisten entgegenen hier: die Verhältnisse der alpinen Gletscherzungen lassen sich nicht mit dem Inlandeis der Glazialzeit vergleichen und die klimatischen Verhältnisse des Alaska sind ganz andere als sie bei uns zur Eiszeit gewesen sein können.

[2]) C. A. Weber macht dagegen auf andere geologische Deutungsmöglichkeiten aufmerksam; die geologischen Befunde geben nach ihm nicht den geringsten Aufschluß darüber, ob die in Rede stehende lakustrine Diluvialablagerung als glazial, interglazial oder interstadial aufzufassen ist.

[3]) Lepsius schließt umgekehrt aus dem Fehlen der Buche auf ein kontinentales Klima. Beide vergessen, daß dieses Fehlen der Buche ebensogut auf edaphischen Gründen beruhen kann: die Günterstaller Flora entspricht in ihrer Zusammensetzung einem Auenwald, in dem die Buche auch heutzutage mitten in ihrem Areal ausgeschlossen ist.

[4]) Diese Ueberdauerungsmöglichkeit der Alpenflora im Innern der Alpen bildet den Ausgangspunkt von Brockmanns Anschauungen. Sie verlangt ein relativ mildes Klima, das die weitern Funde Brockmanns nach seiner Ansicht ebenfalls beweisen. Die Ueberdauerungshypothese stützt sich auf die Tatsache, daß viele hochalpine Arten des Berninagebietes am südlichen Abfall desselben und in den Veltlineralpen fehlen; wären sie postglazial aus südlichen „Massifs de refuge" eingewandert, so müßten sie in dem südlicher vorgelagerten Alpengebiete auch vorkommen. Demgegenüber weißt Briquet nach, daß von den 29 Spezies des Berninagebietes, die nach Brockmann am Südabfall derselben fehlen, 20 in den Bergamaskeralpen vorkommen, darunter 16 subalpine und montane und Weber wendet mit Recht ein, daß das Fehlen der alpinen Arten in dem von ihnen überwanderten Gebiet nichts auffallendes habe, da sie eben von den nachrückenden montanen und subalpinen Arten verdrängt worden seien.

[1]) C. A. Weber bemerkt hier mit Recht, daß dann das Fehlen jeglicher Waldspuren in den Dryastonen sehr auffallend wäre (nur Holst hat in Dryastonen Pollen nachweisen können).

εε) Australe und subantarktische Disjunktion. Eine der meist umstrittenen Fragen der Biogeographie ist das Zustandekommen der biologischen Analogien zwischen den drei weitgetrennen Hauptarealen der Südhemisphäre: Australien-Neuseeland, Südamerika und Südafrika und den anschließenden subantarktischen Inselgruppen, hervorgebracht durch disjunkte Arten, Gattungen und Familien. Wir wollen hier als „australe Disjunktion" im engeren Sinn die Verbreitung über zwei und mehr getrennte südhemisphäre Gebiete von Südamerika, Afrika und Australien bezeichnen, als subantarktische Disjunktion die Beziehungen zwischen Chile, Feuerland, den subantarktischen Inseln[1]) und Neuseeland.

Die Grenze läuft also parallel mit der Nordgrenze der Dielsschen „Antarktis", aber rechnet Neuseeland noch zur Subantarktis.

Zur Erklärung dieser Disjunktionen stehen sich vier Anschauungen gegenüber:

1. Die monoboreale Relikthypothese (Thiselton-Dyer, Lydekker u. a.): sie nimmt die nördliche Hemisphäre als Ausgangspunkt aller Floren (und Faunen) an; von dort aus seien sukzessive Organismenwellen nach Süden geflutet und hätten in den Südkontinenten ihre Relikte hinterlassen. Die weite latitudinale Verbreitung der borealen Organismen erklärt die parallele Abwanderung in alle 3 Südkontinente und damit die Analogien derselben.

2. Die Migrationshypothese: die transozeanischen Disjunktionen sind durch weitgehende Migration zustande gekommen.

3. Die Konvergenzhypothese: die Analogien beruhen nicht auf direktem genetischen Zusammenhang, sondern auf Konvergenz polyphyletisch sich entwickelnder Sippen (so faßt Drude z. B. die den 3 Südkontinenten gemeinsame Familie der Proteaceen als polyphyletisch auf).

4. Die Landbrückenhypothese: sie erklärt die Disjunktionen durch das Verschwinden ehemaliger Landbrücken und durch versunkene Kontinente.

a) Es möge zunächst ein Spezialfall, die tropisch-transatlantische Disjunktion, näher beleuchtet werden:

Die Beziehungen der afrikanischen Tropenflora zur amerikanischen sind neuerdings von Engler (1905) einer eingehenden Betrachtung unterworfen worden. Da dieser Forscher von jeher den Verbreitungsmitteln die weitgehendste Berücksichtigung schenkte, und sich gegen supponierte Landbrücken sehr skeptisch verhielt, sind seine Resultate um so beachtenswerter. Für die Frage, ob die gemeinsamen Elemente eine Landverbindung fordern, fallen nach Engler zunächst nicht in Betracht: die Sporenpflanzen wegen der leichten Verbreitbarkeit der Sporen und der Möglichkeit einer uralten weiten Verbreitung und dann die Pantropisten, die eventuell in früheren Perioden über das nordwestliche Nordamerika nach dem nordöstlichen Asien und von da nach Afrika gelangt sein könnten. Die wichtigsten übrigen gemeinsamen Sippen werden dann in 12 Gruppen gebracht, von denen 1 bis 9 die Annahme eines Transportes von Keimen über den Ozean zulassen, 10 bis 12 dagegen eine solche Annahme höchst unwahrscheinlich erscheinen lassen oder gänzlich ausschließen. Die 10. Gruppe besteht aus im tropischen Afrika heimischen Uferwaldpflanzen und Gebirgsregenwaldpflanzen, welche nahe Verwandte im tropischen Amerika (häufig in reicher Entwickelung) besitzen, während solche im tropischen Asien ganz fehlen oder nur sparsam vorkommen. Hierher gehört u. a. die afrikanische Oelpalme (Elaeis guineensis Jacq.), die auch im Mündungsgebiet des Amazonas und in Guiana vorkommt; dann die Strelitzioideen, eine Unterfamilie der Bananengewächse; der berühmte Baum der Reisenden Madagaskars (Ravenala madagascariensis Sonn.) hat seine einzige Nächstverwandte, R. guianensis (L. C. Rich.) Benth. in Guiana; am Cap ist die Gattung Strelitzia, im tropischen Amerika Heliconia mit 29 Arten entwickelt. Die 11. Gruppe besteht aus Wasser- und Sumpfpflanzen Afrikas, welche zu solchen Amerikas in näherer verwandtschaftlicher Beziehung stehen und die 12. besteht aus Steppenpflanzen Afrikas, die sonst nur oder fast nur im tropischen Amerika vertretenen Gattungen angehören oder mit solchen nahe verwandt sind. Hier möge namentlich Kissenia erwähnt werden, die einzige monotypische altweltliche Gattung der mit 12 Gattungen und etwa 200 Arten in Amerika entwickelten Familie der Loasaceen.[1]

Bei der Diskussion dieser Listen macht Engler besonders auf folgende Punkte aufmerksam.

Unter den Pflanzen der 10. Kategorie sind sehr zahlreiche Waldpflanzen; Waldformationen sind aber zur Aufnahme neuer Ankömmlinge nicht sehr geeignet:

Für die Natur der Verbindungsbrücke ist die Erfahrung wichtig, daß Steppen- und Urwaldformationen auf kleinen Inseln nicht leicht

[1]) Zur eigentlichen Antarktis rechnet Schenck das polare Festland und die unmittelbar vorgelagerten Süd-Shetland- und Süd-Orkney-Inseln; als subantarktische Inseln folgende 4 Gruppen: 1. Feuerland- und Falkland-Insel, 2. Südgeorgien und Sandwichland, 3. Prinz Eduard-, Crozet-, Kerguelen- und Macdonald-Inseln, 4. Macquarie-, Snares-, Antipoden-, Campbell- und Auckland-Inseln, ferner die isolierten Eilande Bouvet- und Dougherty-Insel. Schenck faßt biologisch die dritte Gruppe als Kerguelenbezirk, die 4. als Aucklandbezirk zusammen. Die Inseln St. Paul, Neu-Amsterdam und Tristan-d'Acunha werden nicht zu den subantarktischen Inseln gerechnet.

[1]) Ueber Kissenia sagt Engler anderswo: „Die einzige altweltliche Loasacee: Kissenia spathulata Endl. (neben 114 amerikanischen) kommt in Arabien, Somaliland, Damara- und Namaland vor. Der Blütenbau dieser Familie ist so eigenartig, daß eine Parallelentwickelung derselben in zwei entfernten Erdteilen aus einer weit verbreiteten Urform ausgeschlossen ist. Es gibt nur zwei Möglichkeiten: Transport über den Ozean, oder eine Landverbindung zwischen Amerika und Afrika, auf der sich die Stammform der Loasaceen entwickelte, von denen Kissenia herzuleiten ist. Da nahe Verwandte von Kissenia in Amerika nicht existieren, und da weiter Lufttransport ausgeschlossen ist, bleibt nur die zweite Möglichkeit."

nebeneinander vorkommen. Da also sowohl Steppen- als Waldpflanzen die Brücke benutzt haben, muß sie, wenn sie nicht kontinuierlich war, aus ziemlich großen Inseln bestanden haben.

Engler schließt: „Unter Berücksichtigung aller dieser Verhältnisse würden die angeführten Vorkommnisse von Amerika und Afrika gemeinsamen Pflanzentypen am besten ihre Erklärung finden, wenn erwiesen werden könnte, daß zwischen dem nördlichen Brasilien südöstlich vom Mündungsgebiet des Amazonenstromes und der Bai von Biafra im Westen Afrikas größere Inseln oder eine kontinentale Verbindungsmasse und ferner zwischen Natal und Madagaskar eine Verbindung bestanden hätte, deren Fortsetzung in nördöstlicher Richtung nach den vom sino-australischen Kontinent getrennten Vorderindien schon längst behauptet wurde. Die vielen verwandtschaftlichen Beziehungen der Capflora zur australischen machen außerdem eine Verbindung mit Australien durch Vermittelung des antarktischen Kontinents wünschenswert."

b) Eine Prüfung auch der übrigen australen und der subantarktischen Disjunktionen, deren Einzelheiten aus Raummangel hier nicht gebracht werden können, ergibt folgende Resultate über die ganze Frage:

1. Es gibt eine große Anzahl von Sippen verschiedenen Ranges, deren Verbreitung auf eine Entstehung in der Südhemisphäre hinweist. Die Hypothese der borealen Hemisphäre als einzigen Ausgangspunkts der Lebewesen und der Besiedelung der Südhemisphäre nur durch sukzessive boreale Organismenwellen ist unhaltbar.

2. Die Existenz von auch durch wenig migrationsfähige Organismen überschreitbaren Landbrücken zwischen Südamerika und Afrika, Afrika und Madagaskar, Madagaskar und Indien bildet die bestbegründete Erklärung für die heutige Verbreitung der australen Lebewelt. Die zeitliche Fixierung des Abbrechens dieser Brücken ist der Pflanzengeographie nicht möglich; die tiergeographischen Verhältnisse machen es wahrscheinlich, daß die transatlantische Brücke am Ende der Kreidezeit, die madagassisch-indische im Laufe der Eocänzeit, die afrikanisch-madagassische am Ende der Miocänzeit gelöst wurde (Arldt).

4. Ein ausgedehnterer antarktischer Kontinent, dessen Ausläufer die 3 Südkontinente erreichten, und der in der Tertiärzeit ein durch Fossilfunde (Seymourinsel) nachgewiesenes wärmeres Klima und eine Waldflora besaß, hat wahrscheinlich als Entwickelungszentrum einer antarktotertiären Flora gedient, deren Reste das jetzt von Engler „australantarktisch" genannte Florenelement (früher von ihm „altozeanisch" genannt) darstellen.

5. Inwieweit dieser zirkumpolare Ausgangsort eines australen Florenelements die australen Disjunktionen auch ohne Zuhilfenahme direkter interozeanischer Verbindungen der Südkontinente verständlich machen wird (nach Analogie der borealen Hemisphäre), kann erst entschieden werden, wenn die fossile Flora der Südpolarländer ebensogut bekannt sein wird wie diejenige des hohen Nordens.

c) Transpazifische Disjunktion. Die transpazifischen Disjunktionen oder die floristische Verbindung von Australien und Neu-Seeland mit Südamerika sind zum Teil, soweit sie das „subantarktische" Element betreffen, schon oben erörtert worden, und durch die Verbindung dieses Landes über den antarktischen Kontinent zu erklären. Von den nicht endemischen Arten Neuseelands machen die amphipazifischen 15,8 % aus; von den Arten Victorias sind 2,1 %, von denen Tasmaniens 2,7 % mit Südamerika gemeinsam, trotz der großen Entfernung sind diese Beziehungen noch einmal so stark, als die zu dem viel näher gelegenen Neu-Caledonien. Dazu kommen noch 56 Gattungen der Phanerogamen mit korrespondierenden Arten zu beiden Seiten des südpazifischen Ozeans; auch eine Reihe tropischer Familien mit vorwiegender Verbreitung in Südamerika und Indien oder dem tropischen Australien müssen hierher gerechnet werden. Es fehlt aber noch an einer ähnlich gründlichen Durcharbeitung dieser amphipazifischen Disjunktion nach Verbreitungsmitteln, Standorten und Verwandtschaft, wie sie Engler für die amphiatlantischen Formen in so ausgezeichneter Weise geliefert hat. In neuerer Zeit trat besonders Ernst Hallier mit botanischen, zoologischen und ethnographischen Gründen eifrig für transpazifische Landverbindungen ein, die auch die Sandwichinseln einschließen sollen. Schon Hooker (1859) wies auf diese Erklärungsmöglichkeit hin, und zahlreiche Zoologen und Geologen (Moreno, Hutton, Ameghino, Ihering, Burkhardt, Stoll) treten für einen mesozoischen pazifischen Kontinent ein (der nach Arldt bis in die ältere Eocänzeit bestanden haben soll).

d) Boreal-australe Disjunktion. Eine der merkwürdigsten Verbreitungsanomalien stellen diejenigen borealen Arten dar, welche in den Magellansländern wiederkehren, ohne oder nur mit vereinzelten Zwischenstationen. In Feuerland und Südpatagonien finden sich 51 sicher einheimische boreale Blütenpflanzen: es sind 20 Gräser (nach Hackel, der die meisten selbst gesehen hat), es sind u. a. Phleum alpinum, Agrostis vulgaris, A. canina, Calamagrostis stricta, Deschampsia flexuosa und discolor, Catabrosa aquatiqua, Poa pratensis, nemoralis und cenisia, und eine Anzahl nicht identischer, aber vikarisierender, wenig abweichender Formen, darunter Trisetum subspicatum und Festuca ovina; im ganzen sind 3 nicht aus Europa, 3 nicht aus Nordamerika, die übrigen beiden Gebieten und den Magellansländern gemeinsame Arten; nur 3 haben andine Stationen. Von Cyperaceen sind es 12 Carices, von übrigen Monocotyledonen nur 4 Wasser- und Sumpfpflanzen; gegenüber diesen 36 Monocotylen sind nur 15 Dicotylen konstatiert (darunter Gentiana prostrata, Galium Aparine, Cerastium

arvense, Primula farinosa var. magellanica, Draba incana var. magellanica, Empetrum nigrum var. rubrum usw.), nur für 3 sind andine Stationen bekannt. Ferner sei hier auf die Gattungen Veronica, Fagus und Euphrasia hingewiesen, deren boreale und australe Arten vollkommen räumlich getrennt sind. Nach Engler bleibt hier nur die Annahme übrig, daß der Urtypus der Gattung nicht mehr existiert, die abgeleiteten Typen aber noch erhalten sind. Unter den Farnen wäre hier das vorwiegend antarktische Polystichum Mohrioides zu nennen, das noch ein andines und ein kalifornisches Areal besitzt.

Die Erklärungsversuche dieser merkwürdigen Disjunktion sind sehr heterogen. Grisebach meint, die Samen von Gentiana prostrata seien durch den Albatros aus dem Norden gebracht worden, der vom Kap Hoorn über den Aequator bis zu den Kurilen fliegt; und Moseley, der erfahrene ornithologische Begleiter der Challenger-Expedition, weist zur Unterstützung dieser Ansicht darauf hin, daß der Albatros und andere weit fliegende Seevögel aus den Gattungen Puffinus und Procellaria ihre Nester auf der Erde, mitten im dichtesten Pflanzenteppich bauen, während andererseits Werth bestreitet, daß an dem glatten Gefieder des Albatros Früchte und Samen haften. Engler (1879), der nur 6 identische oder vikarisierende boreale Typen der Magellansländer kannte, ist der Ansicht, daß sie über den Aequator hinweg dorthin gelangt sein müssen, das wie läßt er unerörtert. Solms-Laubach (1905) stützt sich auf die für einige dieser Arten nachgewiesenen Zwischenstationen auf den Anden[1]), und meint, die anderen werden noch gefunden werden; Hackel (1905) bestreitet dies auf Grund seines reicheren Materials (nur 6 von 51 Arten zeigen Zwischenstationen); besonders das Fehlen in den mexikanischen Hochlanden sei auffallend (nur Phleum alpinum kommt dort vor) und die andinen Standorte wohl eher als Ausläufer des südlichen zu betrachten.

Er weist sodann auf den hohen Prozentsatz von Gräsern und Cyperaceen (24 von 51) unter diesen disjunkten Elementen hin und auf das hohe Alter dieser beiden Familien, das aus ihrer diffusen Verbreitung hervorgeht; die Tribus, ja sogar die Gattungen sind nicht nach Hemisphären oder größeren Florengebieten geschieden. „Es ist also nicht unmöglich, daß jene (borealantarktischen) Gramineen und Cyperaceen einen Bestandteil einer sehr alten Mischflora bildeten, die sich auf nicht mehr nachweisbaren aber anderen als den jetzigen Bahnen von der gemäßigten Zone der Südhemisphäre zu jener der nördlichen erstreckte.“ Eine solche „Mischflora“ setzt aber ein gleichmäßiges Klima voraus, und erklärt nicht die enorme Diffusion eines so stenotherm hochalpin-mikrothermen Typus wie Trisetum subspicatum (Eurasiatische Gebirge von den Pyrenäen bis zum Himalaya, Nordeuropa, Nordasien, Nordamerika, gesamte Arktis, Mexiko, Magellansländer, Neuseeland). Mit Rücksicht darauf und auf die für ein anderes alpines Gras (Phleum alpinum) tatsächlich vorhandenen Zwischenstationen in Chile, Argentinien und Mexiko scheint die Solms'sche Annahme eines borealen Ursprungs und Wanderung nach Süden wenigstens für diese beiden Oreophyten am besten begründet. Für die anderen müßte eine einläßliche Prüfung über etwaige vikarisierend Arten auf Zwischenstationen vorausgehen.

ζζ) Pantropische Disjunktionen (siehe unter „Meeresströmungen“; S. 915).

ηη) Mediterrane Disjunktion. Schon Boissier und De Candolle haben eine Anzahl von Arten aufgeführt, die im Osten und Westen des Mediterrangebietes vorkommen, dazwischen aber fehlen (Garidella nigellastrum L. Geum heterocarpum Boiss., Minuartia montana Loefl., Solanum persicum Willd., Rhododendron ponticum L. u. a.). De Candolle vermutet frühere größere Verbreitung. Engler (1879) hat die Frage wieder aufgegriffen, und die Tatsache durch zahlreiche Beispiele vikarisierender Formen vermehrt, darunter u. a. die in Europa merkwürdig isolierten Cyrtandreen (sonst nur in Ostindien): Ramondia pyrenaica und Ramondia serbica, denen sich Haberlea Rhodopensis anschließt; ferner Lathraea clandestina und L. rhodopea (nächste Verwandte in Japan). Engler erklärt sie als Abkömmlinge der in der Tertiärperiode reicher entwickelten Typen, welche allein imstande waren, die Erniedrigung der Temperatur ohne Schaden zu ertragen.

ϑϑ) Asturische Disjunktion. Schon Watson (1835) hatte auf die merkwürdige Verbreitung einer Anzahl irländischer Pflanzen aufmerksam gemacht, die er als asturische Typen der Verbreitung bezeichnete. Es handelt sich um Pflanzen der Westküste von Irland, welche in Südwest-Frankreich, den Pyrenäen, Asturien, Cantabrien und Portugal wiederkehrten (lusitanisches, asturisches und cantabrisches Element). Es gehören dazu Dabeocia polifolia (auch auf den Azoren), Saxifraga Geum und umbrosa u. a. Forbes sprach 1845 die Vermutung aus, daß diese Arten in der Tertiärperiode längs einer Spanien und Irland und die Azoren verbindenden Küste einer „Atlantis“ gewandert seien und sich seither erhalten haben. Der Zoologe Scharff zählt eine ganze Reihe von Tieren ähnlicher Verbreitung auf (Schnecken, Tausendfüßler, Spinnen, Käfer) und schließt sich Forbes an. Engler hält ihre Einwanderung in Irland wohl mit Recht für postglazial, da die Standorte eisbedeckt waren und keine Mediterranpflanzen dort wachsen konnten; auch das Fehlen endemischer Rassen spricht gegen eine präglaziale Herkunft.

Praeger dagegen hält eine uralte präglaziale Invasion für zweifellos und will ein Refugium in versunkenen Teilen der Atlantis vermuten.

ιι) Amerikanisch-irische Disjunktion. Die irländische Flora bietet noch ein zweites Rätsel: In kleinen Seen birgt seine Westküste (auch die Hebriden) die einzige europäische Restionacee, Eriocaulon septangulare, die sonst nur noch in Nordamerika vorkommt; und ähnlich verhalten sich eine Orchidee (Spiranthes Romanzoffiana) und Sisyrinchium angustifolium. Watson (1847) denkt an rezente Wanderung; De Candolle (1855) verwirft diese Idee durchaus und leitet die Dis-

[1]) Bei Trisetum subspicatum sind es nahe verwandte Arten aus Chile, Columbien und Mexiko.

junktion von früherer Verbreitung her. Engler (1879) diskutiert die Möglichkeit, aber geringe Wahrscheinlichkeit des Vogeltransports. More macht wenigstens für Sisyrhynchium eine Einschleppung wahrscheinlich; für die beiden anderen Arten liegt die Sache jedenfalls anders. Eine „arktotertiäre" Disjunktion mit Vertreibung durch die Glazialzeit und nachheriger Wiedereinwanderung scheint mir das Wahrscheinlichste; rätselhaft bleibt dann nur die enge Begrenzung auf die irische Westküste. Der irische Zoologe Scharff zählt als „amerikanische Elemente" 3 Süßwasserschwämme auf und schreibt die Einwanderung der Amerika und Europa verbindenden Nordatlantis zu, ohne auf die Glazialzeit Rücksicht zu nehmen.

κκ) Diffuse Disjunktion. Es erübrigt, noch einige Fälle von ganz perplexer Zerstreuung zu besprechen, die jeglicher Erklärung zu spotten scheinen. Carex pyrenaica findet sich in Europa (Karpathen, Bulgarien, Pyrenäen, Cantabrien), Westasien (Kaukasus, Lasistan), Ostasien (Japan), subarktisches und pazifisches Nordamerika und Neuseeland! Wenn wir aber die Verbreitung der Verwandten ins Auge fassen (Sektion der Unciniaeformes), so finden wir sie in Chile, Feuerland, Zentralchina, Kleinasien, im Monsungebiet, Nord- und Mitteleuropa, Makaronesien, der Arktis, den Alpen, kurz „wir erhalten das Bild eines sehr alten Typus, der einst weit verbreitet war, jetzt nur noch an wenigen Stellen erhalten ist" (Engler). Ueberhaupt ist die Gattung Carex eine der weitverbreitetsten Gattungen der Erde: sie fehlt nur auf den Galopagus-Inseln und den Kerguelen. Und Carex pyrenaica gehört, wie andere Formen mit weit zerrissenem Areal zu der primitivsten Untergattung Primocarex. Carex capitata z. B. aus derselben Untergattung kommt in der Arktis, den Alpen, Südkarpathen, Mittelamerika, Anden und Antarktis vor.

1g) Relikte und Restanzen. α) Reliktpflanze und Reliktareal. „Relikt" bedeutet „Rest", Ueberrest. Restnatur kann man einer Sippe zuschreiben oder einem Areal; das braucht sich durchaus nicht zu decken. Eine Sippe kann man als Relikt aus früheren geologischen Perioden bezeichnen, wenn sie systematisch ganz isoliert dasteht; da die phylogenetische Entwicklung sich stets schrittweise, unter langsamem Uebergang von Art zu Art vollzieht, so müssen bei einem solchen jetzt ohne nähere Verwandte dastehenden Typus zahlreiche Verbindungsglieder, Verwandte, ausgestorben sein; in diesem Sinne stellt also der Typus einen Rest dar. Das klassische Paradebeispiel dafür ist der vielgenannte Gingko biloba; er ist die einzige überlebende Art einer Gruppe, die, wie O. Heer gezeigt hat, in der Vorwelt besonders im Jura, eine reiche Entwickelung besaß. Gleichzeitig ist aber auch sein Areal ein Relikt, da er jetzt nur noch an wenigen Orten in China wild vorkommt. Hier deckt sich in der Tat phylogenetische und Arealreliktnatur. Das trifft aber durchaus nicht immer zu: Loiseleuria procumbens, die Alpenazalee, ist systematisch vollkommen isoliert, aber doch weit verbreitet „das klassische Beispiel eines versteinerten, uralten, aber trotzdem äußerst lebenskräftigen und expansionsfähigen Typus". Und umgekehrt gibt es junge Formen aus in vollem Flusse der Bildung begriffenen Gattungen, deren Areal Reliktnatur besitzt, einen Rest eines früher größeren Areals darstellt (Hieraciumarten als Glazialrelikte).

Es dürfte sich empfehlen, diese zwei Formen der „Restbildung" auch terminologisch auseinanderzuhalten: man könnte für systematische Restnatur den Ausdruck „Restanz" brauchen, um Relikt für die geographische Restnatur allein beizubehalten.

β) Definition des Reliktareals: Ein Reliktareal ist ein Ueberrest eines größeren Areals, das unter früheren anderen Besiedelungsbedingungen erreicht wurde, als sie jetzt am betreffenden Orte herrschen. Die Reliktpflanze befindet sich also in ökologischer Disharmonie mit ihrer Umgebung und ist im Rückgang begriffen.

Hauptgewicht wird dabei auf die anderen Besiedelungsmöglichkeiten zur Einwanderungszeit" gelegt; ein echtes Relikt ist also ein Zeugnis für klimatische oder morphologische Aenderungen an der betreffenden Stelle des Einwanderungsgebietes. Ferner ist der Reliktbegriff ein relativer: er gilt nicht ohne weiteres für das ganze Areal der betreffenden Pflanze, sondern zunächst nur für das untersuchte Gebiet. Das Areal der Saxifraga oppositifolia am Bodensee z. B. ist ein Reliktareal aus der Glazialzeit; in den Alpen und der Arktis hat sie ihr Hauptareal. Wohl ist auch dieses Hauptareal unter allgemeinen anderen Besiedelungsbedingungen, nämlich den glazialen, erreicht worden, als sie heute bestehen (darum nennen wir sie eine „Glazialpflanze"); aber im Hauptareal bestehen auch heute noch glaziale Bedingungen. Es kommt aber auch der Fall vor, daß von einer Pflanze überhaupt nur noch Reliktstandorte übrig sind: dann können wir die Art selbst als Relikt bezeichnen. Das ist z. B. der Fall für manche Pflanzen, die in der Tertiärperiode ihre Ausbreitung erlangt haben (Tertiärpflanzen") und überhaupt nur noch in spärlichen Resten vorhanden sind („Tertiärrelikte"): so die Cystandreen Europas: Haberlea und Ramondia, siehe oben.

Das andere Extrem — äußerste Beschränkung der Reliktnatur auf kleine Standorte — bilden die „Formationsrelikte". Solche entstehen dort, wo infolge einer biotischen oder topographischen Sukzession die Pflanzengesellschaft wechselt, und einzelne Bestandteile einer früheren Formation in der neuen Formation zurückbleiben: so ist z. B.

Carex elata All. (= stricta Good.) im geschlossenen Rasen des gegen den Seerand vorrückenden Molinietums ein „Verlandungsrelikt“, ein Ueberbleibsel aus der Zeit, da dieselbe Stelle einen Bestandteil der offenen Formation des „Verlandungsgürtels“ bildete. Aber auch hier kann man sich leicht täuschen: Weber zeigte (1906) daß auf den Hochmooren des norddeutschen Tieflandes oft in Menge typische Waldbewohner wachsen, die man als „Relikte“ aus den früher tatsächlich hier wachsenden Wäldern zu betrachten geneigt ist: aber eine Untersuchung des 2 bis 5 m mächtigen Sphagnumtorfes zeigt, daß hier ihre Reste vollkommen fehlen, daß es also ganz junge Einwanderer sind!

Das epiontologisch Wesentliche der Reliktnatur eines Standortes ist, daß er ein Zeuge von natürlichen (vom Menschen unabhängigen) Veränderungen ist.

Danach können wir unterscheiden:

1. Formationsrelikte: zeigen biotische oder topographische, lokale Sukzessionen an.

2. Klimatische Relikte: zeigen klimatische Veränderungen an, also regionale Sukzessionen; sie sind zu klimatisch von der Jetztzeit verschiedenen Zeiten eingewandert. Am weitesten fassen Blytt in Norwegen und Schulz für Deutschland diesen Begriff. Nach ihnen besteht die ganze sukzessiv eingewanderte Flora eines Landes aus den „Reliktgruppen“ der sukzessiven, klimatisch differenten Einwanderungszeiten.

Das erscheint als eine höchst unzweckmäßige Ausdehnung des Begriffes Relikt, da die betreffenden Arten häufig weit verbreitet und in voller Harmonie mit ihrer Umgebung sind. Das sind vielmehr „Einwanderungselemente“, oder „Florenschichten“, den „Tierschichten“ Arldts entsprechend.

Bei der engeren oben vorgeschlagenen Fassung des Begriffes gehören hierher die Glazialrelikte im Alpenvorland, die xerothermen Relikte, die tertiären Relikte.

3. Geomorphologische Relikte: Diese zeigen das Aufhören ihrer normalen Lebensbedingungen durch Veränderungen in der Verteilung von Wasser und Land, von Salz- und Süßwasser an: hierher gehören die Strandrelikte an jetzt ausgetrockneten Meeresarmen, die marinen Relikte in Süßwasserseen.

γ) Reliktnatur und Disjunktion: Reliktstandorte sind immer disjunkt, das gehört zum Begriff derselben und ist in erster Linie nachzuweisen. Es muß also sorgfältig untersucht werden, ob nicht rezente Verbreitungsmittel die Art an den isolierten Standort gebracht haben. Es hat hier Warming (1904) für eine ganze Reihe angeblicher Tundra- und Steppenrelikte Dänemarks den Nachweis moderner Einwanderung erbracht. Zweitens muß nachgewiesen werden, daß das Vorkommen des Relikts im betreffenden Gebiet irgendwo in kontinuierlichem Zusammenhang steht mit der Einwanderungszeit. Weber (1906) hat für das norddeutsche Tiefland die einzigen Standorte von Betula nana als junge nachgewiesen, und Focke (1910) hat für die Küstenlandschaften des nordwestdeutschen Tieflandes gezeigt, daß die angeblichen nordischen Relikte Pirola uniflora, Linnaea borealis, Listera cordata, Goodyera repens und Lycopodium annotinum dort nur in Kieferwäldern vorkommen, die erst seit 100 bis 150 Jahren bestehen, und in denen sich die Pflanzen erst in einem gewissen Alter des Bestandes einstellen. Es müssen also nach ihm diese Pflanzen rezente Einwanderer aus den skandinavischen Nadelwäldern sein. Und für eine Anzahl arktischer und subarktischer Pflanzen Schwedens (Saxifraga Hirculus, Betula nana, Salix Lapponum) haben Nathorst (1904) und Sernander (1896) nachgewiesen, daß sie ihre Standorte erst seit der Steinzeit erreicht haben können, da dieselben bis dahin unter Wasser lagen; Wille und Holmboe (1903) haben dasselbe für Dryas octopetala am Strand bei Langesund gezeigt; auch seltene nordische Hochmoorarten (Carex chordorrhiza, limosa, Calla, Scheuchzeria usw.) auf dem Lyngby Moor in Dänemark können sich erst angesiedelt haben, seitdem das Moor Hochmoorcharakter angenommen hatte. Die skandinavischen Gelehrten haben für diese Arten den Namen „Pseudorelikte“ vorgeschlagen; richtiger wäre es, von Pseudoreliktstandorten zu reden. Denn die Art kann ja trotzdem ein echtes Relikt sein, und von Standort zu Standort wandernd ihre Kontinuität mit der Einwanderungszeit wahren. Man könnte solche Formen als „Wanderrelikte“ bezeichnen. Etwas anderes versteht Drude (1906) unter seinen „wandernden Relikten“, wenn er darin die alpinen Arten der Brockenhöhe und des Erzgebirgskammes versteht (Anemone alpina, Linnaea borealis, Carex sparsiflora); denn diese sind dort keine Relikte, sondern finden sich an ihrem Normalstandort.

Noch bei einer anderen Form räumlicher Disjunktion spielt die Frage, ob direkter Zusammenhang oder Relikt, eine große Rolle: bei der standörtlichen Disjunktion biologisch kontinuierlicher Areale. Denn diese sind in den seltensten Fällen auch wirklich zusammenhängend:

Für die meisten Pflanzen finden sich zusagende Standorte nur sporadisch: die einzelnen Standorte eines biologisch kontinuierlichen Areals einer Waldpflanze werden durch waldlose Gegenden getrennt; Hochmoorpflanzen finden sich nur auf den

oft weit auseinander liegenden Hochmooren; Kalkpflanzen oft auf weit entlegenen Kalkinseln, Salzpflanzen oft auf ganz isolierten salzigen Stellen, Seenbewohner nur in oft weit auseinanderliegenden Seen; Hochgipfelpflanzen oft auf weit auseinanderliegenden Gipfeln. Die meisten Areale sind also räumlich disjunkt, und es ist eine Hauptaufgabe der Epiontologie, zu ermitteln, ob diese räumliche Trennung auf sprungweiser Wanderung oder auf Zertrümmerung eines ursprünglich kontinuierlichen, schrittweise erreichten Areals durch historische Ursachen beruht, so daß die Arealteile Relikte wären. Die merkwürdige Tatsache, daß jeder noch so isolierte Standort seine ihm entsprechende Flora erhält, kann auf zweierlei Weise erklärt werden: Erstens durch Warmings Ansicht (Faröer 1903, siehe oben), „daß Keime von allen Arten konstant und in allen Richtungen ausgesät werden, und daß hauptsächlich durch die Tätigkeit des Windes die Ansaat und Besiedelung der Erde über weite Entfernungen hin bewirkt wird" oder im anderen Extrem, daß alle Wanderungen nur in ganz kleinen Schritten und in Genossenschaften erfolgt (Drude, Blytt, De Candolle) und räumliche getrennte Areale also unter größerer Ausbreitung günstiger Bedingungen erlangt wurde. Also, um die Sache drastisch darzustellen: Waldpflanzen haben ihre jetzt geltenden Areale zu einer „Waldzeit" erreicht, Steppenpflanzen zu einer „Steppenzeit", alpin-arktische Pflanzen zur Glazialzeit, Hochmoorpflanzen zu einer Zeit der größern Ausdehnung der Hochmoore, Wasserpflanzen zu einer Zeit größerer Ausdehnung der Seen; nur für Kalkpflanzen versagt diese Anschauung, denn eine „Kalkzeit" ist undenkbar (Brockmann).

Dieser Gegensatz zwischen der Migrations- und der Reliktbypothese beherrscht die gesamten Diskussionen der Epiontologie. Er spielt bei der Auffassung räumlich getrennter Areale derselben Sippen innerhalb desselben Florengebiets wie zwischen weit getrennten Ländern dieselbe Rolle. Die Vertreter der sprungweisen Migrationsmöglichkeit greifen nur im äußersten Notfall zur Annahme ehemaliger biologischer oder räumlicher Verbindung jetzt getrennter Areale, die Vertreter der rein schrittweisen Wanderung operieren ausgiebig mit Klimawechsel und Landbrücken. Das Extrem stellt in dieser Richtung Aug. Schulz dar, welcher sagt: „Meines Erachtens muß man fast alle spontan eingewanderten Elemente der mitteleuropäischen Phanerogamenflora in Mitteleuropa als „Relikte" bezeichnen, denn fast alle sind unter der Herrschaft eines Klimas eingewandert, welches wesentlich von dem der Gegenwart abwich und besaßen während der Einwanderungszeit Areale, welche größer waren als ihre heutigen mitteleuropäischen Areale." Wir haben oben schon vorgeschlagen, daß diese Schulzschen (und Blyttschen) Reliktfloren besser als „Einwanderungselemente" oder „Florenschichten" zu bezeichnen sind.

Ebensowenig ist es gerechtfertigt, ein oder mehrere disjunkte Areale einer Art, die als Reste eines größeren zusammenhängenden übrig geblieben sind, wo aber die Art mit ihrer Umgebung in ökologischer Harmonie ist, als Reliktareale zu bezeichnen. Es möge hierfür der Ausdruck „Arellen" (=Teilareale) eingeführt werden.

Kennzeichen eines echten Reliktareals (z. T. nach Warming):

Es ist beschränkt in seiner Ausdehnung.

Die Pflanze gehört zu den seltenen Pflanzen ihres Gebietes.

Das Areal ist im Rückgang begriffen.

Es steht in kontinuierlichem Zusammenhang mit der oft lange zurückliegenden Einwanderungszeit:

entweder auch geographisch, indem die Pflanze dieselbe Lokalität seit der Einwanderungszeit bewohnt hat („klimatisch angepaßtes" Relikt) oder nur ökologisch, indem die Pflanze von Standort zu Standort gewandert ist („Wanderrelikt").

Eine solche Pflanze ist seit der Einwanderungszeit nie durch klimatische Aenderungen völlig aus dem Gebiet vertrieben worden und hat in manchen Fällen lokale Rassen erzeugt, die für die lange Isolierung sprechen (so z. B. Saxifraga oppositifolia var. amphibia Sündermann am Bodensee.

Die Bezeichnung wird meist auf die Pflanze übertragen, mit der Einwanderungszeit verknüpft und gilt nur für ein bestimmtes Gebiet, z. B. Saxifraga oppositifolia ist am Bodensee ein Glazialrelikt.

Gegenüber den Neueinwanderungen unterscheiden sich die Relikte durch folgende Punkte:

Sie treten meist gesellig auf, als Bestandteile von Kolonien ähnlicher Arten.

Ihre lange Anwesenheit am Standort wird oft bewiesen durch Erzeugung von Lokalrassen und durch Mitwandern der Schmarotzer (Lagerheim). Ihr Areal zeigt zerrissene, konkav eingebogene Ränder.

δ) Beispiele von Relikten:

1. Als Tertiärrelikte der europäischen Flora werden isoliert oder zerstreut auftretende, auch systematisch isolierte Formen betrachtet, deren Standorte nicht von der Eiszeit berührt wurden, und deren Verbreitung und Verwandtschaft auf die warme Tertiärzeit zurückgreift, was in manchen Fällen auch durch fossiles Vorkommen nachgewiesen ist.

Die Gebirgsfloren enthalten eine Reihe von Tertiärrelikten, die ganz ohne nähere Ver-

wandte als einsame Reste der Vorzeit erhalten geblieben sind. Die Cyrtandreen: Ramondia pyrenaica in den Pyrenäen, Ramondia Serbica und Haberlea Rhodopensis in der Balkanhalbinsel; Dioscorea pyrenaica und caucasica, einer sonst tropischen Gattung angehörig, letztere mit fossilen Tertiärformen nahe verwandt. Die Campanula mirabilis Transkaukasiens, die Saxifraga arachnoidea, eine Zahlbrucknera paradoxa aus Südtirol, die Scopolia carniolica Krains, Wulfenia carinthiaca Kärnthens, die neuerdings entdeckten Forsythia europaea Albaniens und Sibiraea croatica Kroatiens und der Herzogewina, die Roßkastanie der nordgriechischen Gebirge. Aus der Wachau zitiert G. Beck (1898) südliche Leber- und Laubmoose nebst dem Farn Nothochlaena Marantae als „Relikte einer schon vor der Glazialzeit vorhandenen Flora" — Aus den Rocky Mountains Nordamerikas nennt Harshberger eine analoge Reihe von Tertiärrelikten.

Ein auffallendes Tertiärrelikt in der Ebene ist der bekannte Standort der subtropischen Nymphaea Lotus in den heißen Wassern des Pesceflusses in Ungarn, dessen hohes Alter auch durch seine Fauna dokumentiert wird.

2. Glazialrelikte und Glazialmigranten. Ein vielumstrittener Begriff ist derjenige des „Glazialrelikts". Zunächst sei auf den Unterschied zwischen „Glazialpflanze" und „Glazialrelikt" hingewiesen. Als „Glazialpflanzen" bezeichnet Engler alle diejenigen Arten, die während glazialer Bedingungen ihr heutiges Areal erreicht haben; das ist also das glaziale „Einwanderungselement", die glaziale „Florenschicht", man könnte sie „Glazialmigranten" nennen. Ihre jetzige Heimat ist dabei sehr verschieden und auch ihre Wärmebedingungen sind nicht durchwegs glazial.[1]) Von den Standorten dieser sind als „Glazialrelikte" nur diejenigen zu bezeichnen, die sich außerhalb des heutige Bereiches glazialer Bedingungen an isolierten Standorten ihres früheren eiszeitlichen Areals erhalten haben. Zum Nachweis der glazialen Natur eines Standortes gehört der Beweis, daß dieser Standort nur zur Eiszeit erreicht werden konnte, und daß er oder analoge Nachbarstandorte seither ständig besiedelt waren.

Als Beispiel einer Diskussion über Glazialrelikte möge diejenige über die Natur der weit ins Alpenvorland vorgeschobenen Posten der Alpenrosen (siehe Schröter, Pflanzenleben der Alpen 1908) zitiert werden, ferner der Streit zwischen Hegi, Schmidt und O. Nägeli über die Glazialrelikte im Züricher Oberland; letzterer faßt die strittigen Vorposten der Alpenfloren als zum Normalareal gehörig auf; ferner die oben zitierten Fälle von Betula nana im norddeutschen Tiefland (Weber kontra Drude 1906) und die Pseudorelikte der skandinavischen Forscher. Es mag weiter darauf hingewiesen werden, daß die so widerstreitenden Vorstellungen über das Klima der Glazialzeit für die Auffassung der Glazialrelikte entscheidend sind: während die klassische Theorie als Glazialrelikte die alpinen und arktischen Pflanzen im Alpenvorland und südlich der Arktis auffaßt, will Brockmann die Reste ozeanischer Arten als Glazialrelikte aufgefaßt wissen. Einer der klarsten Fälle eines allerdings nicht mehr lebenden, sondern postglazial ausgestorbenen Glazialrelikts des Alpenvorlandes ist Salix polaris, eine arktische Weide, die in 52 Lokalitäten der Dryastone gefunden wurde, darunter auch eine im Vorlande der Schweizeralpen, in denen sie gar nicht mehr vorkommt.

Auch die Beziehungen der Torfmoore zu den Glazialrelikten sind strittig. Die Moore mit ihrem kühleren Lokalklima sind bevorzugte Refugien für Glazialpflanzen, die hier oft als Relikte auftreten. Aber Früh und Verfasser haben gezeigt, daß es nicht angeht, wie oft geschieht, die gesamte Hochmoorflora als Glazialpflanzen resp. Relikte anzusprechen, da die Hochmoore Erzeugnisse der Waldregion sind und die Waldgrenze kaum überschreiten.

3. Xerotherme Relikte. Noch mehr umstritten sind die „xerothermen Relikte" (Steppenrelikte, pontische Relikte): zerstreute Kolonien trockenheitliebender Pflanzen von vorwiegend südosteuropäischer Hauptverbreitung, die als Beweise einer Periode kontinentaleren Klimas („Steppenperiode, aquilonare Periode, xerotherme Periode") angesprochen werden, welche diesen Pflanzen eine größere Ausbreitung ermöglichte. Die heutigen Lücken ihres Areals wären durch die letzte Eiszeit oder die Invasion des Waldes zustande gekommen.

Strittig ist zunächst die Zeit, in welche die Invasionen der Steppenpflanzen verlegt wird. Die letzte Interglazialzeit gilt für viele Forscher als wärmer und (durch den Löß bewiesen) als trockener: Engler verlegt (1906) die Einwanderung pontischer Pflanzen deshalb in diese Zeit; bei Beck (1906), dessen Studie über die Flora der letzten Interglazialzeit in den österreichischen Alpen besonders lehrreich ist, finden wir folgenden Gedankengang:

Die von den Geologen als der letzten Interglazialzeit angehörig betrachtete Höttingerbreccie[1]) enthält bei 1900 m ü. M. eine Waldflora von wärmerem Charakter als die heutige (zugleich regenreichere Sommer andeutend) (der illyrischen, d. h. ostsubmediterranen Flora analog).

Die Entstehung des interglazialen Lößes[2]) setzt ein Steppenklima voraus; wahrscheinlich bestanden Wald- und Steppenflora gleichzeitig.

[1]) Mit diesem Begriff der „Glazialmigranten" deckt sich fast völlig dasjenige, was Zschokke auf faunistischem Gebiet als „Glazialrelikte" bezeichnet, namentlich „die Ueberreste der eiszeitlichen Mischfauna, die im Gegensatz steht zu den Tierwellen, welche postglazial unter der Herrschaft eines milderen Klimas nach Europa hereinfluteten". Es ist das also dieselbe weiteste Fassung des Reliktbegriffes, wie sie bei Schulz und Blytt vorliegt.

[1]) d. h. von den Polyglazialisten! Die Monoglazialisten, so z. B. Lepsius, erklären auf Grund der Lagerungsverhältnisse die Höttingerbreccie, den „Kronzeugen der wärmeren Interglazialzeit" als Präglazial, als pliocän.

[2]) Brockmann und Wiegers betrachten den Löß als glazial, Ausblasung aus den Schottern der Gletscherströme, also nicht als Anzeichen eines trockenen Klimas!

Damals war aber die illyrische Flora vom Ostrand und Südrand aus weit in die Alpen vorgedrungen und umsäumte sie völlig.

Die Würmeiszeit zerstückelte diese Areale und vermischte die Reliktenstandorte mit alpinen Arten, so daß heute beide Elemente nebeneinander vorkommen.

Neben diesen Relikten der illyrischen Flora (die ihre Reliktennatur durch ihr gesamtes ökologisches Verhalten dokumentieren) außerhalb des Gebietes der Gletscherwirkung der letzten Eiszeit, die also als interglaziale Relikte aufgefaßt werden, finden sich aber auch solche an Standorten, welche in der letzten Eiszeit unter dem Eis lagen, z. B. Ostrya bei Innsbruck.

Diese fordern eine postglaziale Einwanderungsmöglichkeit; Beck nimmt also auch eine postglaziale xerotherme Periode an und verlegt sie in die „Interstadialzeit", eine postglaziale Rückzugsoszillation zwischen den Vorstößen des Gschnitz- und Daunstadiums mit wesentlich wärmerem und trockenerem Klima als heute (nach Angaben Brückners); die Zerstückelung dieser Areale würde durch das Vorrücken der Gletscher im Daunstadium erklärlich.

Auch die meisten übrigen Anhänger einer xerothermen Einwanderungszeit verlegen diese ins Postglazial (namentlich Briquet, Drude und Loew); sie stützen sich dabei namentlich auf die postglazialen Funde von Steppentieren in den Höhlenfunden und (Gradmann) auf die prähistorische Besiedelungsgeschichte, welche steppenartige Flächen als Siedelungsgelegenheiten verlangt. Für die pontischen Elemente Mitteleuropas hat schon Loew (1879) die älteren Urstromtäler vor dem zurückweichenden Inlandeis als Einwanderungswege nachgewiesen. Für die Randgebiete am nordischen Inlandeis weisen Nathorst, Weber, Vahl, Graebner u. a. auf die meterologischen Verhältnisse hin (Antizyklonenbildung mit trockenen Ost- und Nordostwinden), welche ein Steppenklima bedingten und auf dem Höhepunkt der Eiszeit eine Tundravegetation mit Lemmingen und Eisfüchsen, begünstigten, beim Rückzug des Eises die nachfolgende subarktische Steppe mit Steppentieren. Die Möglichkeit von Laubwäldern in der Nähe des Eisrandes erscheint ausgeschlossen, Föhren- und Fichtenwälder wären wohl möglich, die Dryastone aber enthalten keine Föhren- oder Fichtenreste, auch keinen Pollen. Erst später wanderten die Waldbäume ein, in der Reihenfolge Birke, Föhre, Eiche und Buche; am Ende der milden und feuchten Eichenzeit trat eine zweite trockene Periode ein (das Zurücktreten der Sphagneta in den Schichten der Torfmoore wird darauf zurückgeführt) und erst nachher wanderte die Buche ein, in einer feuchten Zeit (reichliche Sphagnetenbildung). Es liegen also nach Weber zwei trockene postglaziale Zeiten vor: eine spätglaziale, auf die Dryastundren folgende von echtem Steppencharakter und eine zwischen die Eichen- und Buchenzeit fallende von weniger ausgeprägtem Charakter. Keine von beiden will Weber für die pontischen Relikte verantwortlich machen, da die niederschlagreichen Perioden der Eichen- und der Buchenzeit mit ihrem starken Waldwuchs die pontischen Pflanzen vernichtet haben müßten. Er hält deshalb mit Engler die Einwanderung der pontischen Pflanzen für eine spätere. Also: zwei postglaziale Trockenperioden, aber keine als Erzeugerin xerothermer Relikte.

Wie sich das von den skandinavischen Forschern durch stärkere Verbreitung wärmeliebender Gewächse und Tiere und durch das seitherige Sinken der Waldgrenze nachgewiesene postglaziale Temperaturmaximum der Eichenzeit zu den xerothermen Perioden Mitteleuropas und der Alpen verhält, ist nicht nachgewiesen.

Es ist aber nicht nur die Einwanderungszeit, sondern überhaupt die Reliktnatur der pontischen Elemente strittig, und damit auch die Notwendigkeit der Annahme einer besonderen xerothermen Periode. Für die pontischen Arten der Nordostschweiz hat O. Nägeli durch den Nachweis der guten Erhaltung ihrer nach in „Nachschüben" auftretenden Arten abgestuften Einstrahlungswege und ihrer durchaus nicht reliktartigen Expansionsfähigkeit ihre Natur als noch in der Einwanderung begriffene Pflanzen wahrscheinlich gemacht. Brockmann-Jerosch und Krause weisen außerdem darauf hin, daß die schattende Buche diese Kolonien vernichtet haben müßte; es sei also die Einwanderung der pontischen Elemente auf die prähistorisch-historische Zeit zu setzen, wo sie durch den rodenden Einfluß des Menschen begünstigt wurde, und ähnlich äußert sich Engler, Graebner und Weber; für die Ostalpen vertritt Beck die Ansicht einer noch jetzt andauernden Einwanderung pontischer Elemente. Auch auf das Fehlen einer klimatischen höheren Waldgrenze in den Alpen, wie eine xerotherme Periode sie erzeugt hätte, wird hingewiesen. Die Zeugnisse der Moorablagerungen sind widersprechend: während in der Schweiz Neuweiler, Früh und Verfasser in den sukzessiven Torfschichten keine Anzeichen einer trockenen Periode fanden, hat Schreiber in den Vorarlberger und Salzburger Mooren überall (nicht nur lokal!) einen nach seiner Auffassung auf Klimawechsel deutenden Facieswechsel gefunden. Der analoge aus den Mooruntersuchungen von Weber erschlossene Klimawechsel in Norddeutschland hat (nach Weber, siehe oben) mit der Einwanderung pontischer Elemente nichts zu tun.

Die xerothermen Kolonien des Wallis stehen floristisch in viel näheren Beziehungen zum Aostatal als zum unteren Rhonetal. Briquet und Chodat nehmen deshalb eine Einwanderung über die hohen Pässe der penninischen Alpen an: ersterer sieht darin einen Beweis für die xerotherme Periode, letzterer meint ohne dieselbe auskommen zu können.

Auch die Deutungen des Löß und der Steppentiere sind außerordentlich schwankend.

Einer der bestuntersuchten Fälle von Relikten einer wärmeren Periode sind die Reliktstandorte der Hasel in Schweden nördlich ihres jetzigen Verbreitungsbereiches, die auch durch fossile Vorkommnisse bestätigt werden, als Anzeichen einer postglazialen (vor ca. 8 bis 10000 Jahren ihr Wärmemaximum erreichenden) wärmeren Zeit als gegenwärtig (die auch durch ein Sinken der Waldgrenze, durch marine Fossilien u. a. bewiesen wird). Damit im Zusammenhang steht die Ueberwanderung jetzt für die betreffenden Pflanzen geschlossener Pässe von Norwegen nach Schweden; nach Anderssons Berechnungen waren diese Pässe damals um 300 m „biologisch"

niederer, ähnlich wie es Briquet für die walliser Pässe in der xerothermen Periode annimmt.

4. Interglazialrelikte. Als interglaziale Relikte werden Reliktstandorte bezeichnet, die unter den klimatischen Bedingungen der letzten Interglazialzeit besiedelt worden sind und die so gelegen sein müssen, daß die letzte Eiszeit sie nicht vernichten konnte. Drude faßt den Standort von Hymenophyllum tunbridgense in der sächsischen Schweiz als seit der Interglazialzeit kontinuierlich besiedelt auf. Beck bezeichnet 1906 die zerstückelten Areale seiner „Karstflora", eines an die mediterrane Flora anschließenden „submediterranen" Elementes in den Südalpen, den Alpen und im Inneren der Alpen (z. B. Ostrya carpinifolia im Isonzotal, bei Raibl, Tarsis und anderen Stellen in Kärnthen) als interglaziale Relikte. Da nach Penck in der letzten Interglazialzeit die Schneegrenze 300 bis 400 m höher lag als jetzt, konnten diese südlichen Gewächse die für sie heute unüberwindlichen Pässe der südlichen Kalkalpen überschreiten. Die vorrückenden Gletscher der letzten Eiszeit zerstückelten dann ihre Areale.

2. Die Phylogenie der systematischen Sippe. 2a) Die Bedeutung systematischer Monographien. Wir haben gesehen, in welcher Weise das gegenwärtige Areal einer systematischen Sippe zu Schlüssen auf ihre Geschichte benutzt werden kann. Aus der Disjunktion schließen wir auf ehemalige Wanderungsmöglichkeiten. Aber über die ursprüngliche Heimat einer Sippe, über die Richtung der Wanderungswege, über das Entstehungszentrum können wir erst urteilen, wenn wir die Phylogenie der Sippe, z. B. einer Gattung, kennen, wenn wir wissen, welches ihre primitivsten Formen sind, welches abgeleitete Formen sind. Bloße Statistiken, „kahle" Zahlen, sagen darüber nichts aus, wir müssen wägen, nicht bloß zählen. So erfordert die Epiontologie als sicherste Grundlage die allseitige Monographie von Verwandtschaftskreisen; erst wenn wir auf Grund morphologischer Vergleiche einen Einblick in den Verwandtschaftsgrad und die Organisationshöhe der Untersippen erhalten haben, können wir Ausgangspunkt und Wanderungen der höheren Sippen beurteilen.

2b) Entstehung neuer Formen. Folgende deszendenztheoretische Grundlagen sind für die epiontologische Spekulation von großer Bedeutung:

Die jetzt lebenden Arten sind älter als der jetzige Zustand der Dinge.

Neue Formen entstehen auf verschiedenen Wegen; die Verschiebung der genotypischen Grundlage kann durch spontane oder induzierte Mutation, durch Kombination oder durch Erblichwerden exogener Einflüsse zustande kommen. Die neuere Erblichkeitslehre bestreitet allerdings diese „lamarckistische" Auffassung; de Vries betrachtet z. B. die Steppenpflanzen als reines Produkt der Auslese und ist der Meinung, die Anlagen von Pflanzen seien stets das Gegebene, die Verbreitung das Sekundäre. Fälle, wie sie uns Diels aus Westaustralien kennen lehrt, wo die fein abgestufte Epharmose (Anpassung) zahlloser Endemismen den ebenso fein abgestuften Aenderungen des Klimas parallel geht, sprechen für die Lamarcksche Auffassung. Ebenso die von Wettstein und seinen Schülern so vielfach nachgewiesene geographische Ausschließung nahe verwandter, durch Epharmose verschiedener Kleinspecies.

2c) Mono- oder polytope Entstehung. Eine Kardinalfrage der Epiontologie ist die nach der mono- oder polytopen Entstehung der Art. Unter monotoper Entstehung versteht man die Anschauung, daß eine Art nur von einem einzigen Entstehungszentrum ausgeht und sich von da aus allseitig verbreitet. Alle gegenwärtig besiedelten Punkte ihres Areals, mögen sie noch so weit auseinander liegen, müssen nach dieser Anschauung durch Wanderung in der Weise untereinander zusammenhängen, daß Keime (Samen, Bulbillen) der jetzt lebenden Art von einer zur anderen gelangt sind. „Genetischer Zusammenhang bedingt räumlichen Zusammenhang". Das ist das offizielle, klassische Dogma der Epiontologie, auf dem in letzter Linie alle ihre Spekulationen über ehemalige Landverbindungen und Wanderungswege der Arten aufgebaut sind.

Demgegenüber nimmt die Hypothese polytoper Entstehung an, daß aus einer weit verbreiteten Stammform an zwei weit auseinander liegenden Punkten ihres Areals durch den Einfluß analoger Bedingungen dieselbe abgeleitete Art entstehen könne. Es braucht also kein Transport zwischen zwei weit entfernten Arealen dieser neuen Species angenommen zu werden; disjunkte Areale verlangen also in diesem Falle keine Wanderungsmöglichkeit für die so entstandene Art.

Polytopie darf nicht mit Polyphylie verwechselt werden. Unter Polytopie versteht man die räumlich getrennte Entstehung einer und derselben systematischen Sippe aus einer und derselben Stammform.

Unter Polyphylie versteht man die Entstehung derselben im System als einheitlich betrachteten Sippe aus verschiedenen Stammformen.

Unter Konvergenz versteht man eine epharmonische Aehnlichkeit durch Anpassung an ähnliche Lebensbedingungen. Sie kann, wenn sie in nahe verwandten Kreisen auftritt, zu systematisch ununterscheidbaren Formen führen: das ist Polyphylie, die zum gleichen Resultat führt wie Polytopie, zu einer disjunkten Art nämlich, so findet z. B. Diels die Exemplare der Dro-

sera brevifolia Pursh in Brasilien und in Florida vollkommen ununterscheidbar und führt diese Identität auf Konvergenzerscheinungen zurück.

Die Ansicht von der mehrfachen Entstehung derselben Art an getrennten Orten ist sehr alt: Schon unter der Herrschaft der Kreationstheorie ist sie von Gmelin (1752) Murray (1789), Schouw (1816), von Agassiz (1850) ausgesprochen worden. Alphonse De Candolle diskutiert sie 1855 sehr einläßlich und erklärt sie zuerst für die wahrscheinlichste für extrem disjunkte Areale, wie z. B. Saururus cernuus L. (China, Nordamerika) und Phryma leptostachya (Nepal und Japan, Amur, Nordamerika) u. a.

Für polytope Entstehung sprechen sich Wetterhan (1872), Bonnier (1880), Saporta und Marion (1881), Falsan, Nägeli und Peter aus; Drude gibt die Möglichkeit polytoper Entstehung höherer Sippen: Ordnungen, Familien, Unterfamilien zu, hält die Gattungen und die Art für monophyletisch und monotop, ebenso die gut charakteristierten Abarten, nur leichte Abänderungen dagegen für polytop. Auch Hackel (1882) kommt auf Grund seiner monographischen Studien in der Gattung Festuca zum Resultat, daß nur Subvarietäten und zum Teil auch noch Varietäten sich unabhängig an verschiedenen Orten aus derselben Grundform bilden können, daß es aber für Subspecies und Species „im höchsten Grade unwahrscheinlich" sei.

Am energischsten hat Briquet (1890, 1901, 1905) die Möglichkeit des polytopen Ursprungs verfochten. Von der von niemand angezweifelten Möglichkeit der polytopen Entstehung kleiner homogener oder vikarisierender Abänderungen ausgehend, betont er die Natur der Varietäten als werdender Arten; was man für die einen zugibt, muß man auch für die anderen für möglich halten. Er verlangt also, „daß man in jedem einzelnen Fall untersuche, welche der beiden Alternativen (monotope Entstehung und Wanderung, oder polytope Entstehung) die wahrscheinlichere ist; beim gegenwärtigen Stand der Wissenschaft kommt man aber über Wahrscheinlichkeiten nicht hinaus."

Briquet wendet die Theorie auf die Alpenflora Korsikas an; er konstatiert in derselben 53 Arten gemeinsam mit den Alpen; er geht von der Anschauung aus, daß die Wanderung der Pflanzen nur in kleinen Schritten erfolge; da eine eiszeitliche Verbindung mit Korsika nicht nachgewiesen ist, hält er die gesonderte Entstehung dieser 53 Arten auf den korsischen Bergen aus Mutterarten der Ebene, die über die frühere Landverbindung eingewandert waren (die schon Engler in Betracht gezogen hatte) für die wahrscheinlichste.

Nun haben sich seither, wie oben auseinandergesetzt, besonders unter dem Einflusse einer Arbeit von Vogler, die Ansichten über die Wirksamkeit des Windes für die Samenverbreitung wesentlich geändert; wenn der Wind Salzkristalle von 0,7 g Gewicht 200 km weit transportieren kann, so kann er auch alle Samen der in Betracht kommenden Pflanzen über die 300 bis 800 km von den Westalpen oder vom Apennin bis nach Korsika bringen. Engler stand 1879 ebenfalls noch unter dem Banne der Kernerschen Arbeit über die Unwirksamkeit des Windes, darum zieht er nur die sehr unwahrscheinliche Hilfe der Vögel herbei.

Aber selbst unter der Annahme, daß sich die Alpenformen Korsikas dort als Parallelformen zu denjenigen der Alpen aus derselben Stammart entwickelt haben, brauchen wir doch eine Wanderungsmöglichkeit für eine Stammform! Und Engler und Briquet erblicken diese in der tertiären Landverbindung. Solms-Laubach hat also vollkommen Recht, wenn er sagt, daß die Annahme der Polytopie z. B. bei Trisetum subspicatum (boreale Hemisphären, Magellansländer, Neuseeland) die Frage einfach telle quelle nach rückwärts in die uns unbekannte Vergangenheit verlegt.

Auch Engler, der 1879 für einzelne Fälle (Gregoria vitaliana, Alpenflora von Korsika) die Polytopie, wenn auch mit Widerstreben, nicht ausschließt, betont neuerdings (1905) die Notwendigkeit, daß irgendwo in der Antezedenz der fraglichen disjunkten Form einmal eine räumliche Verbindung bestanden habe.

„Mag also auch der Eine für zwei verwandte Formen den hypothetischen Ausgang von einem gemeinsamen Ursprung mehr zurückversetzen, als der andere, so bleibt dabei doch immer die Annahme bestehen, daß die Ursprungsformen sich einmal unter wesentlich gleichen Bedingungen befunden haben. Damit ist gesagt, daß man für Pflanzen engerer Verwandtschaft immer ein Areal anzunehmen hat, auf welchem die Verbreitung der Samen zur Ursprungszeit möglich war, also entweder einen Kontinent oder Inseln, zwischen denen Meeresströmungen, Wind oder Flugtiere den Transport der Samen vermittelten."

Wir kommen also zum Schluß: Polytope Entstehung ist bei Sippen jeglichen Ranges möglich, enthebt aber nicht der Notwendigkeit, für die Stammformen disjunkter Arten nach der räumlichen Verbindung zu suchen. Es wird also durch den Nachweis polytoper Entstehung keineswegs der Epiontologie der „Ast abgesägt, auf dem sie sitzt".

Andererseits gewinnt durch die moderne Erblichkeitslehre, die uns mannigfache, von exogenen Faktoren mehr oder weniger unabhängige Entstehungsmöglichkeiten neuer Formen kennen gelehrt hat: durch Mutation und durch Kombination, die Frage in der Tat ein dem Polytopismus günstigeres Gewicht. Schon Briquet hat auf die von de Vries konstatierten Fälle polytoper, wiederholt entstandener Mutationen hingewiesen; daß identische erbliche Kombinationen polytop entstehen können, erscheint sehr wahrscheinlich. In neueren Monographien mehren sich die Fälle, für welche Polytopie wahrscheinlich gemacht wird (Diels für Drosera, Schulz für Cardamine, Becker für Viola). Andererseits gewinnt die Annahme genetischen Zusammenhangs weit entfernter Areale einer Art durch die von den Erblichkeits-

forschern (Transeau, Shull, Jaccard) geltend gemachte Möglichkeit der Uebertragung bloß durch Pollen eine wichtige Stütze.

Auf die Praxis der Epiontologie hat die Polytopie bisher wenig Einfluß ausgeübt. Bei den Zoologen spielt sie gar keine Rolle; Otto Stoll schreibt mir darüber freundlichst folgendes: „Es ist mir nicht bekannt, daß von irgend jemandem auf zoologischem Gebiet die Ansicht einer ‚Polytopie‘ zoologischer ‚Arten‘ aufgestellt und verteidigt worden wäre, seitdem in den ersten Dezennien des vorigen Jahrhunderts der speziell für den Menschen tobende Streit der ‚Polygenisten‘ und ‚Monogenisten‘ zur Ruhe gelangt war.“

Methodologisch scheint mir der von Briquet selbst gegebene Rat das Richtige zu treffen, nur auf Grund eingehender monographisch-systematischer Studien ein Urteil von Fall zu Fall zu versuchen, keinenfalls aber die Polytopie in Bausch und Bogen für schwierig zu erklärende Fälle von Disjunktion zu Hilfe zu nehmen.

2d) Alter der Sippen. *α*) Absolutes Alter. *αα*) Durch Fossilfunde bestimmt. Entscheidend für die Wirkung früherer Zustände auf die jetzige Verbreitung ist die zuerst von Lyell betonte Tatsache, daß die jetzigen Arten in vielen Fällen älter sind als der jetzige Zustand der Dinge.

Ueber das absolute Alter der Sippen werden wir direkt durch die fossilen Reste und indirekt durch den Vergleich des Verbreitungstypus mit den zeitlich viel besser fixierten Verbreitungstypen der Tiere aufgeklärt. Dafür einige Beispiele:

Langlebige Sippen: Zu den ältesten Arten unserer heutigen Gefäßpflanzen gehören: Ginkgo biloba (Eocen), Populus euphratica, beginnt im Miocen und hat in der nahe verwandten Populus primaeva der Kreide eines der alterältesten bekannten Laubhölzer zum Vorläufer; Taxodium distichum, Sequoia gigantea, S. sempervirens, Glyptostrobus heterophyllus, Liriodendron tulipifera, Liquidambar orientale (als europaea im Miocen), Corylus avellana (Miocen) sind ebenfalls in identischer oder kaum unterscheidbarer Form im Tertiär vertreten; auch die Farnkräuter Onoclea sensibilis, Woodwardia radicans und Pteris creticia sind solche Typen tertiären Alters. Zu den ältesten Gattungen gehört u. a. Gingko, zuerst im Jura, vielleicht schon im Perm auftretend, ferner Araucaria (Jura), Sequoia (unterste Kreide), Callitris (obere Kreide), Thyrsopterris (Jura), Sassafras (Gault, zu den ältesten Dicotylen gehörig) Liriodendron (obere Kreide), Populus (Gault), Artocarpus (ein Brotfruchtbaum aus der Kreide Grönlands), Eucalyptus (mit Blüte in der oberen Kreide Grönlands). In Miocän sind die meisten Gattungen identisch mit jetztlebenden.

Das alles zeigt das hohe Alter der gegenwärtigen Gefäßpflanzenflora: Engler hat wohl recht, wenn er sagt, daß „sehr frühzeitig, schon vor der Tertiärperiode, die Hauptstämme der zahlreichen Pflanzenfamilien existierten“. Wenn wir bedenken, daß im Gault (Kreide), der ältesten Schicht, in welcher bis jetzt Angiospermen nachgewiesen sind, schon eine ganze Reihe sehr differenter Typen auftreten (in der v. Berry neuerdings wieder revidierten „Patapsco“flora Nordamerikas), daß durch die Entdeckung der Organisation der Bennettitales und der Pteridospermen die ganze „Uhr der Entwickelung“ erheblich zurückgestellt wurde (vgl. den Artikel „Paläobotanik“) so unterliegt es keinem Zweifel, daß schon im Mesozoikum die Grundlagen der heutigen Pflanzenverbreitung gelegt wurden und daher schon die Geographie jener Zeiten in heutigen Daten sich widerspiegeln kann. So erscheint das Verfahren Englers, seine Geschichte der afrikanischen Flora mit dem großen Südkontinent der Kreidezeit zu beginnen und auf diesem die pantropischen Arten ihre Verbreitung gewinnen zu lassen, durchaus gerechtfertigt.

Obige Liste zeigt auch, daß die an anderer Stelle dieses Buches (Bd. VII, S. 461) ausgesprochene Regel, daß im allgemeinen ein Typus, je älter er ist, gegenwärtig desto ausschließlicher den Tropen angehöre, doch zahlreiche Ausnahmen zeigt: Gingko, aus dem Perm stammend, hat überhaupt keine tropischen Vertreter, ebene Sequoia und die meisten der ältesten Dicotyledonen.

ββ) Indirekte Altersbestimmung. Indirekt kann aus verschiedenem Wege auf das Alter einer Sippe geschlossen werden:

Systematische Isolierung. Fehlen der Zwischenglieder durch Aussterben deutet auf um so höheres Alter, je höher die so isolierte Sippe ist („Restanztypen“, siehe oben). Neben der absoluten systematischen Isolierung gibt es aber auch eine relative, nur in einem bestimmten Gebiet zutreffend: Paris quadrifolia ist in Mitteleuropa systematisch vollkommen isoliert, in Asien aber treten zahlreiche Verwandte auf.

Zusammenhängende Formenschwärme mit gleitenden Reihen von Zwischengliedern werden im allgemeinen als junge Sippen charakterisierend aufgefaßt. Aber das trifft nicht immer zu; eine reiche polymorphe Entfaltung mit zahlreichen, räumlich lokalisierten Endemismen in epharmonischen Parallelreihen, in engem Anschluß an fein abgestufte Klima-, namentlich Feuchtigkeitsdifferenzen deutet auf eine lange ungestörte Entwickelung: solche Verhältnisse liegen am Cap und in Westaustralien vor, beides Gebiete von unerhörtem floristischen Reichtum, der uns durch die prächtigen Arbeiten von Marloth und Diels verständlich gemacht wurde. Für beide Länder ist die Verbindung eines konservativen Endemismus (Cephalotus, Kingia, Franklandia für Westaustralien) mit

einem ungeheuer fruchtbaren progressiven Endemismus bezeichnend.

Weitgehende ökologische Anpassung: Die saprophytischen Triuridaceen sind in tropisch Asien, den Seychellen, im tropischen Amerika und neuerdings auch im tropischen Westafrika nachgewiesen. An diese Entdeckung knüpft Engler folgende Erwägung. „Dann ist zu bedenken, daß diese Saprophyten, wie alle Heterobionten, lange Zeiträume brauchen, bis sie aus dem Autobiontenstadium in die Abhängigkeit von anderen Pflanzen gerieten. Das Geschlecht muß also ein sehr altes sein, und in die Zeiten zurückreichen, als die Entwicklung von Regenwäldern auf den Kontinenten ausgedehnter und zusammenhängender war, also über die Tertiärperiode hinaus. So spricht hier disjunktes Areal bei geringer Migrationsfähigkeit, und hohe systematische und ökologische Spezialisierung für hohes Alter. Die Verbreitung dieser Saprophyten und Parasiten fällt noch ganz anders ins Gewicht für die Pflanzen- und Erdgeschichte, als die der zahlreichen autotrophen Gattungen, welche Westafrika mit dem tropischen Amerika gemein hat. — Sie haben eine ebenso große Bedeutung als die Tatsache, daß Diplodocusähnliche Saurier jetzt auch fossil in Ostafrika gefunden wurden."

Weite und disjunkte Verbreitung: Diese ist nur unter folgenden Bedingungen als Zeichen hohen Alters zu betrachten:

Wenn nicht eine starke Migrationsfähigkeit diese weite Verbreitung erklärt, wie u. a. bei den litoralen Pantropisten.

Wenn eine Parallelentwickelung durch starke systematische oder ökologische Differenzierung ausgeschlossen ist (siehe oben).

Analogie mit Tierverbreitung: Durch Benutzung der durch die Tierverbreitung zeitlich fixierten Wanderungsmöglichkeiten und Landbrücken kann das absolute Alter analog verbreiteter Pflanzensippen festgestellt werden. „Der geographischen Verbreitung nach, sagt Koehne, braucht das Alter der Lythraceen über das Alter der Säugetiere nicht hinauszugehen (also Trias). Denn die Verwandtschaft der brasilianischen Lythraceengattung Diplusodon mit der tropisch-altweltlichen Pemphis könnte man z. B. als ein Seitenstück zu dem Vorkommen von Tapiren in Südamerika und im malayischen Archipel betrachten."

β) Das relative Alter der Sippen. Zur Altersbestimmung einer Sippe ist in erster Linie der morphologische Vergleich maßgebend; die geographische Verbreitung ist nicht entscheidend. Organisationshöhe und Ausbreitungsfähigkeit sind unabhängig voneinander: uralte Formen von primitivster Organisation können sehr weit verbreitet sein: so die Bakterien, die Tange, die Farne, die in keiner Weise eine Senilität zeigen, sogar so alte Gruppen nicht, wie die Marattiaceen. Andererseits gibt es alte systematisch völlig isolierte Formen von engster Verbreitung (Gingko, Welwitschia). Wenn De Candolle zum Schlusse kommt, daß die Gramineen und Cyperaceen als „primitive" Formen ihrem hohen Alter ihre oft sehr weite Verbreitung verdanken, so ist dem entgegenzuhalten, daß auch junge Formen durch große Migrationsfähigkeit weite Verbreitung erhalten können; das schlagendste Beispiel dafür ist der Mensch.

Sippen höheren Grades sind selbstverständlich älter als solche geringeren Grades: die Gattung ist älter als die Art usw.

2e) Das Alter der heutigen Verbreitung. Das „Märchen", daß im Mesozoikum und Känozoikum eine ganz diffuse Verteilung der Pflanzen über die ganze Erde geherrscht habe (namentlich von Ettinghausen vertreten), gilt heute für definitiv überwunden.[1]) Schon im Karbon finden sich Anzeichen verschiedener Floren, trotz des gleichmäßigen Klimas, noch stärker in der Trias, während im mittleren Jura eine auffallende Gleichmäßigkeit herrschte; im oberen Jura beginnt eine Ausbildung von Klimazonen, durch die Jahrringbildung der Bäume besonders in hohen Breiten nachgewiesen, die sich in der unteren Kreide noch verschärft, wo schon eine deutliche „boreale Provinz" sich zeigt (vgl. die Artikel „Paläobotanik" und „Paläoklimatologie"). Im Tertiär haben wir allerdings merkwürdige Verschiebungen: die Proteaceenreste Europas („Neuholland in Europa" Ettinghausens) wurden zwar von der kritischen Strömung der neuern Phytopaläontologie fast allgemein zurückgewiesen (s. Bd. VIII, S. 452), aber wir haben als Verbreitungsanomalien doch das durch Blüten absolut sichergestellte Vorkommen von Eucalyptus, einer jetzt durchaus australen Gattung in der Kreide Grönlands (Heer) und als Gegenstück das Vorkommen von Quercus im südamerikanischen Tertiär, wo die Gattung jetzt fehlt. Aber solche Sprünge haben wir in der heutigen Flora auch (Fagus boreal, Nothofagus austral, usw.), ohne daß dadurch das Gesamtbild der Ausgliederung differenter Floren aufgehoben würde.

Die heutige Verbreitung der Sippen besitzt ein sehr verschiedenes Alter: Allgemein wird zugegeben, daß die Tropenflora autochthon ist, daß in ihrem Gebiet die längste ungestörte Entwickelung stattfand. Das wird durch die Fortdauer alter Typen bewiesen, z. B. der Farne. „Das Sammelgebiet der tertiären Farntypen ist die tropische Waldflora der alten und neuen Welt", sagt Christ, „hier haben sich die tertiären und noch ältere Typen erhalten, wenn auch im Lauf der Zeiten vielfach abgeändert. Stellen, wo sich Archäotypen zusammenfinden, sind der Mount Ophir und die Carimons in Malakka und Stellen in Borneo, wo Matonia und

[1]) Ueber die angebliche „Universalfauna' des Unterkarbon siehe dieses Werk Bd. VII, S. 465.

Dipteris bestandbildend auftreten, oder Südchina, wo Archangiopteris und Neocheiropteris im gleichen Gebiet (Yünnan) sich finden."

Doch ist die Konservierung alter Typen kein Privileg der Tropen: ich erinnere an Gingko in China, an Welwitschia in Südafrika, an Populus euphratica im Orient usw. Die Spärlichkeit pflanzlicher Fossilien aus den Tropen bedingt freilich eine sehr geringe Kenntnis über das Alter der dortigen Typen, das wir vielfach nur aus ihrer Verbreitung erschließen können.

Ganz anders als in der Tropenzone liegen die Dinge in extratropischen Gebieten, insbesondere auf der nördlichen Hemisphäre, wo die Flora durch mannigfaltige Ereignisse geophysikalischer Natur hin- und hergejagt wurde, und wo die ehemalige fossil nachgewiesene Verbreitung mit der heutigen in den meisten Fällen nicht übereinstimmt. Der europäische Tertiärwald zeigte eine bunte Mischung der verschiedensten Elemente. Die jetzt nordamerikanischen Gattungen Sequoia, Carya, Nyssa, Taxodium, die japanisch-chinesischen Gattungen Glyptostrobus und Gingko, die kalifornisch-chinesische Libocedrus, die afrikanische Widdringtonia, die sundanesische Engelhardtia, die australische Eucalyptus waren alle zur Tertiärzeit auch in Europa zum Teil weit verbreitet, bis in arktische Gegenden. In der borealen Hemisphäre hat die Eiszeit in Europa eine große Zahl dieser thermophilen Typen vernichtet, die anderwärts erhalten blieben, und andererseits den „Glazialpflanzen" zu weiterer Verbreitung verholfen. Die bessere Erhaltung dieser Genera in Ostasien und Nordamerika, die Vernichtung in Europa, hängt nach allgemeiner Annahme mit der Richtung der Gebirge zusammen: dort vorwiegend Nordsüdrichtung und daher kein Versperren der Rückzugslinie, was in Europa dagegen der Fall war.

Die „Glazialpflanzen" Englers („Glazialmigranten" s. oben), bestehend aus anspruchslosen, insbesondere durch Frühblühen an kurze Vegetationszeit angepaßten Mikrothermen und aus Hekistothermen des Nordens und der Gebirge, zeigen eine weite und oft disjunkte Verbreitung („zerrissene" Areale mit „glazialer Ausdehnung"). Daß gerade solche „abgehärteten Elemente" besonders deutlich die Spuren eiszeitlicher „Verschiebung der Vegetationslinien und Vegetationsgrenzen" aufweisen, spricht für eine Begünstigung speziell ihrer Wanderungsmöglichkeiten und also für alpin-arktisches Klima, nicht ozeanisches Klima der Eiszeit. Es ist bis jetzt wenigstens nicht der Versuch gemacht worden, für Pflanzen ozeanischen Klimas ähnliche Schicksale, ähnliche Disjunktionen systematisch nachzuweisen.

Die ökologische Natur der eiszeitlichen Wanderungsbedingungen im Sinne einer Ausdehnung oligothermer (arktisch-alpiner) Gebiete läßt uns auch die Rolle der Gebirge als Florenrefugien verstehen; und damit die Tatsache, daß unter den Oreophyten sich die ältesten Bestandteile unserer Flora finden. Zweifellos trugen die tertiären Gebirge schon ihre Oreophytenflora, aus den thermophilen Typen der Ebene abgeleitet. Die Ausdehnung der Nivalregion nach unten zur Eiszeit verschob nur deren Wohnsitz nach unten, aber vernichtete sie nicht; die abgehärtetsten konnten selbst in der eiszeitlichen Nivalregion die Glazialzeit überdauern, die anderen wanderten nachher wieder wenigstens in die alpine Stufe ein, und so enthalten die borealen Oreophytenfloren zum Teil die ältesten, präglazialen Bestandteile der Floren. Da die thermophilen tertiären Mutterarten wenigstens in Europa vielfach völlig vernichtet wurden, so bietet die Hochgebirgsflora einen besonderen Reichtum an „Tertiärrelikten", die in unserer Flora ganz isoliert dastehen (s. oben). Die Gebirgsfloren haben wohl zu allen Zeiten in der Geschichte der Pflanzenwelt eine wichtige Rolle gespielt: einmal als Entstehungszentren neuer Formen, die bei späterer Abkühlung die Ebenen bereicherten: leitet doch Nathorst einen guten Teil der arktischen Flora von den arktischen und borealen Gebirgen her. Es ist freilich eine durch keine Tatsachen gestützte Uebertreibung dieser Rolle, wenn Ball die Gebirge überhaupt als die Entstehungszentren unserer jetzigen Flora schon in der Karbonperiode auffaßt. Wohl aber spielten sie in glazialen Zeiten die Rolle der Florenrefugien.

Oekologische Harmonie und Alter des Areals. Eine Sippe befindet sich in ökologischer Harmonie mit ihrer Umgebung, wenn sie normal fruktifiziert, wenn sie an die vegetativen Bedingungen und an die Insekten des Gebietes eine normale Anpassung zeigt, wenn sie infolgedessen ausbreitungsfähig ist, und wenn sie als Bestandteil einer stabilen geschlossenen Formation auftritt. Alles das läßt auf ein hohes Alter des betreffenden Areals schließen. Oekologische Disharmonie kann sehr verschiedene Gründe haben und bald hohes, bald junges Alter des betreffenden Areals anzeigen, aber auch Klimaänderungen: Mangelhafte Ausbreitungsfähigkeit, schlechtes Fruktifizieren ohne kompensierende vegetative Verbreitung kann eine einer alternden Sippe innewohnende Eigenschaft sein und läßt nicht notwendigerweise einen Schluß auf das Alter des Areals zu; es kann aber auch einer Klimaverschlechterung zugeschrieben

werden[1]), wenn es allgemein ist; so haben Nathorst, Andersson, und Hesselmann nachgewiesen, daß etwa 30% der Spitzbergerflora nicht imstande sind, Früchte zu erzeugen; sie schließen daraus und aus anderen Tatsachen, daß zur Einwanderungszeit dieser Flora das Klima wärmer gewesen sein muß. Ferner kann schlechtes Fruktifizieren, wenn es bei isoliert auftretenden Pflanzen vorkommt, für deren Reliktnatur sprechen (s. oben). Nicht kongruierende Anpassung an Insektenwelt und Standort spricht für relativ junges Alter: aus dem Umstand, daß arktische Pedicularisarten eine komplizierte Bestäubungseinrichtung zeigen, die aber aus Mangel an Insekten nutzlos ist, zieht Diels contra Prain den Schluß, daß die Urheimat dieser Pedicularis nicht die Arktis sein kann; ob freilich nicht früher die betreffenden Insekten in der Arktis vorhanden waren und durch Klimaverschlechterung ausstarben, ist nicht ohne weiteres erwiesen.

2f) Heimat, Entstehungszentrum und Massenzentrum. Noch schwieriger als die Ermittelung des Zustandekommens eines Sippenareals ist die Frage nach dem Ausgangsort, nach der Heimat, zu lösen. Hier gelten folgende Erfahrungen:

1. Der Ausgangspunkt kann außerhalb der jetzigen Heimat liegen: Beispiel: zahlreiche arktotertiäre Gattungen mit arktischen Entstehungszentren.

2. Das Massenzentrum braucht nicht mit dem Entwickelungszentrum zusammenzufallen; es kann eine Sippe sekundäre Entwickelungszentren erzeugen: so hat die uralte Gattung Gentiana nach Kusnezow vier sekundäre Entwickelungszentren: in Europa und Westasien, in Ostasien, im pazifischen Nordamerika und im atlantischen Nordamerika. Wo freilich ihr Ausgangspunkt liegt, ist dunkel. — Namentlich auf Inseln erlangen manche Gattungen eine reiche Entwickelung endemischer Arten, ohne daß deshalb die Gattung dort zu Hause wäre: so die Sempervivenauf den Kanaren, die Veronicaarten auf Neuseeland.

3. Die Heimat wird bei weit verbreiteten Sippen am wahrscheinlichsten dort gesucht:

a) wo die primitivsten Formen der Sippe sich finden (lebend oder fossil).

b) wo sonst getrennte Formen durch Uebergänge verbunden sind,

c) wo die Sippe am polymorphsten auftritt.

So hat Diels kontra Prain für Pedicularis wahrscheinlich zu machen gewußt, daß sie nicht vom hohen Norden ausging, wo die primitive Sektion der Anodontae nicht vertreten ist, sondern vom östlichen Asien, wo die altertümlichen und verbindenden Formen zahlreich sind. Die neuen Ergebnisse der botanischen Durchforschung des zentralen Asiens, namentlich Osttibets, West- und Zentralchinas, und eine Reihe von Monographien borealer Familien haben dieses Gebiet als einen Entwickelungsherd ersten Ranges für die eurasiatische Flora erwiesen. Diels nennt speziell Osttibet „ein in seiner Fernwirkung vielleicht unerreichtes Florengebiet der Erde". Als Entstehungszentrum ist es einmal dadurch charakterisiert ist, daß hier das boreale Element unstreitig den Höhepunkt seiner Entwickelung erreicht. „Tofieldia ist auf dem Gipfel ihrer Entfaltung"; Paris hat „im inneren China eine Formenmenge, die jeder Beschreibung spottet". Und andererseits konvergieren hier morphologisch und geographisch manche sonst getrennte Gattungen, so Primula und Androsace; der Ausgangspunkt der Gattung Primula, die Sektion der Sinenes berührt sich dort mit der Sektion Pseudoprimula der Gattung Androsace. So gibt sich dreifach das Gebiet als Entstehungszentrum kund: durch reiche Entfaltung, primitive Formen und Verbindungsglieder.

II. Verbreitungsgeschichte ökologischer Gruppen (Lebensformen).

Die ökologische Betrachtungsweise der Pflanzenwelt faßt „Anpassungseinheiten" systematischer Sippen als „Lebensformen" zusammen, die analogen Lebensbedingungen sich angepaßt haben. Die geographische Verbreitung dieser Einheiten fällt zusammen mit der Verbreitung des Bedingungskomplexes, dem sie entsprechen: das Areal der Xerophyten entspricht grosso modo dem der ariden Gebiete, das der Hydromegathermen dem tropischen Regenwald usw. Die Wandlungen der ökologischen Bedingungen im Verlauf der Florengeschichte drücken sich durch die wechselnde Verbreitung der Lebensformen aus.

Dafür nur ein Beispiel, das der „physiologischen" Gruppen De Candolles. A. De Candolle hat 1874 die Pflanzen eingeteilt in „physiologische Gruppen, welche auf die frühere und jetzige Verbreitung der Gewächse anwendbar sind". Er ging von der Tatsache aus, daß die heutigen Floren denen der Vorwelt nicht entsprechen: die heutige Mediterranflora erstreckte sich im Pliocän bis Paris, die heutige Alpenflora herrschte zur Eiszeit in der Ebene usf. Er suchte also nach Gruppen, welche auch für die Vorzeit brauchbar sind und fand solche in klimatologischen Gruppen, auf Feuchtigkeits- und Wärmebedürfnissen basiert: Hydromegathermen, Mesothermen, Xerophyten, Mikrothermen und Hekistothermen: (Erklärung s. im vorhergehenden Artikel „Florenreiche", S. 780). Er bestimmte nun den Charakter der fossilen Floren der nördlichen Hemisphäre nach den Analogien ihrer Konstituenten mit rezenten Be-

[1]) Umgekehrt hat Sernander die Abnahme der Verbreitungsfähigkeit nordischer Pseudorelikte in Schweden als Anzeichen einer Klimaverbesserung aufgefaßt. Die Tatsache wird aber von Andersson bestritten.

standteilen dieser Gruppen; er fand z. B. im Eocän von Sheppey bei London eine megatherme Flora, in der miocenen Flora Spitzbergens ein Gemisch von Mesothermen und Mikrothermen, in den Dryastonen eine hekistotherme Flora usw. So konstruiert er auf einer Tafel die Geschichte seiner Gruppen auf der nördlichen Hemisphäre seit Beginn der Tertiärperiode. Es zeigt sich daß jede der Gruppen im Norden beginnt und sukzessive, mit steigender Abkühlung, nach Süden wandert, bis sie ihre jetzigen Grenzen erreicht hat. Nur für die Xerophyten sind keine fossilen Daten da, weil ihre Wohngebiete für fossile Erhaltung sehr wenig geeignet sind.

III. Verbreitungsgeschichte der synökologischen Einheiten (Formationsgeschichte, Entwickelung der Pflanzengesellschaften).

Auf diesem Gebiet sind amerikanische und englische Forscher bahnbrechend vorgegangen (Cowles, Clements, Tansley, Moss, Crampton). Sie haben das große Verdienst, auf den engen Zusammenhang der gesetzmäßigen Aufeinanderfolge der Pflanzengesellschaften mit klimatischen, geophysikalischen und biotischen Veränderungen hinzuweisen (s. S. 903). Wenn die floristische Genetik die Einwanderungswege und die Herkunft der Florenelemente studiert, so stellt die synökologische Genetik den Wechsel des Vegetationskleides und damit des gesamten Naturcharakters eines Gebietes fest. Für die Rekonstruktion namentlich der klimatischen Verhältnisse der Vorzeit durch die Deutung fossiler und subfossiler Pflanzengesellschaften ist nun besonders folgende Frage von entscheidender Bedeutung: ist ein fossil konstatierter Formationswechsel auf klimatische oder auf topographische oder biotische Aenderungen zurückzuführen? Diese Streitfrage spielt namentlich in den Diskussionen über die Vegetationsgeschichte Fennoskandias, Norddeutschlands und Schottlands eine große Rolle und ist einer der folgenschwersten Fälle von Mehrdeutigkeit pflanzengeschichtlicher Tatsachen.

Die sorgfältigen Untersuchungen der skandinavischen Hochmoore haben gezeigt, daß hier oft ein Schichtenwechsel stattfindet, indem zwischen baumfreien Schichten sogenannte „Stubbenlagen" oder Waldtorfschichten auftreten, welche einer Waldvegetation entsprechen (die „Forest-beds" der Engländer). Darauf gründete der Norweger Axel Blytt seine kühne Hypothese eines säkularen 6-maligen Wechsels von feuchteren und trockeneren Klimaperioden; die Stubbenlagen sollen jeweils einem trockeneren Klima entsprechen. In den 6 Perioden wanderten dann jeweilen die durch das Klima begünstigten differenten Pflanzengruppen ein. Blytt gründet sich auf die allgemeine Verbreitung der Waldschichten und auf ihr wiederholtes Auftreten (einmal in tiefer gelegenen, später aus dem Meer auftauchenden, zweimal bis dreimal in höher gelegenen, länger existierenden Mooren). Sernander in Upsala und seine Schüler schließen sich Blytt an (indem sie die Zahl der Perioden auf 4 reduzieren), und erwähnen als weitere Stützen trockener Perioden die humusreichen Streifen in Kalkschichten, und die Stubbenlagen, die jetzt von Seen überdeckt sind. Dem gegenüber sind Andersson, Tolf, Haglund und Kurck in Schweden, Holmboe und Stangeland in Norwegen, Hartz in Dänemark der Ansicht (und auch Weber und Stoller für die norddeutschen Moore), es handle sich um eine lokale Erscheinung und es liege kein Beweis für die gleichzeitige Bildung der Stubbenschichten vor. Sie stützen sich dabei auf die zahlreichen Ausnahmen (fehlende oder zu wenige Waldschichten, zerstreute statt schichtweise angeordnete Holzreste) und suchen die weiteren Stützen der Blytt-Sernanderschen Theorie anders zu deuten.

Eine ähnliche Diskussion herrscht über die Deutung des sogenannten „Grenzhorizonts" der norddeutschen und der holländischen Moore. Der beste Kenner der Torfmoore, Weber, hat in der reichen Serie von gesetzmäßig aufeinanderfolgenden Schichten der norddeutschen Torfmoore nur eine gefunden, die auf eine säkuläre Klimaschwankung deutet und zwar auf eine Periode trockenen Klimas: die mächtigen oberen Schichten von Sphagnumtorf gliedern sich in einen älteren, stark zersetzten und einen jüngeren, schwach zersetzten Torf; dazwischen liegt eine dünne Schicht von Wollgras- oder Heidetorf, eben jener „Grenzhorizont". Daß während der Bildung dieser auffallenden Zwischenschicht, die in weiter Verbreitung seither auch von Wahnschaffe und Stoller, sowie von van Baren in Holland konstatiert wurde, eine größere Trockenheit geherrscht habe, schließt Weber aus dem Aufhören der Sphagnumvegetation, und aus der raschen Zersetzung des darunterliegenden Sphagnumtorfes durch die ungehindert eindringenden Atmosphärilien. Die zwei Grenzhorizonte, die Potonié im Gifhorner Moor nachgewiesen haben will in Bestätigung der Ramannschen Deutung der Grenzhorizonte als lokaler, wiederholter Bildung, deutet Weber als „Brandlagen". Dieser Grenzhorizont als Beweis säkularer Klimaschwankung erscheint als das best begründete Beispiel der Verwertung der subfossilen Pflanzenformationen zu Klimaschlüssen; während die Stubbenlagen diese Bedeutung wohl nicht haben.

Für Schottland besteht dieselbe Streitfrage wie für Skandinavien; hier hat Lewis mehrfache „Forest-beds" konstatiert, zum Teil oberhalb der jetzigen Waldgrenze, und schließt daraus auf Klimaschwankungen; und neuerdings hat auch Schreiber für die Vorarlberger und Salzburger Moore ähnliche Beobachtungen publiziert.

Eine zweite Ursache der Mehrdeutigkeit fossiler Formationsfunde liegt in der Frage, ob eine klimatische oder edaphische Formation vorliegt, ob mit anderen Worten die Zusammensetzung der Formation auf den klimatischen Verhältnissen oder ob sie auf Bodenverhältnissen beruht. Es können bekanntlich letztere die ersteren ersetzen.

Wir dürfen endlich nicht vergessen, welche Formationskontraste unter demselben Klima nebeneinander vorkommen: Neben der Wüste die Galeriewälder längs der Flüsse, in den Steppen ausgedehnte Hochmoore (Barabinsche Steppen nach Tanfilief), arktische Tundravegetation neben mediterraner Unkrautflora und pontische Steppenpflanzen (Findelental bei Zermatt); welches Rätsel für einen Pflanzengeographen, wenn er neben Blättern von arktischen Gletscherweiden die Früchte von Stipa pennata eingebettet finden würde!

Gerade solche lokalen Gegensätze werden von den Monoglazialisten benützt, um das von ihnen postulierte Nebeneinandervorkommen der Dryasflora und einer ozeanischen Waldvegetation wahrscheinlich zu machen.

Noch komplizierter als das Problem der Torfschichten und ihrer Auffassung (zum Teil damit verbunden) ist dasjenige des „säkulären Waldwechsels", da hier mit Klima und Boden der Einfluß des Menschen und der weidenden Tiere sich kombiniert. Das ist ein Stück postglazialer Einwanderungsgeschichte, das bei dem frühen Auftreten des Menschen hauptsächlich zu einem prähistorisch-historischen Problem wird.

In Dänemark (und ganz ähnlich liegen die Dinge in Norddeutschland und Skandinavien) ist, wie schon oben erwähnt, durch Steenstrup, Vaupell und Müller konstatiert worden, daß in postglazialer Zeit zunächst Birke und Espe, dann die Föhre geherrscht hat; in die Föhrenzeit fällt die Ansiedelung des Paläolithikers. Heutzutage gibt es in Dänemark keine wildwachsenden Föhren.[1]) An ihre Stelle trat die Eiche, nach Warming (und Weber) hauptsächlich durch ein ozeanisches Klima begünstigt, zu ihrer Zeit trat das namentlich durch die skandinavischen Forscher nachgewiesene postglaziale Wärmemaximum auf. Dann folgte die Buche, die jetzt vielfach durch die eingeführte Fichte verdrängt wird. In Norddeutschland treten Birke und Föhre gleichzeitig auf, die Föhrenzeit dauerte nur kurz, die milde und feuchte Eichenzeit sehr lange; am Ende derselben wanderte die Fichte ein, hier also vor der Buche; in die Eichenzeit fällt auch in Norddeutschland und Holland die durch den „Grenzhorizont" angedeutete Trockenperiode, dann kam die Einwanderung der Buche.

Die Reihenfolge der sukzessiven Einwanderung von Birke, Föhre, Eiche und Buche wird verschiedenen Momenten zugeschrieben: dem milder, resp. ozeanischer Werden des Klimas (Warming, Krause[2]), Weber, Graebner), der Verdrängung der lichtliebenden Holzarten durch die schattenden, unduldsamen (Vaupell), der geringeren Wanderungsfähigkeit der schwersamigen Eiche und Buche (Focke, zum Teil auch Weber), wobei die letztere noch weiter durch das spätere Eintreten und die Seltenheit der Samenjahre beeinträchtigt ist (Graebner); der Veränderung des Bodens im Sinne einer steigenden Verbesserung (Elias Fries), der Veränderung des Bodens im Sinne der „Bodenmüdigkeit" (Graebner).

Auch hier tritt als Hauptgegensatz derjenige der Annahme von klimatischem oder biotischem Formationswechsel hervor; diejenigen, welche letzteren betonen (vor allem Weber und Graebner), treten gleichzeitig für die Auffassung der „Relikte" als Neueinwanderungen auf, während die „Klimatiker" die „Konstanz des Areals" (Wangerin) betonen, nur schrittweise Einwanderung gelten lassen und sowohl für Glazial- wie für xerotherme Relikte eintreten.

B. Vom Gebiet ausgehend.

(Die Epiontologie der Florengebiete.)

I. Die Gliederung der Flora in „Elemente".

1. Die Heimatselemente. Die Geschichte eines Florengebietes besteht aus der Entstehungs- oder Einwanderungsgeschichte seiner Arten und aus dem Verlauf ihrer Gruppierung zu Formationen. Da macht sich zunächst das Bedürfnis nach Zusammenfassung der florengeschichtlich verwandten Formen geltend. Wir gruppieren sie zunächst nach der Natur ihrer Heimat und ihrer Einwanderung in Heimatselemente, nämlich:

a) Einheimische: d. h. ohne Mithilfe des Menschen vorhanden.

α) Autochthone Pflanzen: in dem betreffenden Gebiete entstanden: hierher gehören vikarisierende geographische Rassen, vikarisierende Gebirgspflanzen, junge Endemismen, in den Tropen, auf den Gebirgen und in der Arktis auch alte Endemismen.

β) Einwanderer: von außen her auf natürlichem Wege, ohne Mithilfe des Menschen eingewanderte und dauernd angesiedelte Arten.

b) Adventive oder Ankömmlinge: durch Mithilfe der Menschen eingeschleppt (Anthropochoren).

[1]) Die letzten Kiefernwälder auf Laesoe und Anholt wurden im Beginn des 18. Jahrhunderts ausgerottet, wohl zur Speisung der holzfressenden Salinen.

[2]) Krause weist besonders auf das nachträgliche Verschwinden der Fichte in Schleswig-Holstein und Hannover hin, die dort schon mit der Föhre eingewandert war: das könne nur durch das Wärmerwerden des Klimas erklärt werden, wie auch das Verschwinden der Kiefer. Die neuen eingehenden Untersuchungen Denglers über die Fichtengrenze geben ihm hierin Recht. Die Fichte scheint namentlich die wärmeren Winter des atlantischen Klimas zu scheuen.

2. Die Beziehungselemente. Die Autochthonen und die Adventiven klären uns nicht weiter auf über die natürlichen Beziehungen des Gebietes zu anderen Gebieten, wohl aber die Einwanderer. Diese müssen nach drei verschiedenen Gesichtspunkten in Elemente gruppiert werden; Marie Jerosch (1903) gebührt das Verdienst, zuerst diese drei Gesichtspunkte klar auseinander gehalten zu haben (siehe auch im vorhergehenden Artikel „Florenreiche" S. 784).

2a) Geographische Elemente. Geographische Elemente[1]) eines Gebietes nennen wir die Summe seiner Arten gleicher oder wenigstens in den großen Zügen ähnlicher Verbreitung. Für die aus 420 Arten bestehende Flora der alpinen Höhenstufe der Schweizeralpen z. B. stellte M. Jerosch folgende geographische Elemente auf:

I. Hauptgruppe: Arten der Ebene.
1. Ubiquistenelement (7,4%).

II. Hauptgruppe. Arten, die der Arktis und den asiatischen Hochgebirgen fehlen (57,3%).
2. Alpin-nordeuropäisches Element (4,3%).
3. Mitteleuropäisch-alpines Element (37,6%).
4. Alpenelement (15,4%).

III. Hauptgruppe: Arten, die in der Arktis vorkommen.
5. Arktisch-altaisches Element (22,5%).
6. Arktisches Element (nicht im Altai) (8,2%).

IV. Hauptgruppe: im Altai, aber nicht in der Arktis.
7. Altaisches Element (4,8%).

Diese geographische Zusammenstellung ist zunächst weiter nichts als eine bequeme Uebersicht über die mit unserem Gebiet in Beziehung tretenden Länder und die numerische Stärke dieser Beziehung[2]); über die Heimat der einzelnen Arten und ihre Wanderungswege sagt sie zunächst nichts aus.

Ein klassisches Beispiel für die erfolgreiche Ausnützung geographischer Elemente zur Eruierung der Einwanderungswege bildet die Untersuchung von P. u. F. Sarasin über die Geschichte der Fauna von Celebes, insbesondere der Mollusken, Reptilien, Amphibien und Vögel, dann auch der Säugetiere und Landplanarien. Diese Forscher schätzen die transozeanische Migrationsfähigkeit namentlich für die Mollusken, denen sie ein besonderes Studium widmeten, sehr gering ein; sie stützen sich ferner vorzugsweise auf die Verbreitung der Species, da die Gattungen zu subjektiv begrenzt seien, und begnügen sich infolgedessen mit der Eruierung der jüngsten geologischen Vergangenheit. Sie schließen von ihren Untersuchungen die allgemein verbreiteten Arten und diejenigen Endemiten aus, die mit solchen nächstverwandt sind; sie untersuchen unter sorgfältiger kartographischer Darstellung die Verbreitung der auf den indoaustralischen Archipel beschränkten nicht endemischen Arten von Celebes und namentlich ihre Beziehungen zu den Nachbargebieten. Von dem Grundsatz ausgehend, daß eine Art, die Celebes nur mit einer Nachbarinsel gemein hat, eine ehemalige Landverbindung voraussetzt, gelangen sie zu dem Postulat von 4 Landbrücken als Einwanderungswegen der celebesischen Fauna: einer Javabrücke, einer Philippinen-, Molukken- und Floresbrücke; auf diesen 4 Wegen ist im Pliocän nach P. und F. Sarasin die Fauna in das geologisch junge, erst seit der Miocänzeit aus dem Meer aufgetauchte Celebes eingewandert; diese Resultate erhalten durch die auffallende Uebereinstimmung der grundlegenden Verbreitungstatsachen besonders bei Mollusken, Reptilien, Amphibien und Vögeln einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit. Die Straße von Makassar erwies sich dabei als eine uralte Scheidelinie: es gibt kein Tier, das Celebes mit Borneo allein gemeinsam hat, das also eine Ueberbrückung dieser Straße fordern würde.

2b) Genetische Elemente. Genetische Elemente eines Gebietes bestehen aus denjenigen Arten seiner Flora, welche gleiche Heimat, gleiche Herkunft haben. Es sollen also mit der Erforschung der genetischen Elemente „aus den morphologischen und geographischen Verbindungen, welche die heutige Flora eines Gebietes mit den übrigen Floren der Erde besitzt, die Stämme aufgedeckt werden, aus denen ihre Bestandteile hervorgegangen sind (Diels 1910)". Es werden also hier die Arten als Teile eines Stammbaums verfolgt. Das kann natürlich nur auf Grund eingehender Monographien geschehen. Der einzige derartige bis jetzt vorliegende Versuch ist derjenige von Diels über „Genetische Elemente in der Alpenflora". Er gibt folgende Uebersicht:

A. Autochthone Flora, der alpinen Tertiärvegetation entsprechend.

I. Arktotertiärer Stamm: schon im jüngeren Tertiär in den Alpen vorhanden, oberhalb der Gehölzzonen tropischen oder subtropischen Wesens; sie bilden ein vorherrschendes Element der Alpenflora bis zur Gegenwart.

1. Borealer Zweig: Aus der holarktischen Flora nördlich der eurasiatischen Faltengebirge, im westlichen Asien und in Nordamerika entwickelten sich selbständige Oreophyten in den einzelnen Gebirgen. Für die Alpen haben wir 3 Fälle.

a) Die Alpen besitzen von der Stammflora noch gewisse Vertreter, aber keine oder wenige Oreophyten; die letzteren sind zahlreicher in Hochasien (Aconitum, Delphinium, Swertia, Wulfenia).

b) Die Alpen besitzen von der Stammflora keine oder wenige Vertreter, aber zahlreiche Oreophyten; die Stammflora ist oft besser erhalten in Ostasien und Nordamerika. Die

[1]) Es möge hier darauf aufmerksam gemacht werden, daß der Begriff „Element" verschieden gebraucht wird: einmal für eine ganze Gruppe gleichartiger Arten: „das alpine Element", andererseits aber auch für eine einzelne Art; man sagt: Primula auricula ist ein alpines Element.

[2]) Die Beziehungen zu Nordamerika sind hier nicht angedeutet: es kommen 19 Arten (4,5%) der Alpenflora auch auf den nordamerikanischen Gebirgen vor.

Oreophyten sind zahlreich auch im östlichen Hochasien: eine der wichtigsten Gruppen: Aquilegia, Saxifraga, zum Teil Gentiana, Primulinae, Pedicularis.

c) Die Alpen und alle übrigen Länder besitzen nur Oreophyten: Carex, Gruppe der Ferrugineae.

2. Meridionaler Zweig: Aus weiter verbreiteten Gattungen der genetisch ungleichmäßigen Flora, die im jüngeren Tertiär südwärts der Alpen wohnte, entwickelten sich in den Alpen Oreophyten, andere auf den übrigen Hochgebirgen. Aber die alpinen Arten gehören zu mediterranen Verwandtschaften: Saxifraga zum Teil, Geranium, Valerianaceen, Silene, viele Cruciferen.

II. Mediterraner Stamm: Von derselben südlichen Flora entnahmen die Alpen auch Oreophyten aus genetisch anders gearteten Gattungen. Diese fehlen den übrigen Hochgebirgen der Holarktis, sind aber reich vertreten im Mediterrangebiet und stehen mitunter zu afrikanischen Formenkreisen in Beziehung (eine sehr wichtige Gruppe der Alpenflora). Campanula, Phyteuma, Achillea, Helianthemum, Anthyllis, Sempervivum, Globularia, Horminum, Erinus — fraglich Alchimilla.

B. Quartäre Zugänge.

Im Quartär flossen den Alpen noch einige Elemente zu, genetisch meist gleichfalls dem arktotertiären oder dem mediterranen Stamm angehörend, sich der Alpenflora aber von allen vorigen Gruppen durch ihre Heterochtonie unterscheidend.

1. Arktisches Element.

2. Sibirisches Element: Anemone narcissiflora, Saussurea pygmaea, Aster alpinus, Leontopodium.

3. Aquilonare Elemente: vielleicht Erica carnea, Globularia cordifolia, Biscutella laevigata.

2c) Historische Elemente. Historische Elemente (Jerosch) eines Florengebietes sind diejenigen Arten, welche im gleichen Zeitraum der Florengeschichte im Gebiet entstanden oder eingewandert sind. Man könnte sie auch, in Anlehnung an die „Tierschichten" der Zoogeographie, als „Florenschichten" bezeichnen, den Schichten der Erdrinde entsprechend. In der Alpenflora hat der enormen Komplikation der Florenverschiebungen wegen noch niemand versucht, diese Elemente systematisch herauszuschälen. Die klassischen Länder für die Eruierung historischer Elemente sind Fennoskandia und Dänemark: hier ist die Flora rein postglazial eingewandert, da in der letzten Eiszeit nach Andersson und den meisten anderen Forschern „keine einzige höhere Pflanze in Fennoskandia lebte", und nach Warming die Eiszeit „den absoluten Nullpunkt der Flora" bedeutet; die zahlreichen meist geologisch sicher datierbaren Quartärablagerungen lassen die Sukzession der Arteneinwanderung in den meisten Fällen eindeutig konstatieren. Wir haben schon oben die verschiedenen Perioden genannt und auch die Differenzen hervorgehoben, die in bezug auf die vermutlichen Klimaänderungen unter den skandinavischen Forschern herrschten.

Eine Untergruppierung der historischen Elemente nach dem Einwanderungsweg (in „Einwanderungselemente", siehe im vorhergehenden Artikel „Florenreiche" S. 786) liegt ebenfalls für die schwedische Flora vor: in „südwestliche" Einwanderer, über Dänemark gekommen, und in östliche Einwanderer.

A. Schulz hat für die postglaziale Geschichte der mitteleuropäischen Flora auf Grund der von ihm mit besonderer Sorgfalt ermittelten gegenwärtigen Verbreitung vier „historische" oder „Einwanderungselemente" unterschieden, deren jedes in einer kühleren oder wärmeren besonderen Periode eingewandert sein soll.

II. Das Alter der Floren.

Definition. Wir verstehen unter dem Alter einer Flora die Zeit, innerhalb welcher sie ihre jetzige Zusammensetzung ungestört erreicht hat. Für Festländer also die Zeit, seitdem das Land zum letzten Male frisch zu besiedeln war oder seit der letzten Klimaänderung. Denn das Alter der Flora braucht durchaus nicht mit dem geologischen Alter des Landes übereinzustimmen: Skandinavien ist ein uraltes Festland, aber seine Flora ist postglazial eingewandert, also, geologisch gesprochen, eine junge. Das Alter einer Flora braucht auch nicht mit dem Alter seiner Konstituenten übereinzustimmen: die ganz junge Flora von Krakatau besteht zum Teil aus uralten Tropentypen. Die allerälteste Flora der Erde ist zweifellos diejenige der konstanten Ozeanbecken, auf dem Festland vielleicht diejenige der tropischen Anteile des alten Festlandes, soweit sie nicht einmal durch Wüstennatur verarmte, wie das z. B. Christ vom tropischen Afrika annimmt. In den von glazialen Verwüstungen heimgesuchten extratropischen Ländern gehören die überdauernden Oreophytenfloren zu den ältesten, wohl auch ein Teil der arktischen.

Altersbestimmung. Folgende, mit dem Alter der Flora zusammenhängende sonstige Eigenschaften derselben können zur Altersbestimmung verwendet werden:

1. Oekologische Ausgeglichenheit der Flora. Je älter eine Flora, desto mehr befinden sich ihre Elemente im ökologischen Gleichgewicht, haben durch Konkurrenz und den Erosionszyklus ihre Grenzen erreicht, bilden „stabile" Formationen, zeigen Konstanz in ihrer Verbreitung bei voller Lebensfähigkeit und harmonischer Anpassung an die Umgebung und verwischen die Spuren ihrer Einwanderungsgeschichte. Unvollendete Wanderungen, wie sie für Buche und Fichte

für Skandinavien angenommen werden, zeugen für das junge Alter. Auch Relikte sind unausgeglichene Wanderreste, und ebenso Pflanzen mit mangelnder Insektenanpassung.

2. Der Endemismus. Jede Art wird für das Gebiet, in dem sie spontan allein vorkommt, als endemisch bezeichnet; je kleiner das Gebiet, desto bedeutungsvoller der Endemismus, er ist ein Hauptmittel zur Charakterisierung der Florengebiete, denn es ist einleuchtend, daß die einem Gebiet allein angehörigen Arten für dasselbe besonders bezeichnend sind. Endemisch ist nicht gleichbedeutend mit autochthon, es kann auch eine eingewanderte Art schließlich nur in einem ihrer Einwanderungsgebiete erhalten bleiben. Es wird unterschieden nach dem Alter:

2a) Konservativer Endemismus, auf der Erhaltung alter Arten in einem Reste ihres Areals beruhend; das Areal ist ein Relikt, das Erhaltungs-, nicht ein Erzeugungsgebiet der betreffenden Form: Klassische Beispiele dafür sind Ginokg biloba, Taxodium distichum, Sequoia gigantea und sempervirens usw. (s. oben). Auch die Alpenflora bietet eine ganze Reihe solcher Reliktendemismen. Allgemein muß an den selbstverständlichen Grundsatz erinnert werden, daß die Sippe um so älter ist, je höher ihr Rang, und je isolierter ebenfalls. Eine Flora mit Gattungsendemismus ist älter als eine solche mit nur spezifischem Endemismus.

2b) Progressiver Endemismus, beruhend auf der Erzeugung neuer vollkommen autochthoner Formen, die als neue sich durch die Bildung kohärenter Formenschwärme erweisen.

Die Beziehungen dieser Endemismen zum Alter der Flora sind sehr kompliziert und wechselnd, und durch die Einwanderungsbedingungen (Isoliertheit!) modifiziert. Wir können hier etwa folgendes aussagen:

Reicher konservativer Endemismus durch das Vorkommen zahlreicher monotypischer Gattungen unter den Endemismen deutet auf hohes Alter der Flora und geringe Bildung von Neuland (Japan mit 89%, Ceylon mit 86%, Neu-Seeland mit 79% monotypischer Gattungen unter den endemischen Gattungen).

Reicher progressiver Endemismus wird durch reiche klimatische Abstufung (Diels) und durch Bildung von Neuland begünstigt (Engler). Diels hat für Floren mit fein abgestuften Uebergängen von feuchtem zu trockenem Klima den Ausdruck „Uebergangsfloren" geschaffen und rechnet dazu die durch hohe Eigentümlichkeit der Flora und durch Isolierung ausgezeichneten Gebiete des Kap, des westlichen Asien, Kalifornien und vor allem Westaustralien (80% Endemen). Alle diese Floren sind alt: dafür spricht die erstaunlich feine Anpassung.

Engler betont vor allem die Ausbreitungsmöglichkeit im trockenen Neuland, welches die Konkurrenz beschränkt und zählt als Gebiete reichen progressiven Endemismus die Steppen Spaniens und Zentralasiens, die Prärien Nordamerikas, die Campos des inneren Brasiliens, aber auch trockene Gebirgsländer auf (Armenien, Persien, Kapland, westliches Nordamerika, Hochland von Mexiko, chilenische Anden).

Die Gebirgsfloren als alte Floren sind reich an konservativen Endemismen (s. oben); als Gebiete abgestufter klimatischer Gliederung sind sie reich an progressivem Endemismus, besonders durch Bildung vikarisierender Artenpaare auf kalkarmem und kalkreichem Boden desselben Gebietes, und aus derselben Grundform in verschiedenen Untergebieten. Nur junge Gebirge entbehren des Endemismus.

Die Inseln sind durch ihre Isolierung besonders günstige Gebiete für Endemismus. Auch hier ist die Beziehung zum Alter klar! Junge vulkanische, oder als Atolle aufgetauchte, oder nach Vernichtung ihrer Vegetation frisch besiedelte Inseln (Krakatau) oder erst relativ spät vom Festland getrennte Inseln (Großbritannien) haben keine Endemismen. Sie verhalten sich analog wie Festlandsteile, in welchen die Flora durch die Eiszeit vernichtet wurde und nachher wieder einwandern mußte (z. B. Skandinavien). Solche Gebiete zeigen, welche enorm langen Zeiträume zur Entstehung neuer Arten notwendig sind. Alte Inseln dagegen, seien es nun „kontinentale" („Restinseln", früheres Festland!) oder „ozeanische" („echte" Inseln), sind reich an Endemismen, sowohl an konservativen, wie an progressiven (Makaronesien, Madagaskar, St. Helena, Galapagos, Sandwichinseln).

Hemsley (1885) teilt die Inseln nach ihrem Endemismus in 3 (Alters-)Klassen: 1. Mit reichem Endemismus und eigentümlichen Gattungen, die oft ohne jede Beziehung zu irgendeinem Kontinent zu sein scheinen. 2. Mit schwachem Endemismus, meist nur endemische Arten, deren Beziehungen zu kontinentalen leicht ersichtlich sind. 3. Ohne Endemismus (zu 1 gehören: St. Helena, Juan Fernandez, Sandwichinseln, Galapagos und Seychellen, zu 2: Bermudas, Azoren, Ascension, südlich-pazifische Inseln z. B. die Admiralitätsinseln, zu 3: alle Atolle (Keeling usw.).

Bei der Beurteilung des Alters endemischer Gattungen sind auch ihre systematischen Beziehungen zu den übrigen Gattungen desselben Gebietes von Bedeutung. Diels gliedert danach die 85 endemischen Gattungen Westaustraliens in 3 Gruppen:

1. Endemismen erster Ordnung, ohne erkennbaren Anschluß an andere (teils Monotypen, teils artenreich, letztere also als Gattungen zum konservativen, in ihrer Artbildung aber zum progressiven Endemismus gehörig; Rikli nennt solche alte Endemiten „aktiv"). 2. Endemische Gattungen mit erkennbarem Anschluß und 3. solche mit unmittelbarem Anschluß an panaustralische Gattungen.

Die bisher besprochenen Formen des Endemismus sind absolute, d. h. sie beziehen sich auf die Sippe selbst. Engler unterscheidet noch einen zur Charakterisierung nebeneinander gelegener Gebiete verwendeten Endemismus, den „relativen" Endemismus, welcher sich dadurch äußert, daß ein Bezirk vor seinen Nachbarbezirken desselben größeren Gebietes Arten voraus hat, die sonst nur aus anderen Gebieten bekannt sind; so z. B. kommen im ganzen Alpengebiet Gentiana frigida und Saxifraga hieracifolia nur in den norischen Alpen vor, während sie sonst noch in den Karpathen häufig sind. Sie sind also nicht absolut endemisch in den norischen Alpen, sondern nur in Beziehung zu deren Nachbargebieten.

3. Die Beziehungen zu den Faunen. Analoge Verbreitung läßt auf gleiche Geschicke schließen: So parallelisiert Diels z. B. die Einwanderung nordamerikanischer Tiere nach Südamerika über die im oberen Miocän erst entstandene Brücke mit der Einwanderung der Gattungen Ribes, Hydrangea, Quercus, Monotropa nach den Gebirgen Südamerikas. Die Invasion Afrikas durch asiatische Säugetiere im Pliocän (Antilopen!) besitzt nach Diels ein Analogon in den Wanderungen der Gattung Rhus; Engler läßt um diese Zeit und in der darauf folgenden „Pluvialzeit" auch die Großzahl der afrikanischen Oreophyten aus dem Osten einwandern. Andererseits lassen sich vielfach die Verschiedenheiten im Floren- und Faunencharakter auf verschiedenes Alter und dadurch bedingte verschiedene Wanderungsmöglichkeiten zurückführen: so hat die indomalesische Flora bis weit nach Ostaustralien und Melanesien einen einheitlichen Grundstock, der auf ihre Ausgleichung in jener älteren Periode hinweist, da dieses ganze Gebiet zusammenhing, und damit ihr hohes Alter beweist. Die Säugetierfauna dagegen zeigt östlich und westlich der Makassarstraße bedeutende Unterschiede, da zur Zeit ihrer Einwanderung die Brücke nicht mehr bestand.

Es erscheint als eine dankbare Aufgabe, einmal diesen Analogien und Differenzen in der pflanzlichen und tierischen Epiontologie systematisch nachzugehen; in dem großen zoologischen Werk von Arldt sind die Pflanzen nur gestreift.

III. Allgemeine Ergebnisse.

Durch die überraschenden Ergebnisse der Forschungen über die Nordpolarflora war unter Heers Einfluß die Idee einer „monoborealen" Entstehung der Organismenwelt herrschend geworden: der Nordpol als der erste Schauplatz klimatischen Neulandes durch die allmähliche Abkühlung der Erde ist der einzige Entstehungsherd neuer Floren (und Faunen), die sich von ihm aus in sukzessiven Wellen nach Süden ergossen; im Jura, im Tertiär, im Glazial. Demgegenüber stellte Ball die Hypothese einer „mono-orealen" Entstehung der Flora auf, die Gebirge (als die frühesten „Kühlstellen") als Entstehungszentren der Floren supponierend. Beides hat sich als eine Uebertreibung tatsächlicher Verhältnisse herausgestellt. Dem Nordpol wurde sukzessive sein Monopol entzogen und die Pluralität der Entstehungszentren im steigenden Maße nachgewiesen: für die Flora der Holarktis enthüllte sich Hochasien mehr und mehr als ein unerschöpflicher Florenquell, und die Rolle der Arktis im engeren Sinne wird als diejenige einer sekundären Vermittlerin mehr und mehr erkannt: im Tertiär für zentralasiatische Typen, im Glazial für altaische. Die Natur der Arktis als Ausgangspunkt von Stämmen bleibt noch näher festzusetzen. Für die Südhemisphäre gewinnt die Hypothese eines vermittelnden Südkontinents durch die neuesten paläontologischen Funde eine wertvolle Stütze, und die Nachweise „australer" Gattungen, die umgekehrt die boreale Flora bereichert haben, mehren sich (Drosera!).

So erscheinen die im Laufe der Erdgeschichte sich folgenden Floren als sukzessive Querschnitte durch die mannigfaltig verschlungenen Aeste zahlloser Stammbäume, deren Wurzeln auf der ganzen Erde verstreut sind, immerhin mit Bevorzugung einzelner besonders begünstigter Nährgebiete. Und die Grenzen der Florengebiete erweisen sich als schwankend; durch starke geophysikalische Aenderungen der Wanderungs- und Austauschmöglichkeiten im Laufe der Erdgeschichte greifen die „Florenschichten" mannigfach übereinander. Dazu kommt im Detail des Vegetationsbildes der ständige Fluß des Geschehens in biotischen und topographischen Sukzessionen, im Entstehen und in der Besiedelung von sprungweise eroberbarem Neuland. Dieser dynamisch-polyzentrischen Auffassung der Florenentwicklung erscheinen die weitreichenden Beziehungen der einzelnen Gebiete wichtiger als die doch stets willkürlichen Grenzen der Florenreiche; sie ist überzeugt, daß jedes noch so kleine Gebiet seine eigene Geschichte hat.

Inwieweit Polverschiebungen durch Klimaänderung in die Florengeschichte ein-

gegriffen haben, ist eine noch wenig abgeklärte Frage. Ueber die von Neumayr und Nathorst verteidigte Polverschiebung im Miocän zur Erklärung der subtropischen arktischen Miocänflorenreiche wird an anderer Stelle berichtet (Bd. VII dieses Werkes S. 459 bis 460). Neuerdings (1907) hat H. Simroth, auf Reibisch gestützt, in umfangreichen Schriften die Pendulationstheorie als eine einheitliche Hypothese zur Erklärung geologischer, geophysikalischer und biogeographischer Tatsachen zu begründen gesucht.[1]) Sie nimmt an, daß neben der Rotationsachse noch eine Pendulationsachse besteht, deren Pole am Aequator in Ecuador und Sumatra liegen. Um diese Achse pendelt die Erde mit Ausschlägen von 10 bis 40°; die Ausschläge entsprechen den geologischen Perioden, der „Schwingungskreis", d. h. derjenige Meridian, der von den beiden Schwingungspolen gleich weit entfernt ist, ist der Meridian 10° O. L. v. Greenwich; er geht durch Europa und Nordafrika. Auf diesem Kreis wandern also die Pole langsam hin und her; Europa soll sich während des Paläozoikums dem Pol genähert haben, ebenso im Tertiär, im Mesozoikum und Quartär fand und findet eine südwärts gerichtete Verschiebung statt. Diese Verschiebung der Rotationsachse bedingt zunächst eine Verschiebung von Land und Meer: Die Geoidform (Aequatioralachse 40 km länger als Polarachse) wird nur vom Meer angenommen, das Land ist zu starr; da nun die Aequatorialhebung der Meere mit der Polverschiebung wandert, so muß jeder Punkt der Erde bei Annäherung an den Pol aus dem Meer auftauchen, umgekehrt bei Annäherung an den Aequator untertauchen. Für die Organismenwelt hat die Pendulation folgende Resultate:

Sie bedingt klimatische Aenderungen, am stärksten auf dem Schwingungskreis, am geringsten an den Rotationspolen. Die Gegenden des Schwingungskreises, namentlich Europa und Nordafrika sollen deshalb die Hauptentstehungszentren neuer Formen sein. Von dort aus mußten die Organismen, um in gleichen Klimaten zu bleiben, nach Osten und Westen ausweichen: so erklärt Simroth die disjunkte Verbreitung vieler Gruppen (z. B. sind Japan und Kalifornien solche symmetrische Punkte). Bei äquatorialer Verschiebung wandert der Organismus in das Gebirge und eventuell, wenn das Gebirge den Aequator kreuzt, jenseits wieder in die Ebene hinab: so erklärt Simroth die meridiale Symmetrie (Analogien zwischen Kalifornien und Chile z. B.).

Simroth zieht namentlich zoogeographische Tatsachen und die Geschichte des Menschengeschlechts als Beweise für die Richtigkeit seiner kühnen und durch ihre Einheitlichkeit bestechenden Theorie herbei. Die pflanzliche Epiontologie läßt sich nicht damit in Einklang bringen: die zahlreichen australen Sippen, die Rolle des Südkontinents und namentlich Zentralasiens als Entstehungszentren lassen sich nicht mit der Simrothschen Hypothese vereinigen, nach welcher Europa und Nordafrika die einzigen Entstehungszentren gewesen sein sollen. Und ebensowenig lassen sich alle Beispiele disjunkter Verbreitung in das Schema meridialer oder transversal symmetrischer Punkte zwingen.

Literatur. ***K. L. Willdenow***, *Grundriß der Kräuterkunde. Berlin. 1. Aufl. 1792; 5. Aufl. 1808; 6. und 7. Aufl. v. Link 1821 und 1831.* — ***R. Brown***, *Allgemeine geographische und systematische Bemerkungen über die Flora Australiens. Vermischte botanische Schriften Bd. I, Nürnberg 1825.* — ***J. D. Hooker***, *The botany of the antarctic voyage of H. M. ships Erebus and Terror. I. Flora antarctica 1844 bis 1847. II. Flora Novae Zelandiae 1833—1855. III. Flora Tasmaniae 1860 (hier der berühmte „Introductory essay" über die Pflanzengeographie Australiens und Neuseelands).* — ***Derselbe***, *On Insular Floras. British Association 1866.* — ***W. B. Hemsley***, *Report on the scientific results of the voyage of H. M. Challenger during the years 1873—1876. Botany vol. I 1885.* — ***Fr. Unger***, *Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt. Wien 1852.* — ***A. De Candolle***, *Géographie botanique raisonnée. 2 Bde., Paris 1855.* — ***A. Engler***, *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florenreiche seit der Tertiärperiode. Leipzig 1879—1882.* — ***O. Heer***, *Flora tertiaria Helvetiae. Winterthur 1855—1859.* — ***Derselbe***, *Flora fossilis arctica. Zürich und Winterthur 1868—1883.* — ***O. Drude***, *Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart 1890.* — ****Ad. Engler***, *Die Entwicklung der Pflanzengeographie in den letzten hundert Jahren und weitere Aufgaben derselben. Humboldt-Centennar-Schrift der Gesellschaft für Erdkunde, Berlin 1899.* — ****Derselbe***, *Ueber die neueren Fortschritte der Pflanzengeographie (seit 1899). Englers Jahrbücher Bd.* 30, *Lit.-Ber. 1902.* — ****H. Graf v. Solms-Laubach***, *Die leitenden Gesichtspunkte der allgemeinen Pflanzengeographie. Leipzig 1905.* — ***Ch. Flahault***, *Les progrès de la géographie botanique depuis 1884. Progr. rei bot. Vol.* 1 *Jena 1907* — ***H. Simroth***, *Die Pendulationstheorie. Leipzig 1907.* — ***Ludw. Diels***, *Pflanzengeographie. Sammlung Göschen 1908.* — ***Derselbe***, *Genetische Elemente in der Flora der Alpen. Englers botanische Jahrbücher Bd.* 44, *Beiblatt Nr.* 102, *Leipzig 1910.* — ****Marie Jerosch***, *Geschichte und Herkunft der Schweizerischen Alpenflora. Leipzig 1903.* — ***G. Anderson***, *Die Geschichte der Vegetation Schwedens. Englers botanische Jahrbücher* **22**, *1897.* — ***H. Christ***, *Die Geographie der Farne. Jena 1910.* — ***J. Briquet***, *Recherches sur la Flore des montagnes de la Corse et ses origines.*

---

[1]) Siehe die Kritik derselben von Arldt in Gerlands Beiträgen zur Geophysik, Bd. 10 (1910).

Annuaire du Conservatoire et du jardin botanique de Genève 1901. — **E. Warming,** *Den Danske Planteverdens Historie efter Istiden. Kopenhagen 1904.* — **P. Graebner,** *Die Entwicklung der deutschen Flora. Leipzig 1912.* — *Für die Florengeschichte wichtige Arbeiten finden sich ferner in: Verhandlungen des internationalen Botaniker-Kongresses. Wien 1905, Jena 1906;* — *Verhandlungen des internationalen Geologenkongresses. Stockholm 1910.* — **Engler und Drude,** *Die Vegetation der Erde. Sammlung pflanzengeographischer Monographien. Leipzig, Bd. 1—13.* — **A. Engler,** *Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus. Sammlung systematischer Monographien. Berlin 1900ff.*

C. Schröter.

Geologie.

Geologie ist die Wissenschaft von der Geschichte der Erde und ihrer Tier- und Pflanzenwelt, also von der Entwickelung der unbelebten und belebten Natur, ferner vom Material und Bau der festen Erdkruste (Lithosphäre), deren Gesteine die Urkunden für die Erdgeschichte darstellen, sowie von den Kräften, die den Verlauf der Entwickelung bestimmt haben und noch bestimmen. Infolge der fortschreitenden Arbeitsteilung in der Wissenschaft überläßt die Geologie ihren physiographischen Zweig, der die Erde als Himmelskörper, ihre allgemeinen physikalischen Eigenschaften, ihre Oberflächenbeschaffenheit, Hydro- und Atmosphäre betrachtet, mehr der Astronomie, Geophysik, Geographie, Ozeanographie und Meteorologie. Die Petrographie (Gesteinskunde) ist ebenso wie die Paläontologie (Versteinerungskunde) mehr und mehr eine selbständige Wissenschaft geworden. Das eigentliche Gebiet der Geologie bilden heute die dynamische Geologie (Lehre vom Vulkanismus, von der Gebirgsbildung, den Erdbeben, der Tätigkeit des Wassers, Eises, Windes und der gesteinsbildenden Organismen), die tektonische Geologie (Lehre vom Schichtenbau) und die Stratigraphie (Schicht- oder Formationskunde), ferner die Paläogeographie (Gestaltung der Erdoberfläche in früheren geologischen Perioden), Paläoklimatologie und Geomorphologie (Lehre von der Gestaltung und Entwickelung der Oberflächenformen) und endlich die zusammenfassende historische Geologie (Erdgeschichte). Dieser und der Stratigraphie stellt man wohl die petrographische, dynamische, tektonische und physiographische Geologie als allgemeine Geologie gegenüber. Eine dritte Abteilung ist dann die regionale oder topographische Geologie, die geographische Beschreibung der einzelnen Weltteile und Länder. Außer der Paläontologie und Petrographie sind wichtige Hilfswissenschaften der Geologie: Mineralogie, Chemie, Physik, physikalische Chemie, Zoologie, Botanik, Geophysik, Ozeanographie. Die Geographie ist eine Schwesterwissenschaft der Geologie und weist zahlreiche Berührungspunkte und gemeinsame Grenzgebiete (Geomorphologie, regionale Geologie) mit ihr auf.

Die Bedeutung der Geologie liegt nicht nur auf wissenschaftlichem Gebiet, auf dem sie ihrerseits der Mineralogie, Petrographie, Geophysik, Geographie, Paläontologie und Entwickelungslehre unentbehrlich ist, sondern auch auf dem praktischen, insofern als sie sich mit dem Vorkommen der nutzbaren Mineralien und Gesteine, des Quellwassers usw. beschäftigt und die Grundlage für die landwirtschaftliche Bodenkunde bildet. Daher dienen ihrer Pflege nicht nur die geologischen Institute der Hochschulen, sondern auch die in fast allen Kulturländern bestehenden geologischen Landesanstalten.

Literatur. **H. Credner,** *Elemente der Geologie, 10. Aufl., 1912.* — *Handbuch der regionalen Geologie, herausgegeben von G. Steinmann und O. Wilckens, seit 1910.* — **E. Haug,** *Traité de Géologie, 1907/11.* — **E. Kayser,** *Lehrbuch der Geologie, 2 Bde., 4. Aufl., 1911/12.* — **K. Keilhack,** *Lehrbuch der praktischen Geologie, 1908.* — **E. Suess,** *Das Antlitz der Erde, 3 Bde., 1883/1909.* — **K. v. Zittel,** *Geschichte der Geologie, 1899.* — *Geologische Rundschau (Leipzig).* — *Geologische und paläontologische Abhandlungen (Jena).* — *Geologisches Zentralblatt (Berlin).* — *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie (Stuttgart).* — *Gesellschaftszeitschriften und Veröffentlichungen der Landesanstalten.*

O. Wilckens.

Geologische Karten.

A. Allgemeiner Teil. 1. Begriff. 2. Aufgabe. 3. Bezeichnung. Geognosie und Geologie. 4. Geschichtliche Entwickelung. 5. Geologische Karten und Bergbau. 6. Geologische Landesanstalten. 7. Die neueren Landesaufnahmen. 8. Uebertreibung in der Darstellung. 9. Farbige Darstellung. 10. Farbenerklärung. Legende. 11. Besondere Symbole. 12. Spezial- und Uebersichtskarten. 13. Agrogeologische Karten. B. Spezieller Teil. Die geologischen Landesaufnahmen der einzelnen Kulturstaaten.

A. Allgemeiner Teil.

1. Begriff. Eine geologische Karte ist die Darstellung des geologischen Aufbaues irgendeines Teiles der Erdrinde in Horizontalprojektion im Rahmen irgendeiner topographischen Unterlage; sie entsteht aus Einzelbeobachtungen und deren logischer Verknüpfung, beruht auf wissenschaftlicher

Erfahrung und bringt gewissermaßen die Summe, den jeweiligen Stand dieser wissenschaftlichen Erfahrung für das dargestellte Gebiet in präziser und klarer Form graphisch zum Ausdruck. So ist die geologische Kartographie aufs engste mit der Entwickelung der geologischen Wissenschaft verbunden.

2. Aufgabe. In ihrer vollendetsten Form der neuzeitlichen Spezialkarte soll die geologische Karte Auskunft geben über geologisches Alter, stoffliche Beschaffenheit, Entstehung, räumliche Lagerung und Verbreitung der jeweils zur Darstellung gebrachten Bildungen, auch über die Beziehungen zwischen Terrain und geologischem Aufbau, über Form und Inhalt der Erdoberfläche; sie soll endlich, seitdem die Geologie hervorragend in den Dienst des praktischen Lebens getreten ist, alle möglichen technischen Fragen aus dem Gebiete der Wasserversorgung, Gesteinsverwertung, der Bodenkultur für Land- und Forstwirtschaft usw. beantworten helfen.

In früherer Zeit ließen die geologischen Karten gemäß dem unentwickelten Zustande der Wissenschaft naturgemäß vielerlei zu wünschen übrig. Idealisierung und Konstruktion spielten beim Entwerfen des Kartenbildes oftmals eine große Rolle. Mit Vorliebe zeichnete man sogenannte abgedeckte Karten, d. h. man ließ einer gewissen abgerundeten glatten Darstellung zu Liebe jüngere und jüngste Formationen als eine das geologische Bild des älteren Gebirgsgrundes störende, lästige Decke einfach weg. Die moderne geologische Kartierung verfolgt wesentlich andere Grundsätze für die Darstellung; sie betont, um zu einem objektiven Bilde zu gelangen, die gleichmäßige Berücksichtigung aller geologischen Bildungen, auch der jüngsten und strebt die Herstellung von wirklichen Spezialkarten an. Der glänzende Aufschwung, den die Geologie in den letzten 3 bis 4 Jahrzehnten genommen hat und ihr steigender Einfluß auf die geistige und materielle Kultur der Menschheit haben sehr viel zu einer bedeutenden Vervollkommnung der geologischen Karten beigetragen.

Von jeher hat sich die geologische Kartographie in Deutschland einer besonderen Pflege erfreut, sie ist überhaupt auf deutschem Boden erwachsen, wie sich auch die erste Zusammenfassung der Geologie als Wissenschaft in Deutschland vollzogen hat.

3. Bezeichnung. Geognosie und Geologie. Früher teilte man die erdgeschichtliche Wissenschaft in zwei große Abschnitte, unterschied zwischen Geognosie und Geologie und bezeichnete mit Vorliebe die kartographischen Darstellungen als geognostische. Diese Scheidung war zu einer Zeit berechtigt, als man noch der Spekulation in der Wissenschaft einen großen Raum gewährte, als noch phantastische Vorstellungen über selbst die einfachsten Vorgänge vielfach eine große Rolle spielten, so daß es zweckmäßig schien, das tatsächlich Erkannte, die Geognosie, von der Theorie, der Geologie, zu trennen. Die Geognosie sollte der Geologie das Material zu ihrem Ideengebäude liefern. Doch hat sich die Fortführung dieser Doppelbezeichnung auf die Dauer als unhaltbar erwiesen und wenn sich, wie bemerkt, heute noch die Bezeichnung „geognostisch“ vielfach für die Karten erhalten hat, geschieht das wohl in der Voraussetzung, daß diese in erster Linie auf reiner Erkenntnis und Beobachtung beruhen sollten. Genau genommen trifft aber diese Voraussetzung selbst bei den objektivsten, den neuen Spezialkarten, nicht vollkommen zu und bei den älteren, im kleineren Maßstab ausgeführten Karten noch weniger, denn alle Karten können als integrierende Bestandteile der unausgesetzt sich entwickelnden geologischen Wissenschaft theoretischer Vorstellungen nicht entbehren und bringen diese mehr oder weniger, mit oder gegen den Willen des Verfassers zum Ausdruck, manche der neuesten Karten oft in hohem Grade, man denke nur an die neueren Alpenkarten, die tatsächlich mehr „geologische“ als „geognostische“ Karten sind. So legt man mit Recht heute keinen Wert mehr auf die gesonderte Beibehaltung der beiden Bezeichnungen, man verwendet sie als gleichbedeutend, doch hat sich der Sprachgebrauch mehr für „Geologie“ und „geologisch“ entschieden. Diesem folgend soll auch hier immer, Zitate ausgenommen, von „geologischen“ Karten die Rede sein.

4. Geschichtliche Entwickelung. Die ersten Anfänge kartographischer Darstellung aus vor-Wernerscher Zeit sind noch nicht als geologische Karten im engeren Sinne zu bezeichnen, es sind mehr nur Mineralkarten, d. h. Einzelangaben von Mineralvorkommen. Aber wie die Mineralogie, d. h. die Kenntnis vom Stoff der Erdrinde, der Geologie, der allgemeinen Erdkunde, vorangehen mußte, so sind auch jene ersten Versuche als die Vorläufer der geologischen Karten anzusehen.

Schon im Jahre 1545 schuf der Knappschaftsarzt Georg Agricola von Joachimstal in dem erst heute wieder durch die Radiumfabrikation aus Uranpechblende berühmt gewordenen erzgebirgischen Bergstädtchen mit dem in einem klassischen Latein geschriebenen Werke: „De natura fossilium“ die erste wissenschaftliche Mineralkunde, aber erst nach 250 Jahren wird G. A. Werner, der Lehrer für Mineralogie und Bergbaukunde an der Bergschule in Freiberg, ebenfalls auf erzgebirgischem Boden, der Begründer der geologischen Wissenschaft. Zweieinhalb Jahrhunderte werden ausgefüllt mit fruchtlosen Streitigkeiten; Fragen über

das Wesen der Versteinerungen und den Einfluß der biblischen Sintflut auf die Bildung der Sedimentformationen stehen im Vordergrund des Interesses. Werner sichtet zum ersten Male, auf seine unmittelbaren Beobachtungen in der Natur gestützt, kritisch das Tatsachenmaterial, er schafft klare Definitionen, die zum Teil heute noch mustergültig sind und trennt zum ersten Male von der Mineralogie einen neuen Wissenszweig, die Geognosie, ab. Er führt den Formationsbegriff ein, den Cuvier etwa ein Jahrzehnt später paläontologisch begründet, und lehrt die aufbauende und zerstörende Tätigkeit des Wassers auf der Erde kennen, unterschätzt dagegen ganz und gar die Bedeutung des Vulkanismus, den er auf die heute tätigen Vulkane beschränkt. So sind nach ihm alle Gesteine mit Ausnahme der von den heutigen Vulkanen produzierten Laven wässerigen Ursprungs. Diese aus einem gewissen engen Gesichtskreis erklärliche einseitige Auffassung (Werner ist niemals über das Erzgebirge hinausgekommen) war auch von Einfluß auf seine räumlichen Vorstellungen über den Gebirgsbau, Werner kannte keine Dislokationen. Die Wernersche Lehre von der wässerigen Entstehung der Gesteine, der Neptunismus, rief den Widerspruch verschiedener Zeitgenossen hervor und die Betonung des Einflusses des feurigflüssigen Erdinnern, den Plutonismus, den der Engländer Hutton schuf und den die deutschen Naturforscher Lehmann und Füchsel als Gegner Werners eifrig verfochten. Füchsel, ein geborener Thüringer, aus Rudolstadt, Arzt in Ilmenau, ist auch der Autor der ersten wirklich geologischen Karte und ein nach seinen Verdiensten viel zu wenig gewürdigter ungemein scharfer Beobachter, der in mehrfacher Hinsicht Werner überragt. Er ist der erste, der die entwickelungsgeschichtliche Betrachtungsweise, gewissermaßen die ontologische Methode, in die Geologie einführt und zweifellos der Vorläufer des 6 bezw. 8 Jahrzehnte später von Hoff und von Lyell begründeten Aktualismus, der Anschauung, daß die verflossenen Vorgänge aus den gegenwärtigen zu erklären seien, wenn er in einer bei der Erfurter Akademie 1761 veröffentlichten Denkschrift mit dem Titel: „Historia terrae et maris ex historia Thüringiae per montium descriptionem eruta“ sagt: „Modus vero, quo natura hodierno adhuc tempore agit et corpora producit . . . . . pro norma assumendus est — alium non novimus.“

Die der genannten Denkschrift beigegebene Karte umfaßt das ostthüringische Bergvorland und einen Teil des südlich angrenzenden Gebirges. Sie ist nicht nach dem Gradnetz orientiert und besitzt die Ausstattung der alten geographischen Karten jener Zeit, d. h. ist eine Art landschaftlicher Darstellung aus der Vogelperspektive. Füchsel unterscheidet auf dieser Karte: 9 series montanae (Gebirgsformationen) und 6 Unterlager (series statuminis), dann noch ein fundamentum serierum, veteris terrae lapidosa superficies, also erstmals ein altes Grundgebirge in dem noch heute üblichen Sinne. Füchsel beobachtete auch Diskordanzen und Dislokationen und deutete sie richtig, indem er zu deren Erklärung sich in § 95 seiner Denkschrift folgendermaßen äußert: „Strata, inclinatione magna, ne dicam perpendiculari proxima procumbentia, a vi quodam movente, cum jam indurata fuerint, in talem irregularem decubitum debent esse redacta.“ Werners großes Ansehen verhinderte die Anerkennung Füchsels richtiger Vorstellungen, aber mit Werners Tode trat ein völliger Umschwung ein, denn auch seine bedeutendsten Schüler Alexander v. Humboldt und Leopold v. Buch mußten auf Grund ihrer auf zahlreichen Reisen gesammelten Erfahrungen die große Bedeutung des Vulkanismus für den Aufbau der Erdrinde anerkennen. Damit war der Neptunismus endgültig beseitigt und die letzte mittelalterliche Fessel von der Geologie genommen. Unter Führung L. v. Buchs vollzieht sich ein schneller glänzender Aufschwung im zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts. Die Paläontologie kommt durch Cuvier als Hilfswissenschaft hinzu. Cuvier aus Mömpelgard, in Stuttgart auf der Karlsschule erzogen, später in Paris, erkennt das Wesen der Leitversteinerungen, unabhängig von ihm der Ingenieur William Smith in England. Die Chronologie der Sedimente wird sicherer, die Gliederung der Formationen genauer und damit der mehr oder weniger verwickelte Bau der Gebirge der Deutung zugänglicher, zumal nunmehr dynamische Vorgänge in Zusammenhang mit dem Vulkanismus erklärt werden, zunächst von L. v. Buch, dann von B. Studer, der die Aufrichtung der Alpen auf den hebenden Einfluß der granitischen Zentralmassive zurückführt. Die fortschreitende Erkenntnis dieser Zusammenhänge führt Elie de Beaumont dazu, die Abkühlung der Erde, allerdings zunächst in sehr schematischer Weise, als agens movens heranzuziehen, das später, in den 60-er und 70-er Jahren, E. Dana und E. Süß mit besserer physikalischer Begründung zurückführen auf die durch Wärmeabgabe an den Weltenraum bedingte Schrumpfung, die sich in den oberen Teilen der Erdrinde in Tangentialschub und Faltung umsetzt.

Die gewaltige Vermehrung des Tatsachenmateriales fördert immer mehr das Bedürfnis nach kartographischer Darstellung größerer

zusammenhängender Gebiete. Schon 1799 entwirft L. v. Buch auf Veranlassung des preußischen Ministeriums eine „mineralogische Karte“ von Schlesien, und im Jahre 1826 kann der unermüdliche Forscher eine geologische Uebersichtskarte Deutschlands und der angrenzenden Gebiete herausgeben. Dadurch wird das Interesse für Geologie in weiteste Kreise getragen.

Ueberaus bemerkenswert ist es, daß im Gegensatz zu diesen eifrigen Bestrebungen in dieser ersten Periode der Entwickelung der geologischen Wissenschaft und Kartographie zunächst und bis in den Anfang des 19. Jahrhunderts hinein, wie schon Zittel gelegentlich bemerkt, die deutschen Universitäten keinen nennenswerten Anteil an den grundlegenden Arbeiten hatten, durch welche die Geologie und Paläontologie in die Reihe der Naturwissenschaften traten. Zu jener Zeit gab es an unseren Universitäten nur einen einzigen Professor der Naturgeschichte, der sich meist mit Zoologie und Botanik, in seltenen Fällen mit Mineralogie beschäftigte. Neben Werner, an der Bergschule in Freiburg, waren es Männer wie Lehmann, Füchsel, Alexander v. Humboldt, Leopold v. Buch, Freiesleben, Graf zu Münster, v. Hoff, Cuvier, Brogniart, Saussure, Hutton, W. Smith in Deutschland, Frankreich und England, die in erster Linie den Ausbau der Geologie besorgten, aber keinem akademischen Lehrkörper angehörten und als dann im Jahre 1808 in Deutschland ein erster Lehrstuhl für Mineralogie errichtet wurde, lag noch lange nicht der Schwerpunkt der Entwickelung der Geologie auf akademischem Boden.

Nach Leopold v. Buch übernimmt die Führung in der geologischen Kartographie v. Dechen, ein Bergmann, der im Jahre 1839 eine geologische Uebersichtskarte von Zentraleuropa (1:1300000) herausgibt, welche Deutschland, England, Frankreich und die Nachbarländer, nach Süden auch die gesamten Alpen umfaßt und nach Osten bis Ofenpest reicht. Die Karte stellt in 29 Farben die Buntheit des äußerst komplizierten geologischen Aufbaues dar und erscheint 30 Jahre später in einer neuen Auflage. Hauptsächlich hat aber v. Dechen in der Herstellung der schon ziemlich speziellen Karte der Rheinlande und Westfalens in 23 Blättern, 1:80000, eine ganz hervorragende Lebensarbeit geleistet.

5. Geologische Karten und Bergbau. Wohl ist die Geologie als Wissenschaft Selbstzweck, aber sie kann ebensowenig wie andere Wissenschaften, z. B. die Medizin, auf die praktische Nutzanwendung verzichten, ohne zu verkümmern. Und die Beziehungen der Geologie zum praktischen Leben und den technischen Wissenschaften sind ungemein vielseitig. Ganz besonders naheliegend fand man diese Beziehungen zwischen Geologie und Bergbau, so daß man, freilich irrtümlicherweise, behaupten konnte, die Geologie sei aus dem Bergbau hervorgegangen, während dieser doch erst durch die Geologie aus seiner vormals rein empirischen Ausübung in rationelle Bahnen geleitet wurde und sich erst dadurch zu jener gewaltigen Leistungsfähigkeit erheben konnte, die ihn in der Gegenwart kennzeichnet und in der jährlichen Produktion von Mineralschätzen im Werte von 16 Milliarden Mark ihren zahlenmäßigen Ausdruck findet. Ganz sicherlich haben die Bedürfnisse des Bergbaues von Anfang an (andere praktische Interessen kamen erst später hinzu) geologisch-kartographische Aufnahmen verschiedener Art und verschiedenen Umfanges ganz außerordentlich gefördert und es waren wohl auch in erster Linie praktisch montanistische Erwägungen, welche gegen Mitte des vorigen Jahrhunderts zur Einrichtung systematisch angelegter Landesdurchforschungen führten.

6. Aeltere Geologische Landesanstalten. Lag früher die Pflege geologischer Kartographie vornehmlich in den Händen einzelner Forscher oder gelehrter Gesellschaften, so nahmen später die Staaten diese wichtige Kulturaufgabe selbst in die Hand und gründeten zu diesem Zwecke besondere geologische Landesanstalten, d. h. wissenschaftliche geologische Institute, denen die Herstellung der geologischen Karten übertragen wurde und damit die systematische, wissenschaftliche und praktisch-geologische Durchforschung des Landes. Man ist längst darüber einig, daß gewisse große Fragen der Geologie nur auf diesem Wege gelöst werden, viele praktische Aufgaben aus dem Gebiete der Hydrologie, des Weg-, Eisenbahn- und Tunnelbaues usw. nur mit Hilfe der Geologie, mit Hilfe geologischer Spezialkarten durchgeführt werden können.

Wohl am frühesten, schon im Jahre 1835 begann das Königreich Sachsen eine erste Landesaufnahme unter der Leitung der Freiberger Geologen C. F. Naumann und B. v. Cotta im Maßstab 1:70000, welche eine für lange Zeit und in mancher Hinsicht heute noch musterhafte Karte schuf. Die erste wirkliche geologische Landesanstalt als festgefügte, staatlich organisierte Behörde entstand 1849 in der geologischen k. k. Reichsanstalt in Wien unter Haidinger, bald darauf der Geological survey of Great Britain und der Service de la carte géologique de la France; 1865 wird die Schweizer

Landesaufnahme beschlossen, 1869 trennt sich die Ungarische Landesaufnahme von der österreichischen ab und im gleichen Jahre erfährt die bis dahin nur als Kommission bestehende Bayrische Landesuntersuchung eine festere Organisation.

Im Jahre 1857 wurde in Württemberg die erste geologische Landesaufnahme vom Finanzministerium angeordnet und einer aus Quenstedt, O. Fraas und Deffner bestehenden Kommission übertragen, im Maßstab 1:50000 auf der vorhandenen mit Bergschraffierung versehenen topographischen Karte ausgeführt und in den 80-er Jahren vollendet. Um dieselbe Zeit entstanden in dem benachbarten Baden und Hessen ähnliche Aufnahmen, blieben aber zum Teil unvollendet.

7. **Die neueren Landesaufnahmen.** Die erste württembergische Landesaufnahme bedeutete zweifellos einen erheblichen Fortschritt in der geologischen Kartographie und war bis zu einem gewissen Grade vorbildlich. Als aber in den 60-er Jahren Preußen auf Anregung von Beyrich sich entschloß, in einem Maßstab 1:25000 zu kartieren, auf den sogenannten Meßtischblättern der Generalstabskarte mit der Terraindarstellung durch Höhenkurven an Stelle der bisher üblichen Bergschraffierung, da war der Anstoß für eine moderne, wirkliche geologische Spezialaufnahme gegeben. Ueberall erkannte man sofort an, daß nur auf einer derartigen topographischen Unterlage den neuzeitlichen wissenschaftlichen und praktischen Anforderungen an eine geologische Spezialkarte Rechnung getragen werden könne. 1873 trat die preußische geologische Landesanstalt definitiv ins Leben; in demselben Jahre folgten mit dem Auftrage, in gleichem Maßstabe zu kartieren, d. h. mit der Neubegründung einer geologischen Landesanstalt, das Königreich Sachsen und die Reichslande, 1882 Hessen, 1889 Baden, 1903 Württemberg, 1910 Bayern und verschiedene andere außerdeutsche bezw. außereuropäische Kulturstaaten, z. B. die Schweiz, Ungarn, Japan, die Vereinigten Staaten von Nordamerika u. a.

7a) Die topographische Grundlage. Die Ausführung und ganze Ausstattung der topographischen Unterlage ist für das geologische Kartenbild von ganz erheblichem Einfluß; neben einer korrekten Darstellung im Weg- und Wassernetz gilt das hauptsächlich für die Terraindarstellung. — In gewissen Fällen, nämlich bei Uebersichtskarten, besonders kleinen Maßstabes, verzichtet man vielfach auf jede Terraindarstellung zugunsten eines klaren geologischen Farbenbildes und einer möglichst weitgehenden Ausnutzung des kleinen Maßstabes für die geologischen Eintragungen (internationale geologische Karte von Europa, herausgegeben von der königlich preußischen geologischen Landesanstalt, 1:1500000; Lepsius, geologische Karte von Deutschland, 1:500000; Regelmannsche Uebersichtskarte des südwestlichen Deutschland 1:600000). Doch sollte ein derartiger Verzicht, der sich aus den angeführten Gründen sehr wohl rechtfertigen läßt, möglichst eingeschränkt werden. Im übrigen kann man hier den Mangel an Terraindarstellung etwas ausgleichen durch zweckmäßig verteilte, nicht zu vereinzelte Höhenzahlen.

Bekanntlich stellt man das Terrain in der Fläche durch zweierlei graphische Symbole dar: 1) durch Bergschraffierung und 2) durch Höhenkurven (Isohypsen oder Aequidistanten).

So plastisch die Bergschraffierung als Ausdruck der Geländeform meist wirkt, besonders auf Uebersichtskarten in kleinerem und kleinstem Maßstabe, so unzweckmäßig erweist sie sich für Eintragung geologischer Details und unsicher für die Fixierung der Feldbeobachtungen auf der Karte. Die Folge davon ist, daß der Geologe den Maßstab auf einer derartigen topographischen Unterlage bei weitem nicht ausnutzen kann und so zu einer mehr generellen Darstellung, als ihm lieb und nach dem Maßstabe der Karte nötig ist, gezwungen wird. Demgegenüber liefert die Höhenkurvenkarte eine für die geologische Kartierung geradezu ideale Geländedarstellung. Die jetzt von allen deutschen Staaten herausgegebenen Meßtischblätter 1:25000 sind sämtlich mit Höhenkurven ausgestattet, seit kurzem auch die Karte des Deutschen Reiches 1:200000; auch außerdeutsche Kulturstaaten, wie besonders die Schweiz, ferner Nordamerika, Kanada, Japan u. a. bedienen sich dieser Geländedarstellung bei Maßstäben noch bis zu 1:100000, die Uebersichtskarte der Schweiz sogar noch bei einem Maßstab 1:500000!

Die vertikalen Abstände der Höhenkurven voneinander werden in der Regel durch Meter ausgedrückt, in Nordamerika und Kanada durch englische Fuß und sind nun, je nach dem größeren oder kleineren Maßstab der Karte und der steileren oder sanfteren Geländeneigung, in verschiedenen Abständen gezogen und eingetragen von 50:50 bezw. 20:20 m auf Uebersichtskarten, von 10:10, 5:5 bezw. 2,5:2,5 m auf den topographischen Spezialkarten, den Meßtischblättern. Eine äußerst sorgsam ausgeführte Höhenschichtenkarte wurde dem Mittelrheintal auf badischer Seite zuteil, wo wegen der flachen, zum Teil tischebenen Geländegestaltung mit 5 selbst mit 2,5 m-Kurven kein anschauliches Oberflächenbild zu gewinnen war. Zwecks agronomisch-geolo-

gischer Kartierung war aber eine Darstellung der Oberfläche durch Höhenkurven nicht zu entbehren und so entschloß sich das großherzoglich badische topographische Bureau auf Antrag der geologischen Landesanstalt im Jahre 1892 die Höhenkurven zunächst versuchsweise auf Blatt Schwetzingen im Abstande von 1:1 m zu ziehen. Der Versuch übertraf alle Erwartungen und lehrte, wie in überraschender Weise auch hier topographische Gestaltung den geologischen Aufbau zum Ausdruck bringt, wie die geologischen Grenzen sehr genau den Höhenlinien folgen.

Man pflegt jetzt meist die Höhenschichtenkarten im Gegensatz zu der in Preußen üblichen einfarbigen Darstellung (Gewässer, Wegnetz, Höhenkurven sämtlich in Schwarz gehalten) in Dreifarbendruck herauszugeben und erzielt damit eine ausgezeichnet klare und übersichtliche Darstellung, wie das die neuen Höhenschichtenkarten, z. B. von Hessen, Baden, Württemberg u. a. beweisen. Die neue württembergische topographische Karte besitzt noch ihre besonderen kleinen Vorzüge z. B. darin, daß die Namen für die Gewässer blau gedruckt sind, daß an den Hauptstraßen die Kilometerzahlen stehen, daß sie überhaupt viel Einzelheiten enthalten. Nun ist allerdings mit dem Streben nach möglichster Vollständigkeit und kräftiger Betonung auch der kleinsten Details für diese topographischen Karten die Gefahr nahe gerückt, sie zu überladen, das geht dann natürlich auf Kosten der Uebersichtlichkeit und des Gesamtbildes. Unmittelbar unschön wirkt die auf manchen dieser Karten beliebte übermäßige Verdichtung der Waldsignaturen an ihren Außengrenzen und geradezu irreführend deshalb, weil sie einer Art Schummerung gleichend, Geländewölbungen vortäuschen, die gar nicht vorhanden sind. Außerdem bereiten diese und ähnliche für das topographische Bild zum mindesten unnötigen Uebertreibungen dem Geologen für seine koloristische Darstellung die größten Schwierigkeiten.

Kartographische Musterbilder von unübertroffener Harmonie in der Gesamtwirkung sind die schweizerischen Höhenschichtenkarten des Siegfriedatlas 1:25000 und 1:50000; sie zeigen sich auch den schwierigsten alpinen Geländedarstellungen gewachsen.

7b) Methode der Darstellung neuerer geologischer Karten. Diese richtet sich in erster Linie nach dem besonderen Zweck der Karte, ob sie als Spezialkarte oder als Uebersichtskarte, ob sie als geologische Karte mit besonderer Berücksichtigung verwickelter tektonischer Verhältnisse oder zur Darstellung technisch wichtiger Lagerstätten oder zur Erläuterung der Bodenverhältnisse in land- und forstwirtschaftlicher Hinsicht usw. dienen soll. — Im allgemeinen wird man bei der Herstellung eines geologischen Kartenbildes zunächst mit dem zur Verfügung stehenden Maßstab der topographischen Unterlage zu rechnen haben, denn Geologisches sollte in die Karte weder zu wenig noch zu viel eingetragen werden, d. h. es sollte der Maßstab einerseits so viel als möglich ausgenutzt, andererseits aber auch eine die Uebersichtlichkeit störende Ueberladung mit Details vermieden werden. Ganz besondere Mißstände entstehen dann, wenn in schon topographisch überladene Karten noch zahlreiche geologische Details eingetragen werden müssen, dann wird in der Regel die Lesbarkeit der Karte illusorisch.

Im übrigen hat man zu berücksichtigen, daß die Detaillierung in der Darstellung mit dem Maßstab in geometrischer Progression zunehmen darf. Wie weit man darin zu gehen hat, hängt vom Takt und der Uebung und dann natürlich auch von den an die Karte zu stellenden Anforderungen ab. Dann muß man sich bewußt bleiben, daß die geologische Karte nicht Selbstzweck, sondern dazu da ist, wissenschaftlich und praktisch ausgenutzt zu werden und daß diese Ausnutzung mit dem Maßstab ihre Grenzen hat. Wir haben Uebersichtskarten, die sehr detailreich, aber deshalb noch keine Spezialkarten sind, z. B. die bayrische Karte 1:100000, die von Aufnahmen 1:25000 reduziert wurde. Auch die von der preußischen geologischen Landesanstalt herausgegebene internationale geologische Karte von Europa 1:1500000, Lepsius' geologische Karte von Deutschland, die vom königlich württembergischen statistischen Landesamte herausgegebene Regelmannsche Karte von Südwestdeutschland 1:600000 gehören hierher. Die im Verhältnis zu einem kleinen Maßstab allzu zahlreich eingetragenen Einzelheiten können nurmehr einem bestimmten allgemeinen Ueberblick zur Erkenntnis gewisser großer Zusammenhänge dienen, nicht aber einer unmittelbaren Verwertung, da mit der Möglichkeit genauer topographischer Orientierung auf solchen Karten auch jede speziellere geologische Ausnutzung ausgeschlossen ist.

7c) Uebertreibung in der Darstellung. Bei den geologischen Eintragungen in die Karte ist auf eine maßstäbliche Wiedergabe großer Wert zu legen, sonst erhält man ein geologisches Zerrbild. Oft leiden die Eintragungen von Einzelvorkommen an namhafter Uebertreibung, und zwar begegnet man dieser Erscheinung begreiflicherweise häufiger auf Uebersichtskarten als auf Spezialkarten, doch ist sie auch auf diesen nicht ganz zu vermeiden, zuweilen sogar geboten, besonders wenn es sich um Einzeichnung von an sich wenig mächtigen, aber geologisch oder technisch wichtigen Bildungen handelt; man denke nur an Erz- oder Mineral-

gänge, an Erzlager oder petrographisch interessante untergeordnete Einlagerungen. Erz- und Mineralgänge müssen auf einer Spezialkarte, auch wenn sie nur wenig mächtig sind, möglichst vollständig eingetragen werden. Wenn man aber z. B. einen vielleicht 2 m starken Gang, der als Erzgang eine bedeutende Masse darstellt und deshalb auf einer Karte 1:25000 eine gut sichtbare Darstellung verlangt, durch eine etwa zwei Drittelmillimeter starke farbige Linie wiedergibt, dann macht man sich schon einer achtfachen Uebertreibung schuldig. Maßstäblich dürfte die Ganglinie nur $^1/_{12}$ mm dick sein, aber eine derartig feine Linie wäre kaum erkennbar, der Zweck der Darstellung demnach verfehlt, also muß ich in diesem Falle übertreiben. Und wenn man z. B. bei der Kartierung von Sedimentformationen bemerkenswerte fossilführende Horizonte, die vielleicht kaum einen Meter mächtig sind, durch kräftige farbige Linien markiert, um damit dem Kartenbilde charakteristische Züge hinzuzufügen, die den Aufbau klarer hervortreten lassen und auch paläontologisch von Wert sind, dann muß ich wiederum die Darstellung stark übertreiben, aber auch beachten, daß gewisse Grenzen hierbei nicht überschritten werden dürfen und eine Häufung solcher stark übertreibender Darstellungen auf einem verhältnismäßig kleinen Raume das Gegenteil von dem hervorruft, was bezweckt wird: ein zwar deutliches, aber doch verzerrtes, falsches Bild.

Die Herstellung guter Spezialkarten erfordert viel Geduld, große Hingabe, reichlichste Erfahrung und Gewissenhaftigkeit. Gelegentlich aber werden nicht bloß Uebersichtskarten, sondern auch Spezialkarten veröffentlicht, denen die Unwahrscheinlichkeit an der Stirn geschrieben steht. Weniger bedenklich sind noch solche, die mehr darstellen als möglich ist, bedenklicher andere, die geradezu auf falscher räumlicher Vorstellung beruhen.

Bei der Bewertung der Spezialkarten muß man auch wissen, welcher Grad von Genauigkeit den zur Unterscheidung und Abgrenzung gebrachten Massen zukommt. Eruptivgesteine, die mit durchgreifender Lagerung durch Sedimentformationen hindurchsetzen, z. B. Basaltgänge in der Trias, Porphyrgänge im Gneißgebirge, lassen sich, sofern nicht lokale Ueberschüttung die Beobachtung überhaupt verhindert, in der Regel mit aller Schärfe verfolgen, abgrenzen und eintragen. Oft recht schwierig kann sich dagegen die Abgrenzung im Sedimentgebirge gestalten, ganz besonders gilt das auch für die jüngeren und jüngsten Ablagerungen. Bei fossilreichen Sedimenten sind Leitfossilien sichere Wegweiser; in anderen sind es charakteristische petrographische Merkmale, die sich oft auf erstaunlich weite Erstreckung vollkommen gleich bleiben, man denke nur an die schwäbischen Posidonienschiefer, an die Kupferschiefer des Perm, an die Lehrbergbank im Keuper u. a. Dagegen bereiten z. B. die fossilarmen bis fossilfreien und dazu petrographisch unscharf ausgebildeten verschiedenen Horizonte der mächtigen Buntsandstein- oder Rotliegendablagerungen der Abgrenzung und Parallelisierung für die kartographische Darstellung große Schwierigkeiten. Eine durchaus einwandfreie übereinstimmende Gliederung, Parallelisierung und kartographische Darstellung dieser in Deutschland so weit verbreiteten mächtigen Formationen ist noch nicht völlig geglückt.

7d) Farbige Darstellung. Die geologischen Karten sind in der Regel koloriert; an Stelle der farbigen Darstellung tritt, besonders bei kleineren Karten, um Kosten zu sparen, die Unterscheidung durch lediglich schwarze Symbole, Schraffierung und Aehnliches. Nur ein staatliches Institut, nämlich die geologische Landesanstalt von Bosnien-Herzegowina, gibt keine kolorierten Karten heraus, sondern Schwarzdrucke, nur schwarz eingezeichnete Grenzen, es dem Käufer überlassend, sich die Karte durch nachträgliches Handkolorit selbst fertig zu stellen, ein Verfahren, welches besonders bei einem komplizierten Verlauf der Grenzen, die Keime zu reichlichen kartographischen Irrtümern in sich trägt.

Die Farbensymbolik der geologischen Karten ist eine ungemein mannigfaltige; beinahe die ganze internationale Raddesche Farbenskala findet man vertreten, dazu kommen noch alle möglichen Kombinationen, die durch andersfarbige Aufdrucke in Form von engen und weiten, horizontalen, diagonalen, vertikalen, zusammenhängenden oder unterbrochenen, gleichen oder alternierenden Strichlagen, auch Kreuzstrichlagen erzielt werden, auch Strichlagen auf weißem Grunde bezw. verschiedenartige weiße Aussparungen der Vollfarben usw. Ein beliebtes Mittel, von gewissen kräftigen Vollfarben Halbtöne zu erzeugen, ist eine Schraffierung mit dieser Farbe auf weißem Grunde, die so fein ist, daß sie, ohne Lupe betrachtet, wie eine Vollfarbe wirkt.

Es würde natürlich das schnelle Lesen und Verstehen der verschiedensten geologischen Karten wesentlich erleichtern, wenn man sich für die Farbenbezeichnung der Formationen und Eruptivgesteine international verständigt hätte. Allein das ist bis jetzt noch nicht oder nur bis zu einem gewissen Grade geschehen anläßlich der von der preußischen geologischen Landesanstalt im Auftrage der internationalen Geologenkongresse herausgegebenen internationalen

Karte von Europa. Diese hierbei aufgestellte internationale geologische Farbenskala sollte wenigstens bindend für Uebersichtskarten sein und wird auch von einigen, z. B. von der Regelmannschen und Lepsiusschen Uebersichtskarte angewendet, obwohl sie einige Verbesserungen vertragen könnte, Das gilt nicht bloß für die Farben, sondern auch für die Buchstabensymbolik z. B. der Eruptivgesteine.

Für die Kolorierung von Spezialkarten ist die internationale Skala deshalb nicht ohne weiteres zu übernehmen, weil sie nicht umfangreich genug ist. Einige Farben dieser haben sich ja für gewisse Formationen eingebürgert, z. B. Hellgrün für Kreide, Gelb für Tertiär, Hellbraun für Diluvium und möglicherweise hätte sich noch eine weitere Annäherung und Uebereinstimmung erreichen lassen, wenn man nicht den richtigen Augenblick zur Verständigung verpaßt hätte. Heute, wo sich die meisten, Spezialkarten herausgebenden Kulturstaaten schon auf ihre Farbenskalen festgelegt haben, stößt jeder Versuch in dieser Richtung auf unüberwindliche Schwierigkeiten und so muß man sich schon mit der Tatsache abfinden, die allerverschiedensten, weitest voneinander abliegenden Formationen mit der gleichen Farbe dargestellt zu finden. Das gilt z. B. für das beliebte Karminrot, das eigentlich nach dem Vorgange von L. v. Buch und v. Dechen für saure kristalline Gesteine reserviert schien, das wir aber einmal für Trias, ein andermal für Glazial verwendet finden. Nachdem die Uebereinstimmung glücklich dahin gelangt ist, daß ziemlich allgemein lebhafte gelbe Farbentöne für Tertiär, lebhaft grüne für Kreide verwendet werden, muß es stören, wenn diese Farben unerwartet auf gewissen geologischen Karten eine umgekehrte Verwendung finden.

Im allgemeinen sollte, im Interesse eines plastisch wirkenden Kartenbildes, darauf gesehen werden, daß gewisse Kontraste im Alter, in der Lagerung und stofflichen Zusammensetzung auch entsprechend farbig zum Ausdruck kommen, daß z. B. Grund- und Deckgebirge sich scharf abheben. Auf verschiedenen Karten vermißt man das. Wie sehr darunter der Gesamteindruck leidet, lehren manche sächsische Blätter des östlichen Erzgebirges, wo sich z. B. gneißiges Grundgebirge und kretacëisches Deckgebirge farbig nur wenig unterscheiden. Umgekehrt ist es wieder nötig, alle dem Alter und der Entstehung nach zusammengehörigen Schichtengruppen koloristisch möglichst einheitlich zu behandeln.

Abgedeckte Karten. Wo es darauf ankommt, besonders auf Uebersichtskarten ein möglichst klares Bild vom Aufbau des älteren Untergrundes zu geben, läßt man, sofern hinreichend zahlreiche Beobachtungen die Konstruktion gestatten, die das ältere Gebirge verhüllende Decke von jüngeren und jüngsten Bildungen weg, d. h. man liefert abgedeckte Karten. Blatt Chemnitz der sächsischen geologischen Spezialkarte liefert ein gutes Beispiel für die Anwendung dieses Prinzips auf Spezialkarten: es ist in zwei Ausgaben hergestellt, erstens mit der weitverbreiteten Diluvialhülle und dann abgedeckt, ohne diese und lehrt, welche große Vorteile diese Methode für die übersichtliche Beurteilung der Untergrundsverhältnisse eines stark besiedelten Gebietes darbietet. England veröffentlicht überhaupt zweierlei Ausgaben, abgedeckte und nicht abgedeckte. Nicht zu empfehlen ist es, auch nicht auf Uebersichtskarten, einen Teil eines größeren Gebietes abzudecken und den anderen nicht. Will man den älteren Untergrund, wo es möglich ist, neben der diluvialen Decke zur Darstellung bringen, so kann das nach einem Prinzip geschehen, das auf Blatt Leipzig vom Verfasser, dann in umfangreicher Weise auf der geologischen Uebersichtskarte der Mansfelder Mulde von Beyschlag, auf der internationalen Uebersichtskarte des südlichen Rußland, auf badischen und württembergischen Spezialkarten zur Anwendung gelangt ist und farbensymbolisch darin besteht, daß man auf die lichte diluviale Vollfarbe die gesättigtere Farbe für den älteren Untergrund aber nur als Strichlage aufdruckt, also gewissermaßen den Untergrund hindurchschimmern läßt. Man kann so durch zweckmäßig gewählte Schraffen das Profil: älterer Untergrund mit dünner Diluvialdecke in allen möglichen Kombinationen zur Anwendung bringen (wie das z. B. vom Verfasser zuerst auf Blatt Neckargemünd geschehen ist), und gleichzeitig durch horizontalen Verlauf der Schraffen einen schwer durchlässigen, durch einen vertikalen einen leicht durchlässigen Untergrund anzeigen. Ganz besonders wichtig ist diese Methode auf Spezialkarten, wo es sich darum handelt, zwecks Berücksichtigung bodenkundlicher Verhältnisse dünne Decken von agronomisch wichtigen Diluvialbildungen auf älterem Gebirge möglichst vollständig zu verzeichnen.

Neben den Farben kommen entsprechende Buchstabensymbole zur Anwendung; sie werden in die Karte eingetragen und erleichtern ganz wesentlich das Lesen der Karte und machen die Farbenareale eindeutig. Manchen Karten fehlen sie leider, so den meisten der übrigens vortrefflichen neueren Schweizer Blätter. Das Buchstabensymbol soll im erkenntlichen Zusammenhange mit der Gesteins- oder Formationsbezeichnung stehen, welche es markiert, also am ein-

fachsten dem Anfangsbuchstaben entsprechen, so: m = Muschelkalk, k = Keuper, c = Carbon, t = Tertiär bezw. mi = Miocän. Für Unterabteilungen kommen weitere Buchstaben bezw. Zahlen hinzu, demnach bedeutet: mu = unterer Muschelkalk und mu_1, mu_2, mu_3 = untere, mittlere, obere Stufe des unteren Muschelkalkes. Einzelne fossile Leithorizonte sind dann durch farbige Linien mit beigesetzten, griechischen Buchstaben auszuzeichnen, z. B. die Spiriferinenbank in dem mittleren Abschnitt des unteren Muschelkalkes (mu_2) durch σ.

Die Eruptivgesteine, die primären Urausscheidungen der Erdrinde, die stofflichen Ursprungsmaterialien für die Sedimente pflegt man prinzipiell durch große Anfangsbuchstaben auszudrücken, also Granit durch G, Syenit durch S, Porphyr durch P und im Gegensatz hierzu die Sedimente und metamorphe Schiefer durch kleine; Urtonschiefer (Phyllit) = p, Sandstein = s usw. Eine davon abweichende Darstellung z. B. auf der internationalen Karte γ = Granit, β = Basalt ist nicht empfehlenswert, noch weniger die Bezeichnung der Sedimente durch große Buchstaben, wie auf der älteren württembergischen Karte.

7d) Farbenerklärung, Legende. Alle auf der Karte zur Anwendung kommenden Farben und Buchstabensymbole findet man schließlich in der Farbenerklärung (der Legende) am Rande vereinigt in Farbentäfelchen mit eingesetztem Buchstabensymbol in geologischer Reihenfolge vom Jüngsten zu dem Aeltesten fortschreitend. In der Regel beschränkt sich die Erläuterung des Täfelchens auf eine knappe Formations- oder Gesteinsbezeichnung, z. B. | mo_1 | = Trochitenkalk oder sie ist ausführlicher gehalten und gibt, wie auf den preußischen und noch mehr auf den württembergischen Karten auch Aufschluß über die stoffliche Zusammensetzung.

Auf den ungarischen Blättern sind die Buchstabensymbole in den Farbenfeldern durch Zahlen ersetzt, d. h. die Schilder der Legende sind fortlaufend mit Nummern versehen und diese als Symbole in die Karte eingetragen, was zur Folge hat, daß dasselbe Farbenfeld auf nahe beieinander liegenden Blättern verschiedene Nummern erhält, da zwar die Reihenfolge der Farbenschilder immer die gleiche durch das geologische Alter bedingte ist, die Zahl aber der ausgeschiedenen Bildungen von Blatt zu Blatt wechselt.

7e) Besondere Symbole. Zum Verständnis der Tektonik sind Angaben über die Schichtenlagerung erwünscht, Zeichen für Streichen und Fallen der Schichten, für schwebende, sattelförmige, muldenförmige Lagerung, Verwerfungen und Flexuren, ganz besonders aber Randprofile. Diese fehlen leider vielen Spezialkarten, sie wurden erstmals nach dem Vorgange der alten sächsischen Naumannschen Karte, den neueren sächsischen Spezialkarten beigegeben, finden sich auch auf den hessischen und elsässer Blättern, auf den neueren württembergischen und seit kurzer Zeit auch auf den preußischen Karten. Daß man solche schnell orientierende Profile auch auf manchen Uebersichtskarten anbringen kann, sieht man auf der Regelmannschen Karte. — Eine sogenannte Schichtentafel, d. h. eine Zusammenstellung aller auf der Karte vertretenen Sedimente in maßstäblicher Mächtigkeit und normaler Uebereinanderfolge eines Vertikalschnittes zusammengefaßt, ergänzt das Bild des Schichtenaufbaues und kann für gewisse praktische Feststellungen, z. B. bei Tiefbohrungen, von Nutzen sein. Wir finden diese Einrichtung auf badischen, württembergischen und neueren preußischen Karten und auf den sogenannten Folioausgaben des Geological survey of the United states.

Endlich sind auf den meisten geologischen, besonders den speziellen geologischen Karten noch Angaben vorgesehen für gewöhnliche und Mineralquellen, für Thermen, für Erdfälle, Stollen, Schächte, für Steinbrüche, Lehm-, Sand- und Kiesgruben, für Mineral- und Erzvorkommnisse und Fossilfundorte.

8. Spezial- und Uebersichtskarten. Nach dem größeren oder kleineren Maßstabe und der mehr oder weniger detaillierten Darstellung unterscheidet man, wie das schon aus den bisherigen Darlegungen zu ersehen ist, geologische Spezialkarten und Uebersichtskarten, wobei jedoch zu berücksichtigen ist, daß die Trennung nicht konventionell feststeht und nicht an einen ganz bestimmten Maßstab gebunden ist. Wohl wird man nicht zweifelhaft sein, einerseits geologische Karten im Maßstab 1:25000 oder 1:50000 (vielleicht auch noch 1:75000 für nicht zu weitgehende praktische Anforderungen) als Spezialkarten zu bezeichnen, andererseits Karten mit einem Maßstab 1:200000 und darunter als Uebersichtskarten, dagegen kann unter Umständen z. B. für einen Maßstab 1:100000 die Entscheidung unsicher werden, wenn man etwa an die bayrische Karte denkt, die sich durch eine minutiöse Darstellung eines großen Details auszeichnet, weil sie durch Reduktion aus Aufnahmen 1:25000 hervorgegangen ist. Sie versagt aber trotzdem im allgemeinen für die praktische Ausnutzung, besonders weil die Terraindarstellung fehlt und damit jede genauere topographische Orientierung ausgeschlossen ist. Als Spezialkarte ist sie darum nicht zu bezeichnen.

9. Agrogeologische Karten. Einen besonderen Typ bilden die agrogeologischen Spezialkarten. Zwar ist jede gute geologische Spezialkarte bis zu einem gewissen Grade und insofern Bodenkarte, als allen darauf unterschiedenen geologischen Bildungen besondere Bodenarten entsprechen, die sich in ihrem physikalischen und stofflichen Verhalten aus dem geologischen Untergrund erklären. Aber den Anforderungen der Bodenkunde ist mit diesen rein geologischen Angaben, besonders in den großen Diluvialgebieten wegen des ungemein schnell wechselnden tieferen geologischen Untergrundes und vertikalen Aufbaues nicht genügt. Es müssen noch speziell bodenkundliche Ergänzungen hinzukommen; so entstehen die agrogeologischen Karten. Auch bei der Ausgestaltung dieser ging Preußen bahnbrechend voran. Im norddeutschen Flachlande hatte dieser größte deutsche Bundesstaat eine ungeheure Fläche diluvialer Aufschüttungen zu kartieren. Der hochentwickelte Ackerbau dieses Gebietes nötigte zwecks rationeller Ausnutzung der Bodenwerte zu eingehendster Untersuchung auch des Untergrundes, so gelangte man zum Studium des Bodenprofiles, dann zur Eintragung desselben in die Karte, endlich zu seiner Darstellung in der Fläche. Der Name Orth ist mit dieser Entwickelung der agrogeologischen Kartographie rühmlichst verbunden. Diese Methode ist von Elsaß-Lothringen, Sachsen, Hessen, Baden, von Württemberg, unlängst auch von Bayern übernommen worden und beschränkt sich zunächst auf das Quartärland. Eine Uebertragung derselben auf das ältere Bergland fehlte bisher. Diese Lücke wurde durch die neue württembergische geologische Landesaufnahme ausgefüllt. Nähere Angaben über diese Arten agrogeologischer Karten finden sich der nachfolgenden Besprechung der geologisch-kartographischen Leistungen der einzelnen Kulturstaaten eingefügt.

Eine weitere Gruppe bilden die reinen Bodenkarten, die nur stoffliche Bestandskarten sein wollen, von den geologischen Beziehungen möglichst oder ganz absehen und gewissermaßen Ertragskarten darstellen; man findet auf diesen die Böden nach dem alten Thärschen Einteilungsprinzip in Tonböden, Sandböden usw. und nur nach diesem dargestellt; sie fallen deshalb schon außerhalb des Rahmens dieser Besprechung und mögen hiermit nur kurz erwähnt werden.

Dagegen verdient zuletzt noch ein Kartentyp, der zwar auch in die Gruppe der Ertragskarten fällt, aber doch in enger Fühlung mit der Geologie steht, besondere Berücksichtigung, das ist die von der königlich preußischen geologischen Landesanstalt herausgegebene Karte der Erzlagerstätten des deutschen Reiches; diese beruht auf einer eigenartigen, sinnreichen graphischen Darstellung und soll im Anschluß an die preußischen Publikationen näher besprochen werden.

B. Spezieller Teil.

Die geologischen Landesaufnahmen der einzelnen Kulturstaaten.

Der nachfolgende Ueberblick beginnt mit Deutschland, daran schließen sich die übrigen europäischen Kulturstaaten in alphabetischer Ordnung: Belgien, Bulgarien, Dänemark, Frankreich, Großbritannien mit Irland, Italien, Niederlande, Norwegen, Oesterreich mit Ungarn, Herzegowina-Bosnien, Galizien, Kroatien und Slavonien, Portugal, Rumänien, Rußland mit Finnland, Schweden, Schweiz, Spanien und die anderen Erdteile: Asien mit Japan und Indien, Afrika, Australien, Nordamerika, Südamerika.

Europa.

Deutschland. — 1. Preußen. Die königlich preußische geologische Landesanstalt trat im Jahre 1873 unter Beyrich und Hauchecorne ins Leben. Vor ihrer Begründung waren schon verschiedene Teile der Monarchie in kleinerem oder größerem Maßstab aufgenommen worden. Zu diesen Vorläufern der geologischen Landesaufnahme zählt in erster Linie die große Dechensche Karte der Rheinprovinz und von Westfalen 1859 (1:80000 in 35 Blättern). Als ganz hervorragende Leistung eines einzelnen Mannes gibt diese Karte schon ein recht detailliertes Bild eines großen und zum Teil recht kompliziert aufgebauten Teiles der preußischen Monarchie (vulkanische Eifel!) und leistet auch heute noch namhafte Dienste. Zu den bedeutenderen Karten dieser Art gehören noch folgende, (sämtlich im Maßstabe 1:100000): Ewalds Provinz Sachsen 1864, Niederschlesien von Beyrich, Rose, Roth, Runge 1860; F. Römers und Carnalls Oberschlesien 1870; Strombecks Karte von Braunschweig 1856, Berendts Flachlandskarte der Provinz Preußen, herausgegeben von der physikalisch-ökonomischen Gesellschaft in Königsberg.

Schon 1862 hatten sich die thüringischen Staaten, 1866 die neu hinzugekommenen Provinzen Hannover und Hessen zum Zwecke gemeinsamer Kartierung mit Preußen vereinigt und im Jahre 1866 wurden bereits die ersten Versuche unternommen, die Kartierung mit einem spezielleren Maßstabe als bisher auszuführen. Die an die Spitze der geologischen Landesanstalt berufenen Männer sahen voraus, daß es nur so gelingen werde, den sich steigernden, wissenschaftlichen und praktischen Anforderungen an eine systematisch durchgeführte Landesaufnahme voll

gerecht zu werden. Da die ersten Versuche überaus günstig ausgefallen waren, wurden nunmehr die sogenannten Meßtischblätter, d. h. die damals auch erst in Publikation begriffenen Generalstabsblätter mit Maßstab 1:25000 zur offiziellen Grundlage der neuen geologischen Landesaufnahme gewählt.

Zurzeit verfügt die königlich preußische geologische Landesanstalt über einen Stab von 76 kartierenden Geologen, einschließlich der 11 freiwilligen Mitarbeiter, dazu kommen noch 4 Chemiker. Der Etat beziffert sich auf 900 000 M. *In ihrer festgefügten Organisation, zielbewußten Arbeitsteilung und -leistung und Ausstattung mit Hilfsmitteln* überragt sie alle geologischen Landesanstalten der Gegenwart. In den 40 Jahren seit Bestehen der Anstalt sind rund 1100 Blätter 1:25000 veröffentlicht worden, ein namhafter Teil aus dem Bereiche der norddeutschen Tiefebene, also in agrogeologischer Aufnahme. Im ganzen werden von ihr folgende verschiedene Kartenwerke herausgegeben:

1. Die gewöhnlichen geologischen Karten 1:25000;
2. die agrogeologischen Karten der norddeutschen Tiefebene;
3. die Erzlagerstättenkarten des deutschen Reiches;
4. verschiedene Uebersichtskarten nach Bedarf;
5. die internationale geologische Karte Europas.

1. *Die gewöhnlichen Karten.* Bei diesen kommen die üblichen Methoden der Darstellung und Ausstattung in Betracht, die schon im allgemeinen Teil besprochen wurden. Das braucht hier nicht wiederholt zu werden.

2. *Die agrogeologischen Karten.* Die agrogeologischen Karten dagegen haben namhafte Abweichungen und Ergänzungen aufzuweisen, mit denen wir uns jetzt bekannt machen wollen.

Die in den Jahren 1864 bis 1867 auf Veranlassung des preußischen Landwirtschaftsministers vom Major v. *Bennigsen-Förder* ausgearbeitete Bodenkarte des Erd-, Schwemm- und Flachlandes der Umgegend von Halle a. S. dürfte den ersten Anstoß gegeben haben. Dann folgt die *Orth*sche Kartierung des schlesischen Schwemmlandes, wo zum ersten Male der Versuch gemacht wird, an Stelle zusammenhangloser Einzeleintragungen das Bodenprofil flächenhaft darzustellen, eine Neuerung, die prinzipiell entscheidend wird für die gesamte agrogeologische Kartierung nicht bloß in Preußen, sondern auch auswärts. Sie erfährt dann in der preußischen Landesanstalt durch *Berendt*, *Wahnschaffe* u. a. eine wesentliche Ergänzung und Vervollkommnung und bringt gegenwärtig die Bodenverhältnisse durch folgende Zeichensprache zum Ausdruck. Sie erweitert zunächst die geologische Darstellung, denn die preußische agrogeologische Karte will zuerst eine geologische sein und stellt die zutage tretenden Schichten — es handelt sich um die in Norddeutschland ungemein mannigfaltig ausgebildete Serie der alluvialen und diluvialen Ablagerungen — dar, wie sonst auf den Spezialkarten, durch gewisse Farben und schwarze Buchstabensymbole (a = Alluvium; dm = Diluvialmergel; ds = Diluvialsand usw.). Dann kommen, was neu ist, farbige Symbole hinzu, die die besondere petrographische Ausbildung markieren, eine schräge, z. B. braune, Strichlage bedeutet Lehm, eine vertikale Ton, feine Punkte bedeuten Sand, Ringel: Kies, Kreuzchen: Blöcke. Stehen diese Signaturen eng, dann beziehen sie sich auf die zutage gehenden Schichten, stehen sie weitläufig, dann auf den Untergrund. Es würde also ein Feld mit feinen, dicht gestellten Punkten und nicht enger, sondern weitläufiger schräger Reißung bedeuten: Sand wird unterlagert von Lehm; und in entsprechender Weise wird auch das schwarze Buchstabensymbol ergänzt zu einem Bruche und würde etwa entsprechend lauten: $\frac{\text{as}}{\text{dm}}$ Alluvialsand wird unterlagert von Geschiebelehm. Soweit ist die Darstellung eine rein geologische mit petrographischen Ergänzungen. Zur bodenkundlichen Charakteristik dienen nun in deutlich hervortretendem Druck (in Zinnober) eingesetzte Mächtigkeitszahlen, die Dezimeter bedeuten, und Buchstabensymbole: L, M, H, K, G, S für: Lehm, Mergel, Humus, Kalk, Grand (Kies), Sand oder in Kombination SL = sandiger Lehm, HL = humoser Lehm und mit dem prosodischen Zeichen kurz = ˘ versehen: wenig, lang = ¯ : stark, d. h. $\bar{\text{H}}$SL = stark humoser Lehm usw. Durch diese Zeichen werden nun auch die durch Bohrungen ermittelten Bodenprofile ausgedrückt, so bedeutet

$$\frac{5\ \breve{\text{H}}\text{L}}{\frac{6\ \text{SL}}{8\ \text{KM}}}$$

: die bis 2 m Tiefe gehende Handbohrung hat erschlossen: oben 5 dcm schwach humosen Lehm, darunter folgen 6 dcm sandiger Lehm, zu unterst 8 dcm kalkreicher Mergel. Solche Bodenprofile sind in gewissen, ihrer Gültigkeit entsprechenden Abständen auf der Karte eingetragen, sie sind in der Regel die Mittelwerte der in großer Anzahl ausgeführten Handbohrungen, von denen zur Ermittelung der Boden- und Untergrundverhältnisse auf der Fläche einer Karte 1:25000 eine recht große Anzahl, je nach der einfacheren oder

komplizierteren Zusammensetzung 1000 bis 5000 nötig sind. Von diesen kommt, wie bemerkt, nur ein kleiner Teil von charakteristischen Mittelwerten in die Karte. Ein weißes Blatt mit der Situation aller Bohrungen und ein Verzeichnis aller Bohrwerte bilden die Bohrkarte und das Bohrregister. Sie wurden früher jeder Karte beigegeben, jetzt geschieht das nur auf besonderen Wunsch und gegen geringe Entschädigung.

In diesen agrogeologischen Karten sind demnach alle wesentlichen Angaben vereinigt, die zur Beurteilung des Bodenwertes gebraucht werden: wir erkennen die Beschaffenheit des gesamten Bodenprofiles von der Ackerkrume bis in den tieferen Untergrund nach seiner stofflichen Zusammensetzung und seinem physikalischen, insbesondere hydrologischen Verhalten und dann — aus dem Verlaufe der Höhenlinien — die Oberflächengestaltung. In den beigegebenen Erläuterungen werden diese Feststellungen durch chemische Analysen und dann auch durch zahlreiche mechanische, d. h. Schlämmanalysen ergänzt, welche den quantitativen Aufbau der verschiedenen Böden aus Grobsand, Feinsand, Ton zum Ausdruck bringen und damit einen näheren Einblick in die Bodenphysik, Verhalten gegen Wasser, Erwärmungsfähigkeit usw. gewähren. So ist alles angegeben, was man füglich von einer agrogeologischen Karte im Maßstab 1:25000 zur Aufklärung der Bodenverhältnisse erwarten kann. Preußen wird das ganze norddeutsche Flachland in über 1000 solchen Blättern in dieser Weise aufnehmen und damit ein Bodenkulturwerk schaffen, das seinesgleichen nicht hat. Handelt es sich darum, noch speziellere Bodenkarten zu entwerfen, sogenannte Gutskarten, deren Ausführung die geologische Landesanstalt auf Antrag und Kosten der Besitzer übernimmt, dann liefern diese geologischen Meßtischblätter ebenfalls die zuverlässigste Grundlage, auf welcher weiter zu bauen ist.

3. Die Lagerstättenkarte des deutschen Reiches (herausgegeben von der preußischen geologischen Landesanstalt unter Leitung von F. Beyschlag).

Ein zweifellos volkswirtschaftlich ungemein wichtiges, gemeinnütziges kartographisches Unternehmen, das durch eine sinnreiche, originelle Symbolik geologisches Vorkommen, Zusammensetzung und Wertverhältnisse der technisch nutzbaren Lagerstätten Deutschlands auf das Jahr der Herausgabe bezogen, veranschaulicht. Die Eintragungen erfolgen auf der vortrefflichen neuen Isohypsenkarte des Deutschen Reiches 1:200000 mit Dreifarbendruck. Die Karte ist als solche geologisch nicht koloriert und enthält nur geologische Farbenangaben in der unmittelbaren Nähe der eingetragenen Lagerstätte bezw. da, wo es sich darum handelt, das Ausstreichen einer flözförmigen Lagerstätte mit der Außengrenze zu markieren, demnach nach außen scharf, nach innen abgetuscht erscheinende Bänder in der Formationsfarbe der betreffenden Ablagerung. Die Karte soll einen klaren Ueberblick geben über die nachgewiesene Verbreitung der nutzbaren Lagerstätten Deutschlands und im einzelnen Aufschluß über folgende sechs Punkte:

a) Die Substanz der Lagerstätten und ihre Form, ob gangförmig, lagerartig, ob Zink-, Blei- oder Eisenerze usw. b) Das geologische Alter des Nebengesteins. c) Die Namen der Bergwerke, die auf schmale, in drei verschiedenen Farben (gelb, weiß, braun) gehaltene Streifen gedruckt sind und anzeigen sollen, ob die Gruben in Förderung, im Aufschluß oder außer Betrieb sind. Nicht praktisch gewordene Mutungen wurden nicht berücksichtigt. d) Die relative wirtschaftliche Bedeutung der Jahresproduktion, umfassend Abstufungen von weniger als $^1/_{10}$ Million, $^1/_2$ Million, 5 Millionen Mark, ausgedrückt durch verschiedene schwarze Umrandungen um die vorgenannten Farbenfelder mit den Grubennamen, wobei aber nur Gruben mit gelber Marke (Gruben in Betrieb) in Betracht kommen. e) Die regionale Zugehörigkeit zu einer gleichartigen Gruppe, ausgedrückt durch ein diese Region umschließendes farbiges Band mit dem entsprechenden Formationskolorit, z. B. Grenze des unterdevonischen Gangbezirkes, Ausgehendes der Minetteformation in Lothringen, der Braunkohlenformation im Odergebiet bei Frankfurt (mit Angaben über die Mächtigkeit der Kohle und des Deckgebirges). f) Produktion der Lagerstätten nach Menge und Wert, durch konzentrische Kreisflächen ausgedrückt, wobei die zur äußeren Peripherie reichende, mit feiner blauer Schraffierung bezeichnete Kreisfläche die Menge des Kaufwertes, die innere farbige Kreisfläche das Verkaufserz und die einzelnen farbigen Sektoren in dieser die Beteiligung verschiedener Erze bedeuten. g) Schmale rechteckige farbige Diagramme drücken das Wertverhältnis des lokal geförderten Erzes zur Gesamtproduktion des Deutschen Reiches aus. — Es sind bereits drei Lieferungen mit 17 Blättern erschienen; jeder Lieferung ist ein Begleitwort (Erklärung der Darstellungsmethode) und eine Farbenerklärung beigegeben.

4. Die Uebersichtskarten. Die Zahl der von der preußischen Landesanstalt herausgegebenen Uebersichtskarten ist eine große; sie sind meist 1:100000 ausgeführt. Einige seien hier erwähnt: Harzgebirge (Lossen), Umgegend von Berlin (Dames und Berendt), Umgegend von Halle (Beyschlag), Thüringerwald (Bey-

schlag), Niederschlesisch-böhmisches Steinkohlenbecken (Schütze), nordwestlicher Spessart (Bücking), Kalisalzvorkommen im Werragebiet und am Südharz (Beyschlag), Schleswig-Holstein 1:300000 (Meyn), Trias am Nordrande der Eifel 1:50000 (Blankenhorn), Quartärbildungen der Umgegend von Magdeburg 1:200000 (Wahnschaffe), Gegend zwischen Taunus und Spessart (Kinkelin), Umgegend von Baden-Baden Rothenfels, Gernsbach und Herrenalb 1:50000 (H. v. Eck), Umgegend von Salzbrunn (E. Dathe), Goslar und Zellerfeld 1:40000 (Beushausen), Geologisch-morphologische Uebersichtskarte der Provinz Pommern 1:500000 (Keilhack), Vorgebirge am Niederrhein (Fliegel).

Ein ausgezeichnetes Mittel, das Interesse und Verständnis für die agrogeologischen Karten in die landwirtschaftlichen Kreise zu leiten, sind die seit kurzem herausgegebenen Karten, die als Lehrfelder für die landwirtschaftlichen Schulen die Bodenverhältnisse in deren unmittelbarer Umgebung behandeln.

Das Archiv für Lagerstättenforschung bringt Arbeiten mit reichlich kartographischer Ausstattung (z. B. Gangverhältnisse des Siegerlandes und seiner Umgebung mit Gangkarten von Bornhardt); Die Abhandlungen d. kgl. pr. geol. L. A. liegen in 67 Heften vor, das Jahrbuch in 30 starken Bänden.

5. Endlich wird von der königlich preußischen geologischen Landesanstalt die internationale Karte von Europa herausgegeben 1:1500000. Sie besteht aus 49 Blättern, ist jetzt vollendet und in einzelnen Blättern sogar vergriffen, so daß man dabei ist, eine zweite Auflage vorzubereiten. Die Ausführung wurde erstmals auf dem internationalen Kongresse in Bologna 1881 beschlossen und kam nur dadurch zustande, daß Beyrich und Hauchecorne sich zur Uebernahme bereit erklärten. Die topographische Grundlage hierzu wurde im kartographischen Institut von Kiepert geschaffen und ist zweckentsprechend nicht überladen, freilich ohne Terrainzeichnung, mit Gewässern, wichtigsten Höhenpunkten, Ortschaften, Landesgrenzen, Eisenbahnlinien und geologisch bemerkenswerten Namen versehen (Mansfeld, St. Cassian usw.).

Die Buchstabensymbole entsprechen den Anfangsbuchstaben (a = archäisch, s = Silur, d = Devon, t = Trias). Die Gliederung und Gesteinsbezeichnung ist nicht mehr in jeder Hinsicht einwandfrei und es wäre wohl zu erwägen, ob man nicht gelegentlich einer Neuherausgabe Korrekturen vornehmen sollte. Im übrigen darf man mit großer Befriedigung das gelungene Werk überblicken, das hier durch gemeinsame Arbeiten zahlreicher europäischer Geologen entstanden ist und doch schon zu mancher Annäherung und Verständigung über schwebende Fragen geführt hat.

In diesem Zusammenhange ist zuletzt noch mitzuteilen, daß von der königlich preußischen geologischen Landesanstalt auch noch eine geologische Uebersichtskarte der Erde hergestellt werden soll im Maßstabe 1:5000000, und zwar in 80 Blättern von 50:50 cm Größe. Das Zustandekommen wäre sehr zu begrüßen, da die Marcousche geologische Uebersichtskarte der Erde längst veraltet ist.

2. Königreich Sachsen. In der Mitte des vorigen Jahrhunderts wurde durch C. F. Naumann und B. v. Cotta eine vortreffliche Aufnahme des Landes im Maßstab 1:75000 von der königlichen Bergakademie Freiberg herausgegeben mit einer für die damalige Zeit sehr guten topographischen Grundlage (Terrain durch Bergschraffierung), weit über die Grenzen Sachsens hinausreichend nach Westen bis Jena, nach Osten bis Görlitz, nach Norden bis Leipzig, nach Süden bis ins Fichtelgebirge und nach Theresienstadt. Mit 70 verschiedenen Farbenbezeichnungen und entsprechenden Buchstabensymbolen ist die außerordentliche Fülle der geologischen Tatsachen zur Darstellung gebracht worden. Randprofile ergänzen das Bild. Die neue geologische Landesaufnahme trat 1873 ins Leben und konnte bereits nach 35 Jahren mit 125 Blättern abgeschlossen werden. Die topographische Grundlage bildet die Karte 1:25000 mit Höhenlinien im Dreifarbendruck. Wo immer nur möglich, enthält der Rand außer der Farbenerklärung Randprofile im gleichen Maßstab. Die Erzgänge wurden von H. Müller in Freiberg eingetragen und auch besonders bearbeitet. Für die Darstellung der agronomischen Verhältnisse schließt sich die sächsische Karte Preußen an, jedoch mit beachtenswerter Vereinfachung der Symbolik (zum ersten Male auf Blatt Liebertwolkwitz angewendet). Nur in den lockeren, leicht durchlässigen Sand- und Kiesablagerungen wird der petrographische Charakter durch Punktierung betont, alle übrigen Aufschüttungen des Quartär (Geschiebemergel, Alluviallehm usw. erhalten eine reine Vollfarbe, ohne jede Schraffierung, wenn dieselben in größerer Mächtigkeit entwickelt sind (mehr als 1,5 m). Tritt aber ein andersgearteter Untergrund nahe an die Oberfläche hinzu, etwa leicht durchlässiger Diluvialkies unter Geschiebelehm in 0,5 m Tiefe, dann erhält dieser eine vertikale Strichlage in Diluvialbraun, ist es schwer durchlässiger Tertiärton, der darunter liegt, dann eine horizontale Strichlage mit Tertiärgelb. Zinnoberrote

Zahlen geben Aufschluß über die verschiedenen Mächtigkeitsverhältnisse.

Von Uebersichtskarten erschienen: 1884 diejenige des Granulitgebietes 1:100000, 1907 die von ganz Sachsen 1:250000, 1910 eine solche 1:500000, sämtlich von H. Credner.

3. Elsaß-Lothringen. Gleichzeitig mit Preußen und Sachsen, also im Jahre 1873, erhielt Elsaß-Lothringen eine geologische Landesanstalt im modernen Sinne. Von vornherein hatte diese mit schweren Hemmungen zu kämpfen, abgesehen davon, daß in den ersten Jahren noch keine kartographischen Unterlagen 1:25000 vorhanden waren und hier ein umgekehrter Weg eingeschlagen werden, nämlich mit Uebersichtskarten begonnen werden mußte, die sonst den Abschluß bilden. Die Anstalt hatte von Anfang an drei Direktoren und nur zwei ständig aufnehmende Geologen, die außerdem viel durch örtliche Begutachtungen von ihrer eigentlichen Aufnahmetätigkeit abgehalten wurden. So erklärt es sich, daß jetzt nach 40 Jahren etwa 40 Blätter 1:25000 publiziert sind (in der üblichen Ausstattung und mit Randprofilen), also kaum $^1/_3$ des Ganzen. Von dem in intensivster Bodenkultur stehenden Rheintalanteile ist lediglich die unmittelbare Umgebung von Straßburg in Anlehnung an die preußische Darstellung agrogeologisch aufgenommen; auch um Mülhausen herum liegen einige Spezialaufnahmen vor, aber ohne agronomische Ergänzung. Das ganze übrige Rheintalgebiet ist auf Elsässer Seite agrogeologisch wenig bekannt. Daß die Geologen ihre Schuldigkeit in vollem Umfange getan haben, ist hinreichend bekannt und nicht Ursache des langsamen Fortschrittes. Um schneller vorwärts zu kommen, müßte 1. auf eine Erhöhung der Betriebsmittel, 2. auf eine einheitliche Leitung, 3. dahin gewirkt werden, daß die geologische Landesanstalt als ein in seiner Existenz anerkanntes, gesichertes Staatsinstitut betrachtet wird, was bis jetzt nicht der Fall war, sehr gegen das Interesse des deutschen Grenzlandes selbst und auch ganz Deutschlands, denn es ist wirklich hohe Zeit, daß hier einmal die geologische Aufnahme zum Abschluß gebracht wird. An Uebersichtskarten sind erschienen: westliches Deutsch-Lothringen 1:80000; südliche Hälfte des Großherzogtums Luxemburg 1:80000; Elsaß-Lothringen 1:500000; Elsaß-Lothringen 1:200000 (fertig Blatt Saarburg). Von der Lagerstättenkarte des Deutschen Reiches (s. Preußen) ist fertig: Abteilung Lothringen mit den Blättern Mettendorf, Metz, Pfalzburg. Die kartierende Arbeit wird zurzeit fast ausschließlich von L. van Werveke ausgeführt.

Großherzogtum Hessen. Die geologische Landesanstalt wurde 1882 gegründet. Als Vorarbeiten sind an älteren Karten anzusehen besonders die aus privater Initiative des mittelrheinischen Geologenvereines 1:50000 aufgenommenen Blätter mit zum Teil hessischem Gebiete. 15 Vollsektionen sind hiervon veröffentlicht worden.

Hessen hat im Maßstab 1:25000 75 Blätter zu kartieren und bisher, innerhalb 30 Jahren, mit 2 bis 3 Landesgeologen 25 Blätter herausgegeben. Anfangs fehlte die Höhenschichtenkarte 1:25000 und dann stellte es sich als notwendig heraus, größere Gebiete des sehr kompliziert aufgebauten Odenwaldes kurz nach ihrem Erscheinen neu aufzunehmen. Die im Rheintale gelegenen Gebiete wurden unter Zugrundelegung der preußischen Methode mit einigen Abänderungen und im Benehmen mit den seit 1889 von badischer Seite her kartierenden Geologen zugleich bodenkundlich behandelt. Durch vereinzelte, zweckmäßig über das Blattgebiet verteilte Tiefbohrungen findet man den im Rheintalgebiete auch in vertikalem Sinne schnell wechselnden diluvialen Aufbau bis zu größerer Tiefe ermittelt, als es durch die üblichen Handbohrungen sonst zu geschehen pflegt und die Resultate wie die Bodenprofile mit zinnoberroten Zahlen und Zeichen in die Karte eingetragen.

4. Großherzogtum Baden. Die geologische Landesanstalt trat 1888 ins Leben. Seit 1858 wurden als Beiträge der Statistik der inneren Verwaltung Badens herausgegeben: die Blätter 1:50000 Stockach, Rastatt, Freiburg, Lahr und Offenburg, Oppenau, Waldshut, Möhringen und Meßkirch, Triberg und Donaueschingen, Forbach und Ettlingen und Karte des Kinzigtäler Bergbaues, die bis 1873 reichen. Sie bedeuten einen ersten Abschnitt der geologischen Landesaufnahme. Ein zweiter Abschnitt wird durch die erfolgreiche Kartierungsarbeit Ecks bezeichnet, der ohne jede staatliche Unterstützung in der Zeit von 1872 bis 1884 den Schwarzwald und angrenzende Gebiete zum ersten Male nach einheitlichen Gesichtspunkten aufnahm und folgende Blätter veröffentlichte: 1. Umgegend von Baden-Baden, Rothenfels, Gernsbach, Herrenalb; Umgegend von Ottenhöfen 1:50000; weitere Umgebung der Renchbäder; weitere Umgebung der Schwarzwaldbahn, sämtlich 1:50000; Uebersichtskarte des Schwarzwaldes in 2 Blättern 1:200000; Sektion Lahr 1:25000. Eine den Eckschen Karten ebenbürtige Leistung ist die geologische Karte der weiteren Umgebung von Heidelberg in 2 Blättern 1:50000 mit Höhenkurven von Benecke und Cohen; weiter ist anzuführen: A. Knop, Kaiserstuhl 1:25000, Gräff, Kaiserstuhl, in: Steinmann und Gräff Führer von Freiburg 1:100000 (1890). Die neue Aufnahme Badens umfaßt 170 Blätter 1:25000 (topographisch mit Höhenkurven und

Dreifarbendruck), bisher sind rund 50 Blätter veröffentlicht. Das badische Land umfaßt mit Niveauunterschieden von fast 1400 m einen überaus mannigfaltigen geologischen Aufbau, ungemein große Bodengegensätze: die rheinische Tiefebene, das angrenzende fruchtbare sonnige Gehänge von Heidelberg bis ins Markgräfler Land, das Bauland der Kraichgauer Senke, den Schwarzwald bis an die Baumgrenze. Im Rheintale werden agrogeologische Karten mit Höhenlinien 1:1 m (vgl. allgemeiner Teil S. 951) hergestellt, im angrenzenden Hügellande wird dies Prinzip teilweise eingeführt (z. B. erstmals auf Blatt Neckargemünd) und auch der weitverbreitete Löß wird agronomisch gegliedert und mit seiner verschieden starken Decke auf ungemein wechselndem älterem Untergrund (Granit, Buntsandstein, Muschelkalk, Keuper, Tertiärmergel) usw. dargestellt, indem man bei geringer Mächtigkeit den Untergrund durch die ihm zukommende Farbe, aber in eine Strichlage aufgelöst auf der diluvialen Vollfarbe aufgedruckt darstellt (durch eine vertikale Strichlage, wenn durchlässig, durch eine horizontale, wenn undurchlässig) und ihn gewissermaßen durchschimmern läßt; die Beschaffenheit der diluvialen Deckschicht wird noch weiter durch einzelne zinnoberrote Mächtigkeitszahlen ergänzt. Gewisse Verbesserungen und Erleichterungen im Lesen der agrogeologischen Symbole werden sodann dadurch angestrebt, daß man z. B. schreibt:

3 hsL		3 HSL
4 caL	statt	4 KL
10 sK		10 SG

d. h. die adjektivischen Buchstabensymbole klein schreibt und den geologisch andersgearteten Untergrund im Bodenprofile durch einen dicken Strich markiert. (Vgl. S. 952.)

5. Königreich Bayern. Auch in Bayern wurde schon Mitte vorigen Jahrhunderts eine geologische Landesaufnahme angeordnet, 1869 kam sie an das neugegründete Oberbergamt. Die erste Leitung erhielt C. W. Gümbel. Lange Zeit dienten für die Feldaufnahme Katasterblätter 1:5000. Tausende dieser ausführlichen Karten ruhen im Archiv, den Interessenten jedoch zur Einsicht zugänglich. Später bediente man sich weniger ausführlicher topographischer Unterlagen, (1:25000 und 1:50000). Diese Originalaufnahmen gelangen nicht in gleichem Maßstabe, sondern stark reduziert, aber mit allen Einzelheiten versehen, zur Veröffentlichung und stellen die bekannten bayrischen Übersichtskarten 1:100000 dar, die man leider trotz ihrer weitgehenden Kleindarstellung nicht voll ausnutzen kann, weil die terrainlose Unterlage und der kleine Maßstab der Karte die Identifizierung der Lokalitäten ungemein erschweren (vgl. allgemeiner Teil S. 950). Bis jetzt sind erschienen: 1. Das bayrische Alpengebirge 1861. — 2. Das ostbayrische Grenzgebirge 1868. — 3. Das Fichtelgebirge mit dem Frankenwald 1879. — 4. Der Frankenjura 1891. — 5. Die Rheinpfalz 1902. — Diese Lieferungen sind von starken Textbänden begleitet. — In neuerer Zeit beginnt die Publikation in 1:25000, zum Teil auch in agrogeologischer Aufnahme.

6. Königreich Württemberg. Die erste geologische Landesaufnahme Württembergs wurde unter Quenstedt, O. Fraas und Deffner im Maßstab 1:50000 auf ähnlicher Grundlage ausgeführt wie in Baden und Hessen, und Ende der 80-er Jahre des vorigen Jahrhunderts beendet; sie kann für jene Zeit als eine bedeutende Leistung gelten und wird nach Bedarf auch heute noch ergänzt, so lange die Spezialaufnahme nicht fertiggestellt ist.

Eine Uebersichtskarte von anerkannter Brauchbarkeit ist die Regelmannsche, 1:600000, sie wird wie die übrigen geologischen und topographischen Karten vom statistischen Landesamte herausgegeben und umfaßt, seit 1903 erweitert, nach Westen bis Belfort, nach Osten bis Nördlingen reichend, das ganze Rheintalgebiet, betont besonders die tektonischen Linien, auch die seismischen Herde und schließt sich in der Farbengebung der internationalen Vereinbarung an. Sie enthält für die topographische Orientierung nur Wassernetz- und in größerer Anzahl Höhenangaben und Ortschaften, dagegen weder Terrainzeichnung noch Weg- noch Eisenbahnnetz verzeichnet. Welchem dringenden Bedürfnis sie entspricht, beweisen die schnell hintereinander folgenden 8 Auflagen in 20 Jahren.

Als im Jahre 1903, also ziemlich spät, in Württemberg eine moderne Landesanstalt eingerichtet wurde, war der Zeitpunkt gekommen, um auf den bisherigen Erfahrungen weiter bauend, eine Anzahl noch offener geologischer Kartierungsfragen in Angriff zu nehmen, d. h. die geologischen Spezialkarten noch weiter für jegliche wissenschaftliche und praktische Ausnutzung leistungsfähig zu machen und besonders auch den Wünschen einer rationellen Bodenkultur nachzukommen. Am nötigsten erschien demnach die Erweiterung der Gebirgskarten im agrogeologischen Sinne. Württemberg ist vorwiegend Bergland, das drückt sich schon darin aus, daß es die Mittelhöhe des Deutschen Reiches um das $2^1/_2$fache übertrifft.

Bekanntlich leisten schon die rein geologischen Spezialkarten auch im Berglande für die Erkenntnis der Bodenverhältnisse mehr als der Praktiker im allgemeinen annimmt, man muß diese nur herauszuholen verstehen.

Doch waren zweifellos noch Ergänzungen nötig, besonders in Hinblick auf die im Berglande bodenkundlich eine große Rolle spielenden Schuttbildungen, die bis dahin auf den Spezialkarten ziemlich vernachlässigt wurden. Es gibt da zweierlei Schutt, der an Ort und Stelle gebildete Verwitterungsschutt, und der mehr oder weniger weit talwärts geglittene Gehängeschutt und außerdem vollkommen schuttfreies Gelände, wo das Gestein unverändert zutage tritt. Diese drei Zustände wurden bisher in der Regel nicht oder nur teilweise auf den Spezialkarten unterschieden und finden sich nunmehr auf den neuen württembergischen Karten berücksichtigt: 1) anstehendes Gestein wird durch eine ganz neutrale, für jede Formationsfarbe anzuwendende Signatur, nämlich eine feine schwarze vertikale Strichlage ausgedrückt; 2) normaler, an Ort und Stelle gebildeter Verwitterungsschutt durch die betreffende Formations- bezw. Gesteinsfarbe wie bisher; 3) fremder Schutt durch weiße Aussparung dieser Formationsfarbe mit eingesetzten farbigen Dreiecken oder Kreuzchen, um die Art des Schuttes zu kennzeichnen. Beispiel: Granitgehänge mit zum Teil tiefem Granitverwitterungsboden, zum Teil Granitfels, überlagert oben am Gehänge von Buntsandstein, dessen Schutt teilweise über den Granit herübergreift und damit das bodenkundlich mineralkräftige Granitgehänge hochgradig verschlechtert: Den anstehenden Granit zeigt die Karte durch eine feine schwarze vertikale Strichlage auf Granitfarbe an, die Ueberschüttung mit Buntsandstein dagegen durch weiße strichförmige Aussparung dieser mit eingesetzten braunen Dreiecken in Buntsandsteinfarbe, den normalen Granitboden durch Granitfarbe ohne jeden weiteren Zusatz.

Auch die Farbenerklärung verlangt eine sorgfältigere Behandlung als bisher üblich war. In der Regel begnügte man sich mit einer knappen Erklärung der Farbenschildchen, wie sie dem Geologen genügt (z. B. für mo1 : Trochitenkalk), aber nicht dem Praktiker. Die württembergische Karte hat nun eine doppelte Bezeichnung, eine rein geologische (neben dem Schildchen) und außerdem (unter dem Schildchen) eine stoffliche, d. h. in dem angezogenen Beispiel außer dem geologischan Namen: Trochitenkalk für mo1 noch die Erklärung: knorrige Bänke von blauem hochprozentigem Kalk mit spärlichen dünnen Zwischenlagen von grauem Mergel, eine Bezeichnung, die stofflich das Gebilde: Trochitenkalk genau charakterisiert.

Um für die agronomische und forstliche Benutzung den Ueberblick über die auf einem Blatte vertretenen Hauptbodenarten zu erleichtern, finden wir am Ende der eigentlichen Farbenerklärung am rechten Rande der Karte nochmals alle Farbenschildchen zusammengestellt, nicht in der regelrechten geologischen Anordnung, sondern lediglich nach agronomischen Gesichtspunkten geordnet, nach Hauptbodenarten des Gebietes: als Lehmböden, Tonböden, Sandsteinschuttböden, Kalksteinschuttböden usw., und in den Farbenschildchen dieser Zusammenstellung außer den geologischen Farben und Buchstaben die Buchstaben K, Ca, Mg in dreierlei starkem Druck, um dadurch anzugeben, ob von den drei wichtigen Pflanzennährstoffen Kali, Kalk, Magnesia ein geringer bis verschwindender, ein mittlerer oder starker Gehalt in dem betreffenden Boden vorhanden ist. Endlich ist am rechten Rande noch eine sogenannte Schichtentafel gezeichnet, eine Zusammenstellung aller Formationen mit Angabe ihrer Mächtigkeit; am unteren Rande findet man zur schnellen Orientierung über den tektonischen Aufbau des Gebietes ein typisches Profil (oder zwei).

In Oberschwaben, dem Gebiete der diluvialen Aufschüttungen entspricht die Darstellung den preußischen agrogeologischen Karten mit gewissen sächsischen und badischen Abänderungen und eigenen Ergänzungen.

In den deutschen Bundesstaaten Mecklenburg-Schwerin, Mecklenburg-Strelitz und Oldenburg sind Anfänge einer Landesaufnahme im Werden.

Uebriges Europa. — Belgien. Schon im Jahre 1855 wurde von Dumont eine Carte géologique de la Belgique et des contrées voisines veröffentlicht, die weit nach Frankreich und Deutschland (ins Mainzer Becken und bis Straßburg) hinüberreicht, dann wird zu Beginn der 80-er Jahre eine geologische Spezialkarte vom Musée d'histoire naturelle herauszugeben begonnen und 1889 der eigentliche Service géologique de Belgique begründet, der mit großer Energie seine Aufgabe anfaßte. Die Aufnahme erfolgt 1:20000, die Veröffentlichung der Blätter (226) 1:40000. Die topographische Grundlage ist eine Höhenschichtenkarte in sauberem Stich und Dreifarbendruck. Die Landesanstalt hat noch die besondere Aufgabe, sich mit der Aufsuchung praktisch nutzbarer Bodenschätze zu befassen und auf bibliographischem Gebiete die Anlage eines die Weltliteratur umfassenden allgemeinen geologischen Repertoriums zu besorgen.

Bulgarien. Bulgarien hat seit 1905 eine gelegentlichen praktischen Aufgaben dienende Landesaufnahme, jedoch noch keine eigene topographische Karte, ist vielmehr auf die russische Generalstabskarte 1:126000 angewiesen. Außer der geologischen Uebersichtskarte 1:750000 sind erst einige Blätter im kleineren Maßstabe erschienen.

Dänemark. Danmarks geologiske undersögelse wurde 1888 gegründet. 12 geologische Blätter 1:100000 sind bisher erschienen, daneben Abhandlungen wissenschaftlichen und populär-geologischen Inhalts mit einzelnen Karten, ebenso liegen geologische Aufnahmen vor von Grönland.

Frankreich. Der Service de la carte géologique de la France wurde 1868 gegründet. Die Karten der geographischen Landesaufnahme 1:80000 (267 Blätter, zum großen Teil veröffentlicht) sind reichlich mit technischen Notizen, zum Teil mit ausführlicher Legende versehen, dazu kommen noch: eine geologische Uebersichtskarte 1:1000000 in 4, eine andere 1:320000 in 16 Blättern, die sogenannten Departementskarten und speziellere Aufnahmen einzelner Gebiete, so die Umgebungskarte von Paris 1:40000 in 4 Blättern, des Beckens von Autun 1:40000.

Großbritannien und Irland. Der Geological survey trat als eine der ältesten Landesanstalten schon 1855 ins Leben, 1905 wurde der Survey of Ireland abgetrennt, angeschlossen ist ein hervorragendes Museum für praktische Geologie. Neben den geologischen Karten in kleinerem Maßstabe (1:253440) sind von geologischer Bedeutung die Blätter der one inch maps (1 Zoll: 1 Meile, 1:63360, 435 Blätter), die seit 1893 veröffentlicht werden und mancherlei Beachtenswertes bezüglich der Darstellung aufweisen, indem sie dreierlei Buchstabensymbole haben: kleine lateinische für Sedimente, große lateinische für Eruptiva, große deutsche für kristalline Schiefer, dann sichere und konstruierte Grenzen unterscheiden, glazialen Schutt auf koloriertem älterem Gebirge durch schwarzen Aufdruck angeben und tiefgreifende Verwitterung des Untergrundes (desintegrated rocks) abtrennen und reichliche sonstige Zeichen: für Einfallen, Streichen, Antiklinalen, Synklinalen, Faltungen, Gletscherstreifen usw. verwenden. Im übrigen erscheinen diese Blätter in doppelter Ausgabe als: solid geology maps (abgedeckt) und with drift (mit dem Quartär). Für die Kohlengebiete gibt es Karten mit dem sehr speziellen Maßstab 1:10560.

Italien. Die geologische Landesaufnahme begann mit einer Kommission 1867, aus ihr ging 1874 ein Ufficio geologico (geologisches Landesamt) hervor, dem ein ziemlich vielgliederiger Beirat (Comitato geologico d'Italia) zur Seite steht. Für die Feldaufnahme stehen Karten 1:25000 und 1:50000 zur Verfügung, während die Veröffentlichung auf der Carta del regno 1:100000 erfolgt. Wichtige Gebiete werden in größerem Maßstabe dargestellt: Elba 1:25000, die apuanischen Alpen, Massa marittima, Iglesienti, Sarabus (Sardinien) 1:50000, Carrara 1:2000. — Die technische Ausführung der Karten ist recht gut; die geologischen Buchstabensymbole (kleine für Sedimente, große für Eruptivgesteine) haben blauen Druck (wie zum Teil bei den Schweizer Karten); bei der Darstellung der Vulkane wirkt es sehr plastisch, daß der nach außen abnehmenden Intensität der Ueberschüttung mit Schlacken, Lapilli, Sanden ein Abklingen der betreffenden Farbe auf der Karte entspricht, wie z. B. beim Lago di Braciano auf der Karte der Campagna romana. — Ein vortreffliches Gesamtbild liefert die geologische Uebersichtskarte 1:1000000 in 2 Blättern. In umfassender Weise wird das Ufficio geologico zur Lösung praktischer Aufgaben herangezogen.

Niederlande. Die Anfänge einer ersten Landesaufnahme sind Staring zu verdanken, der schon 1844 eine erste geologische Darstellung des Landes 1:800000 gab und mehrere Blätter 1:200000 ausführte. Seither ist nichts Erhebliches mehr in der geologischen Kartographie des Landes geleistet worden.

Norwegen. Die geologische Landesanstalt (Norges geologiske undersögelse), 1858 gegründet, hat jetzt etwa 26 Blätter im Maßstab 1:100000 herausgegeben; von den ursprünglichen Begründern der Anstalt (Kjerulf und Dahll) rührt eine Uebersichtskarte 1:1000000 über das nördliche und südliche Norwegen her. Sehr beachtenswert sind die zahlreichen, oftmals kartographisch gut ausgestatteten Abhandlungen. Geplant ist die Herausgabe einer neuen Uebersichtskarte des ganzen Landes 1:400000.

Oesterreich (mit Ungarn, Bosnien, Galizien, Kroatien). Die geologische k. k. Reichsanstalt trat 1849 unter Haidinger ins Leben, ist also die älteste geologische Landesanstalt auf dem Kontinent; sie hat zurzeit 22 Geologen und Mitarbeiter und veröffentlicht im eigenen Verlage, angegliedert ist ein Quellenschutzdienst für die Thermalquellen, abgetrennt seit 1869 die ungarische Landesanstalt. 1872 wurde die Hauersche Uebersichtskarte 1:576000 in 12 Blättern veröffentlicht. Die offizielle Aufnahme erfolgte auf Blättern 1:75000 (einfarbiger Druck mit Bergschraffierung), doch wurden diese nur auf besondere Bestellung, und zwar mit Handkolorit abgegeben. Seit 1892 ist man zur farbigen Drucklegung übergegangen; bis jetzt sind 9 Lieferungen mit 47 Blättern erschienen. Die geologische Gliederung ist auf diesen eine ziemlich eingehende. Die Dislokationen heben sich durch kräftige Striche mit chromgelber Deckfarbe gut heraus.

Ungarn. Ungarn, seit 1869 mit selbständiger Landesanstalt, veröffentlicht die geologischen Karten 1:75000 und 1:144000, dann agrogeologische Karten zum Teil spezieller. Auf den Karten sind die Buchstabensymbole

durch fortlaufende Nummern ersetzt. Die agrogeologischen Karten betonen die geologische Bezeichnung der Böden; braune, von einem Kreis umschlossene Zahlen zeigen die Mächtigkeit der Oberkrume in dm an, rote in Form eines Bruches geschriebene Zahlen den Kalkgehalt in Oberkrume und Untergrund.

In Galizien wird seit 1887 ein geologischer Atlas 1:75000 herausgegeben, bereits 80 Blätter sind erschienen, doch fehlt die feste Organisation einer Landesanstalt.

Bosnien-Herzegowina hat seit 1898, Kroatien-Slavonien seit 1910 eine eigene Landesaufnahme. Die kartographische Unterlage ist die österreichische 1:75000.

Portugal. Die Commissão do Serviço geologico besteht seit 1854, doch schreitet eine systematische Untersuchung des Landes nur langsam fort und besteht mehr aus einzelnen wissenschaftlichen Abhandlungen. Indes ist eine geologische Uebersichtskarte 1:500000 unlängst erschienen.

Rumänien. Rumänien steht noch ziemlich am Beginne einer geologischen Durchforschung, während mit Rücksicht auf die großen Aufgaben, welche die praktische Geologie zur rationellen Erschließung der Erdölschätze hier zu lösen hat, die energische Durchführung einer solchen in hohem Grade erwünscht wäre.

Rußland. Das Comité géologique, die offizielle geologische Landesbehörde, veröffentlicht seit 1884 Uebersichtskarten des europäischen Rußland 1:420000 (erschienen 22), dann Rußland in 6 Blättern 1:2252000, in noch kleinerem Maßstab 1:6800000 1 Blatt. Für wirtschaftlich wichtige Gebiete kommen wesentlich speziellere Aufnahmen zur Anwendung, so für das karbonische Donetzbecken und die Umgebung von Moskau 1:42000; für die Striche längs der sibirischen Bahn, für die goldführenden Regionen am Jennissei, an der Lena, am Amur, Karten 1:42000 bezw. 1:84000.

Finland. In Finland setzt eine rührige geologische Landesdurchforschung schon in den 60-er Jahren des vorigen Jahrhunderts ein, 1886 wird die eigentliche Landesanstalt gegründet als Finlands geologiska Undersökning (jetzt geologische Kommissionen in Finland). 37 Blätter des südlichen Finnland 1:200000 sind bereits erschienen, dazu kommen 12 andere Blätter 1:400000. Eine beachtenswerte Neuerung zum Verständnis des Grundgebirges besteht in der Anwendung fortlaufender farbiger Strukturlinien in der Kartenfläche für Gneiße und sonstige kristallinen Schiefer, die zugleich als farbiges Symbol dienen.

Schweden. Die Sveriges geologiska undersökning kam 1858 im gleichen Jahre wie die norwegische Landesaufnahme zustande und hat wie diese und die finische sich rege betätigt. Sie veröffentlicht Karten in 5 verschiedenen Maßstäben: 1:50000 (130 Blätter erschienen), 1:200000 (12 Blätter erschienen), 1:100000 (8 Blätter erschienen) und Uebersichtskarten 1:500000, endlich eigentliche Spezialkarten für besonders wichtige Gebiete.

Schweiz. In der Schweiz vollzieht sich die geologische Landesaufnahme durch die „Geologische Kommission“, die 1865 gegründet wurde. Der ersten systematischen Aufnahme liegt die bekannte Dufour-Karte zugrunde (1:100000 in 25 Blättern mit Bergschraffierung, einfarbig). Die meisten der geologischen Blätter zeigen in der Legende die bekannte Trennung : Farbe mit Buchstabensymbolen auf dem einen Rande und Buchstabensymbole und deren Erklärung auf dem anderen Rande der Karte, eine Einrichtung, die so unzweckmäßig wie nur möglich ist und die Benutzung der Legende unnötig erschwert.

Eine zweite neuere Aufnahme der Schweiz vollzieht sich im Maßstab 1:25000 und 1:50000 mit der topographischen Unterlage des ausgezeichneten Siegfried-Atlas im Dreifarbendruck. Die geologische Bearbeitung ist dementsprechend gleich vorzüglich. Nur wirkt es einigermaßen störend, daß auf diesen neuen Blättern auf eine gewisse Uebereinstimmung in der Farben- und Buchstabensymbolik kein Wert gelegt wird. Von diesen neueren Blättern seien hier angeführt: Lugeon, das Kandergebiet; Argand, das Dent-blanche-Massiv; Oberholzer und A. Heim, die Glarner Alpen; Schmidt und Preiswerk, die Simplongruppe (1:50000); — A. Heim und Oberholzer, Walensee; Buxdorf, Burgenstock; Mühlberg, Umgebung von Aarau (1:25000). Die Uebersichtskarte der Schweiz, 1:500000 (mit Höhenkurven!), jetzt in 2. Auflage und in kräftigeren Farben (wie bisher) von A. Heim und C. Schmidt, reiht sich diesen Leistungen würdig an.

Spanien. Das Instituto geológico de España hat eine Uebersichtskarte 1:400000 in 16 Blättern herausgegeben.

Asien.

Japan. Der Imperial geological survey wurde 1879 von E. Naumann gegründet, unter gleicher Leitung auch die topographische Aufnahme, die recht gute Höhenschichtenkarten liefert. Neben den sogenannten geologischen Spezialkarten 1:200000 in 99 Blättern gibt es auch wirkliche Spezialaufnahmen wichtiger Gebiete 1:20000 und auch agrogeologische Darstellungen und eine technisch geologische Karte 1:200000 vom Jahre 1908 mit lokaler geologischer Kolorierung der eingetragenen

Minerallagerstätten und Angabe ihrer Produktionswerte, endlich ist eine Uebersichtskarte 1:1000000 erschienen.

Die staatlichen geologischen Aufnahmen in Ägypten, Algier, Kapland, Natal, Transvaal haben namhafte kartographische Leistungen nicht aufzuweisen, dagegen ist Australien, besonders Neusüdwales in dieser Hinsicht recht rührig. Hier sind es in erster Linie bergbauliche Unternehmungen, welche allerdings mehr nur Lokaluntersuchungen veranlaßten, die in reports mit kartographischen Beilagen niedergelegt sind.

Vereinigte Staaten von Nordamerika. Der Geological Survey wurde 1880 gegründet; seine Vorläufer sind die rail road surveys in den 60-er Jahren und die meist mit den Universitäten verbundenen surveys of the territories. Das Personal besteht aus rund 50 Geologen und 80 Topographen, denn die topographische Aufnahme ist mit der geologischen in demselben Survey vereinigt. Die topographischen Karten im Maßstab 1:125000, 1:62000, 1:10000 mit Höhenlinien in Dreifarbendruck sind in der Ausführung sehr gute Leistungen. Von diesen Karten sind rund 2000 veröffentlicht. Der Gesamtetat des Survey beträgt zurzeit etwa 6 Millionen Mark. Eine eigenartige Ausstattung haben die offiziellen geologischen Spezialkarten in den sogenannten Folioausgaben, das sind wirkliche Musterdarstellungen. Ein solches Folio faßt in einem Umschlage 6 verschiedene Ausgaben desselben Blattgebietes: 1. Eine rein topographische Karte 1:125000 im Dreifarbendruck mit Höhenkurven. 2. Dasselbe Blatt mit geologischer Kolorierung (areal geology). 3. Oeconomic Geology, mit besonderer Auszeichnung der technisch wichtigen Mineralien, in Kohlengebieten mit dem unterirdischen Verlauf der Flöze usw. 4. Tektonische Karte mit verschiedenen Querprofilen, welche die geologisch kolorierte Fläche in Form breiter Streifen unterbrechen. 5. Eine Illustrationstafel mit Landschaften. — Auf der inneren Seite des Umschlages zur Mappe ist, immer gleichlautend, eine populär geologische und topographische Erklärung zur Einführung in das Lesen der Karte zu finden. Nachahmenswert ist auch die einheitliche Festsetzung von gewissen schwarzen Strukturlinien zur Darstellung von Kalksteinen, Sandsteinen, Schiefern, Konglomeraten, alluvialen, glazialen, äolischen Aufschüttungen usw. in Profilen.

Sonstige Publikationen bilden die Annual reports (ca. 60 dicke Bände), die Bulletins (450), die Monographs u. a. — Eine große praktische Arbeit leisten daneben noch die Surveys der einzelnen Territorien.

Canada. Der Geological survey besteht seit 1843 und ist damit einer der ältesten; eine besondere Minenabteilung zur Erforschung der Mineralschätze ist ihm angegliedert. Das gesamte Personal der Anstalt besteht zurzeit aus etwa 48 Beamten. Außer Uebersichtskarten 1:1562510 bezw. 1:2812500 kommen hauptsächlich die Maps to accompany the annual reports in Betracht, Karten 1:126700 mit schöner topographischer Unterlage in Dreifarbendruck, zum Teil mit einer kurzen geologischen Beschreibung am Rande und besonderen Symbolen für Gold, Eisen, Kupfer, Nickel, Glimmer, Apatit, Graphit, Marmor usw.

Südamerika. In Südamerika haben geologische Landesanstalten: Argentinien, wo seit etwa 10 Jahren Aufnahmen im Gange sind, vorläufig aber nur Karten 1:100000 bez. 1:500000 bearbeitet werden und Brasilien, aber nur im Staate Sao Paolo, seit 1886, wo die Aufnahme noch der Organisation entbehrt.

Literatur. *Die nachfolgende Literaturzusammenstellung kann nur die wichtigeren, und zwar diejenigen Schriften umfassen, die im Rahmen des vorliegenden allgemein orientierenden Ueberblickes über die geologische Kartographie diesen mit Bezug auf gewisse Einzelheiten zu ergänzen vermögen. Die Angaben über Einrichtung und Ausstattung der geologischen Karten und die Methoden der Darstellung beruhen auf eigener Anschauung des Verfassers.* — **W. Quitzow,** *Geologenkalender für die Jahre 1911/12. Leipzig 1911. Enthält eine systematische Zusammenstellung der geologischen Landesanstalten mit zahlreichen statistischen Angaben.* — **F. Beyschlag,** *Geologische Spezialaufnahmen. Zeitschrift für praktische Geologie, 1893, S. 2, 89.* — **Derselbe,** *Die internationale geologische Karte von Europa. Ebenda, 1895, S. 1.* — **L. van Werveke,** *Die geologische Landesuntersuchung von Elsaß-Lothringen. Ebenda, 1894, S. 3.* — **R. Lepsius,** *Die geologische Landesuntersuchung des Großherzogtums Hessen. Ebenda, 1893.* — **A. Sauer,** *Die neue geologische Spezialkarte des Großherzogtums Baden. Ebenda, 1893, S. 333.* — **A. Leppla,** *Die geologischen Untersuchungen des Königreichs Bayern. Ebenda, 1894, S. 1.* — **A. Sauer,** *Ueber den Stand der agrogeologischen Aufnahmen in Süddeutschland und ihre Bedeutung für die praktische Landwirtschaft. Archiv des deutschen Landwirtschaftsrats, Jahrgang 35, 1911.* — **R. Michael,** *Die geologische Landesaufnahme Belgiens. Zeitschrift für praktische Geologie, 1898, S. 41.* — **A. Stella,** *Geologische Spezialaufnahme von Italien. Ebenda, 1894, S. 77.* — **P. Krusch,** *Ueber französische geologische Karten. Ebenda, 1899, S. 123.* — **C. Schmidt,** *Die geologischen Karten der Schweiz (eine sehr vollständige Zusammenstellung der geologischen kartographischen Literatur der Schweiz bis 1894), Ebenda, 1894, S. 297.* — **M. Klittke,** *Entwickelung, Organisation und Leistungen der geologischen Landesanstalten in den Vereinigten Staaten. Ebenda, 1895, S. 209, 289. Eine sehr vollständige Zusammenstellung!*

— **Derselbe,** *Die geologische Aufnahme des Dominiums von Canada. Zeitschr. f. prakt. Geologie, 1896.* — **A. Berg,** *Einführung in die Geologie. Jena 1906.*

A. Sauer.

Geothermische Tiefenstufe.

Der Ausdruck bezeichnet die Anzahl der Meter, die man in die Erde eindringen muß, um 1° C Temperaturzunahme zu haben. Sie beträgt im Mittel 33 bis 35 m. Die Linien gleicher Temperatur im Erdinnern bezeichnet man als Geoisothermen. Sie verlaufen etwa parallel der Erdoberfläche, sind aber besonders nach außen an den Polen stärker abgeplattet als das Geoid, steigen unter Bergen etwas an und senken sich unter Täern etwas ein (vgl. den Artikel „Erdwärme").

Gerbung und Gerbstoffe.

1. Einleitung. 2. Die Rohhaut. a) Anatomische Beschaffenheit. b) Chemische Zusammensetzung. 3. Das Verhalten von Gelatine und von Haut gegen a) Säuren und Alkalien, b) Halogene, c) Aluminium- und Chromverbindungen, d) vegetabilische Gerbstoffe, e) Formaldehyd und Chinon, f) wasserlösliche Kondensationsprodukte von Phenolen und Formaldehyd, g) ungesättigte Fette. 4. Die vorbereitenden Arbeiten. a) Weichen. b) Entfernen der Epidermis. c) Entfernen des Unterhautzellgewebes. d) Entkälken und Beizen. 5. Gerbstoffe.

1. Einleitung. Die Fähigkeit, Haut in Leder zu verwandeln, ist den Menschen schon auf niedriger Kulturstufe eigen gewesen. Die älteste Gerbmethode war wahrscheinlich eine Art Fettgerbung, und es kann noch heute bei kulturell unentwickelten Völkerschaften beobachtet werden, daß das Fell des erlegten Wildes mit dem Fett und Hirn des Tieres bearbeitet und durch mechanische Behandlung weich gemacht wird. Die Verwendung vegetabilischer Gerbstoffe in Form von Früchten, Blättern, Rinden usw. ist wohl späteren Datums, die Alaungerberei wurde erst im Mittelalter von den Mauren nach Europa eingeführt und einige Gerbarten, wie z. B. die Gerbung mit Chromsalzen, Formaldehyd, Chinon, Halogenen und Kondensationsprodukten von Phenolen mit Formaldehyd gehören den letzten Jahrzehnten an.

Das Bestreben, Einblick in die Vorgänge bei der Lederbereitung zu gewinnen, datiert kaum mehr als 100 Jahre zurück, und ihm ist neben der Einführung maschinellen Großbetriebs die rasche Entwickelung der Gerberei in den letzten Dezennien zu verdanken.

2. Die Rohhaut. 2a) Anatomische Beschaffenheit. Die Häute (Felle) der für die Ledererzeugung in erster Linie in Betracht kommenden Säugetiere (Rind, Schaf, Ziege) sind einander trotz äußerlicher Verschiedenheit (Größe, Dicke usw.) in anatomischer Hinsicht sehr ähnlich. Den größten und wichtigsten Teil der Haut bildet das Corium (Lederhaut); dieses ist von der Epidermis (Oberhaut) bedeckt und grenzt andererseits an das Unterhautzellgewebe, welches die Verbindung mit dem Fleisch herstellt. Im fertigen Leder liegt nur das gegerbte Corium vor, während sowohl die Oberhaut wie das Unterhautzellgewebe vor beginnender Gerbung durch besondere vorbereitende Arbeiten (s. S. 965) entfernt werden.

Das Corium besteht aus feinen Hautfasern (Durchmesser 1 μ), die in dem der Oberhaut zugewendeten Teile ein außerordentlich dichtes Gewebe bilden (Pars papillaris), das von der Oberhaut durch eine dünne, widerstandsfähige Membran (die hyaline Schicht) getrennt ist und mit dieser zusammen die sogenannte Narbe bildet. Der Hauptteil des Coriums (Pars reticularis) besteht aus Faserbündeln, die sich zu einem, im Vergleich zur Narbe gröberen Gewebe verschlingen. Die Einzelfasern sind in diesen Faserbündeln durch eine mucinartige Substanz (Coriomucoid) miteinander verkittet und isolieren sich allmählich beim Uebergang in die Narbe. Durch diese Struktur bildet das Corium einen außerordentlich oberflächenwirksamen Komplex, was für die bei der Gerbung primär verlaufenden Adsorptionsvorgänge von großer Wichtigkeit ist. Erhöht wird diese Oberflächenentwickelung noch durch die teilweise Entfernung des Coriomucoids, das bei den vorbereitenden Arbeiten mehr oder weniger herausgelöst wird.

Die Epidermis bildet bei den Säugetieren nur einen relativ kleinen (dünnen) Teil der Haut; sie besteht aus der widerstandsfähigeren Hornschicht, welche die Haut nach außen abgrenzt, und aus der Schleimschicht (rete Malpighi), welche aus lebenden, weichen Zellen besteht, die sich durch Teilung fortpflanzen, gegen die Hornschicht zu allmählich flacher werden, absterben und dann die Hornschicht bilden. Durch Hydrolyse der Schleimschicht (mittels Alkalien oder durch leichte Fäulnis) kann die ganze Oberhaut vom Corium losgelöst und mechanisch entfernbar gemacht werden. Da auch die Haare, Fett- und Schweißdrüsen in Einstülpungen der Oberhaut stecken, also nicht bis in das Corium dringen

so werden bei der mechanischen Entfernung der Oberhaut auch diese Bestandteile der Haut beseitigt.

Das Unterhautzellgewebe ist ein lockeres, mit Fettzellen durchsetztes Zellgewebe, das auf mechanischem Wege (durch Schaben oder Schneiden) vom Corium entfernt werden muß.

2b) Chemische Zusammensetzung. In chemischer Hinsicht sind als wichtigste Bestandteile der Haut einige Proteine (Collagen, Keratine, Mucine, Elastin), ferner Fett und Wasser (60 bis 80%) zu bezeichnen. Die Hornschicht der Epidermis besteht hauptsächlich aus Keratinen, deren relative Beständigkeit gegen Säuren, Alkalien und Enzyme hervorzuheben ist, während Alkalisulfide eine hydrolysierende Wirkung ausüben. Deshalb werden auch Haare und Wolle in sulfidhaltigen Lösungen viel stärker angegriffen als in rein alkalischen. Die Schleimschicht besteht im wesentlichen aus Mucinen, die in Alkalien recht leicht löslich sind und auch bei beginnender Fäulnis früher als andere Bestandteile der Haut angegriffen werden. Das Unterhautzellgewebe ist durch seinen Fettreichtum ausgezeichnet; Fette finden sich auch in den Fettdrüsen der Oberhaut (cholesterinartige Fette) und in den Fettzellen des Coriums (zumeist triglyceridartige Fette). Den wichtigsten Bestandteil der Haut aber bildet das Collagen, welches das Material der Hautfasern im Corium darstellt und beim Gerbprozeß jene Veränderungen erleidet, die für die Lederbildung charakteristisch sind.

Obgleich manche Anzeichen dafür sprechen, daß das Collagen der Häute verschiedener Tiere nicht eine bestimmte einheitliche Substanz darstellt (Unterschiede im Schwefelgehalt, in der Leichtigkeit der Gelatinebildung usw.), so sind doch unsere diesbezüglichen Kenntnisse zu gering, um von mehreren Collagenarten sprechen zu können.

Von physikalischen Eigenschaften des Collagens sind hervorzuheben: Die Unlöslichkeit in Wasser, verdünnten Säuren und Salzlösungen (die stark verbreitete Ansicht Reimers, daß 10-prozentige Kochsalzlösung auf das Corium lösend wirkt, ist unrichtig); kalte verdünnte Lösungen von Alkalien (z. B. Kalkwasser) und Enzymen (Trypsin und Pepsin) wirken nur sehr langsam hydrolysierend. Alkohol und einige starke Salzlösungen wirken entwässernd, und diese Wirkung scheint neuerdings auch technische Bedeutung zu erlangen. Die Wirkung des Alkohols ist auch eine denaturierende, und andauernd „gehärtetes" Collagen wird durch Kochen mit Wasser nicht mehr in Gelatine verwandelt. Verdünnte Säuren und Alkalien wirken schwellend und diese Schwellungserscheinungen sind sowohl wissenschaftlich interessant (s. S. 963 als technisch wichtig. Durch anhaltendes Kochen mit Wasser oder — rascher — mit verdünnten Säuren und Alkalien wird Collagen in Glutin (Gelatine) verwandelt; dies stellt die erste Stufe der Hydrolyse dar, in deren weiterem Verlauf Gelatosen, Peptone und Aminosäuren entstehen. Diese Produkte der Hydrolyse bilden den Hauptteil unserer Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Collagens; denn bei der außerordentlichen (und nicht bestimmbaren) Größe des Collagenmoleküls gibt die Elementaranalyse nur wenig Aufklärung. Immerhin ist der für alle Rindercollagene konstante Stickstoffgehalt von 17.8% (Schafcollagen hat 17.0%, Ziegencollagen 17.4% N) für technische Berechnungen des Durchgerbungsgrades wichtig und mag daher erwähnt sein. Eine weitgehende Aehnlichkeit besteht zwischen Collagen und seinem ersten Hydrolyseprodukt, der Gelatine. Letztere ist durch die leichtere Reindarstellung und durch die Löslichkeit in Wasser dem Studium leichter zugänglich als das Collagen; ihr Verhalten läßt in ziemlich weitgehendem Maße auf das Verhalten des Collagens zurückschließen, was für die Aufklärung gerbereichemischer Fragen von Wichtigkeit ist.

3. Das Verhalten von Gelatine und von Haut. Gelatine gehört insofern zu den beststudierten Proteinen, als ihre hydrolytischen Abbauprodukte qualitativ und quantitativ recht genau bekannt sind. Die beträchtlichen Mengen von Glykokoll, Glutaminsäure und von Diaminosäuren, sowie das Fehlen von Tyrosin weisen darauf hin, daß nur die sogenannte Antigruppe der Eiweißstoffe im Gelatinemolekül vorhanden ist. Darauf beruht wohl die relative Beständigkeit dieses Proteins (und auch des Collagens). Zum Verständnis des chemischen Verhaltens der Gelatine wird man ihren amphoteren Charakter zu berücksichtigen haben, während viele Reaktionen der Gelatine aus der Kolloidnatur dieses Stoffes abgeleitet werden müssen. Der amphotere Charakter ergibt sich aus dem Wesen der Aminosäure $\left(R\begin{matrix}NH_2\\COOH\end{matrix}\right)$ und wird in modifiziertem Grade auch jenen Stoffen eigen sein, die aus mehreren Aminosäuren (vermittels —CO—NH-Bindung) zusammengesetzt sind. Je komplizierter das Proteinmolekül, desto geringer wird die Zahl der freien Amino- und Carboxylgruppen sein (verglichen mit den genannten CO—NH-Gruppen) und desto weniger ausgeprägt wird daher der basische oder saure Charakter des Moleküls erscheinen müssen, sofern man nicht den CO—NH-Gruppen eine säuren- resp. basenbindende Fähigkeit zusprechen will. Andererseits wird der Kolloidcharakter

eines Proteins mit wachsendem Molekulargewicht offenbar gesteigert, wie z. B. aus dem abnehmenden Diffusionsvermögen in der Reihe Aminosäuren, Peptone, Gelatosen, Gelatine ersichtlich ist. Diese zweifache Betrachtungsweise der Gelatine (und des Collagens) als schwache amphotere Elektrolyten und als Kolloidsubstanzen ist für die verschiedenen Erklärungen wesentlich, welche für die Vorgänge bei der Gerbung und bei den der Gerbung vorausgehenden vorbereitenden Arbeiten vorgeschlagen wurden.

3a) Verhalten gegen Säuren und Alkalien. Die Einwirkung von Säuren auf Gelatine kann im Sinne des Gesagten entweder rein chemisch oder kolloidchemisch aufgefaßt werden; im ersten Falle kann man die Bildung von Gelatinesalzen annehmen, deren Kation nicht diffusibel ist (und deshalb die Bildung eines Membranpotentials verursacht), deren Anion mit dem Anion der Außenflüssigkeit in Gleichgewicht steht; dieses Gleichgewicht wird auch durch die Wasserstoffionenkonzentration in und außerhalb der Gelatine beeinflußt (wobei die weitgehende Hydrolyse der Gelatinesalze zu berücksichtigen ist), und sein Zustandekommen wird in hohem Maße durch den Eintritt von Wasser in die Gelatine (Schwellung) ermöglicht. Nach kolloidchemischer Betrachtungsweise wird die Säure durch die disperse Gelatinephase resp. durch das sehr oberflächenwirksame Fasergewebe der Haut adsorbiert und die dabei auftretende Schwellung wird von Neutralsalzen in ähnlicher Weise beeinflußt, wie dies für andere Vorgänge (Löslichkeits- und Schmelzpunktserhöhung der Gelatine, Löslichkeitserhöhung von Kohlendioxyd, Schwefelwasserstoff, Essigäther usw. in Wasser, Zusammendrückbarkeit und innere Reibung der Salzlösungen, Beeinflussung der sauren und alkalischen Esterkatalyse usw.) der Fall ist. Bei all diesen Vorgängen ergibt sich bezüglich des Wirkungsgrades die folgende Reihenfolge der Anionen: $CNS'—J'—Br'—ClO_3'—NO_3'—Cl'—C_2H_3O_2'—C_4H_4O_6''—C_6H_5O_7'''—PO_4'''—SO_4''$.

In der Lederbereitung findet eine Säurewirkung auf Haut häufig statt, so z. B. bei der Entkälkung der zwecks Haarlockerung mit Kalkbrühen behandelten Häute, ferner im sogenannten Pickelprozeß, welcher der Gerbung unmittelbar vorhergehen kann, und aus einem Säure-Kochsalzbad besteht; dann bei allen jenen Gerbverfahren, bei denen in angesäuerten Brühen oder mit sauer reagierenden Stoffen (Aluminium- und Chromsalzen usw.) gearbeitet wird.

Die Einwirkung von Alkalien auf Gelatine und Haut ist insofern der Säurewirkung analog, als neben der Aufnahme einer gewissen, von der Außenkonzentration abhängigen Alkalimenge auch eine beträchtliche Wasseraufnahme (Schwellung) stattfindet. Zum Unterschied von der Säurewirkung wird jedoch die alkalische Schwellung durch den Zusatz von Neutralsalzen nicht merklich beeinflußt; auch tritt schon bei mäßigen Alkalikonzentrationen ein hydrolytischer Angriff auf das Gelatine- (Haut-) Molekül zutage.

Als praktisches Beispiel für die Verwendung von Alkali in der Gerberei sei die Wirkung der Kalkbrühen erwähnt, welche die Schleimschichte lösen, das Corium schwellen und die Haut dadurch für die spätere Gerbung aufnahmsfähiger machen.

3b) Verhalten gegen Halogen. Halogene (Chlor und Brom) sind vor kurzem in die Gerbereitechnik eingeführt worden. Ihre Wirkung auf Gelatine ist eine schmelzpunkterhöhende und führt schließlich zur Unlöslichkeit in heißem Wasser; die hierzu notwendige Brommenge beträgt 0,9% vom Gewicht der trockenen Gelatine. Eine sehr schwache Chlorierung wirkt konservierend auf die Rohhaut, ohne die nachfolgende gerbereitechnische Behandlung derselben ungünstig zu beeinflussen; dies soll für die Schaflederindustrie praktisch verwertet werden.

3c) Verhalten gegen Aluminium- und Chromverbindungen. Aluminiumsalze erhöhen die Gelatinierungstemperatur einer Gelatinelösung, und zwar um so mehr, je stärker die verwendete Aluminiumsalzlösung ist; dies gilt bis zu einer Aufnahme von 0,64% Al_2O_3 durch Gelatine: stärkere Lösungen bedingen dann wieder eine Erniedrigung der Gelatinierungstemperatur. Aequivalente Mengen verschiedener Aluminiumsalze üben gleiche Wirkung aus; basische Salze wirken stärker und rascher als normale. Es kommt aber niemals zur Unlöslichkeit der Gelatine, sowie auch die Haut durch Gerbung mit Aluminiumsalzen niemals gegen heißes Wasser beständig gemacht wird.

Chromsalze verursachen weitergehende Aenderungen an der Gelatine und technisch wertvollere Veränderungen der Haut als Aluminiumsalze. Es ist die Wirkung von Chromisalzen und diejenige von Chromaten (Bichromaten) zu unterscheiden. Chromisalze erhöhen die innere Reibung und den Schmelzpunkt der Gelatine und bewirken schließlich völlige Unlöslichkeit der Gelatine in heißem Wasser. Je konzentrierter die Lösung und je basischer das Chromsalz, desto rascher erfolgt diese Wirkung, desto reichlicher ist auch die Menge des von Gelatine aufgenommenen Chroms. Analog ist die Wirkung von Chromisalzen auf die Haut (Einbad-Chromgerbung). Die diesbezüglichen Vorgänge lassen sich kurz folgendermaßen beschreiben: Das in der Gerbbrühe befindliche schwach basische

Chromsalz (etwa $CrOHSO_4$) ist hydrolytisch in freie Schwefelsäure und ein stärker basisches Chromsalz gespalten; diese beiden Bestandteile der Brühe werden von der Haut aufgenommen und zwar findet die Aufnahme der kristalloiden Schwefelsäure rasch und reversibel statt (wobei allzu starke Schwellung der Haut durch Kochsalzzusatz gehemmt werden kann), während das semikolloide, stark basische Chromsalz langsamer durch die Kapillaren der Haut dringt und an den Hautfasern allmählich einen Film von basischem Chromsalz ablagert, ähnlich wie kolloide Lösungen beim Passieren von Glaskapillaren eine Trennung von Dispergens und Dispersum erleiden. Die gegerbte Faser vermag weniger Schwefelsäure aufzunehmen oder festzuhalten als die ungegerbte, und tatsächlich wird während der Gerbung ein Teil der anfangs aufgenommenen Säure wieder abgespalten.

Bringt man Hautstücke in eine basische Chromsulfatlösung von bekanntem Verhältnis zwischen Cr und SO_4 und bestimmt dieses Verhältnis von Zeit zu Zeit, so zeigt sich, daß anfangs mehr SO_4 als Cr der Lösung entzogen wird, während nach vollendeter Gerbung eine saurere Brühe zurückbleibt. In analoger Weise färbt sich eine violette, neutrale Chromsalzlösung auf Zusatz von Gelatine oder Haut sofort grün, da anfangs reichlich Schwefelsäure aufgenommen wird und das zurückbleibende basische Chromsalz grün gefärbt ist.

Das von der Faser adsorbierte basische Chromsalz erleidet bald sekundäre Aenderungen, welche die Irreversibilität der Gerbung bewirken. Diese allmählich verlaufenden Aenderungen beruhen wahrscheinlich auf Anhydrisierungen der Chromverbindungen und auf kolloiden Zustandsänderungen derselben. Bei der Alaungerbung, die ganz analog verläuft, lassen sich diese Erscheinungen des „Alterns" besser verfolgen, da sie wesentlich langsamer verlaufen und durch eine stete Abnahme des „Auswaschbaren" kontrollierbar sind. Bei der Chromgerbung, die sich auch durch die Unempfindlichkeit der gegerbten Faser gegen heißes Wasser von der Alaungerbung unterscheidet, sinkt dieses Auswaschbare sehr bald auf Null.

Chromate haben weder auf Gelatine noch auf Haut eine gerbende Wirkung, sondern lassen sich unverändert wieder auswaschen, sofern man eine Belichtung der Gelatine (oder Haut) vermieden hat. Durch Belichtung wird nämlich ein Reduktionsvorgang hervorgerufen, der zum sogenannten Chromdioxyd (basischem Chromichromat) führt. Dies hat bei Gelatine für die Vervielfältigungstechnik Bedeutung, während die Einwirkung von Chromaten auf Haut bei der sogenannten „Zweibad-Chromgerbung" in Betracht kommt. Danach wird die Haut zuerst mit Kaliumbichromat und Salzsäure behandelt und dann in ein Reduktionsbad (Thiosulfat und Säure) gebracht, um das gerbende basische Chromisalz in der Haut zu erzeugen und dort zu binden. Die im Reduktionsbad verlaufenden Vorgänge sind recht kompliziert, indem die aus dem ersten Bad aufgenommene Dichromsäure das Thiosulfat zum Teil gänzlich zu Sulfat, zum Teil zu Tetrathionat und zum Teil unter Schwefelabscheidung zu Sulfat oxydiert, wobei der gebildete Schwefel teilweise kolloidgelöst bleibt und teilweise sich mit dem Tetrathionat zu Pentathionat vereinigt.

3d) V e r h a l t e n g e g e n v e g e t a b i l i s c h e G e r b s t o f f e. Die für den Gerbereichemiker interessanteste Gelatinereaktion ist die Fällung mit vegetabilischen Gerbstoffen, denn diese Reaktion stellt ein einfaches Analogon zu dem komplizierten Vorgang der vegetabilischen Gerbung dar. Die Gelatine-Gerbstofffällung wird vielfach als Salzbildung aufgefaßt, obgleich die Annahme einer Kolloidfällung aus folgenden Gründen wahrscheinlich die richtigere ist: Weitestgehend gereinigte Gelatine wird durch reines Tannin nicht gefällt, die Gegenwart von sehr geringen Elektrolytmengen genügt, um die Fällung hervorzurufen; die Zusammensetzung der Fällung ist in hohem Maße von dem Mengenverhältnis der Komponenten, den angewandten Konzentrationen und der Art des Zusatzes (ob Gelatinelösung zur Gerbstofflösung oder umgekehrt) abhängig; Schutzkolloide (die Hydrosole des Eisenhydroxyds und Thoriumhydroxyds, ferner Chondromucoid) verhindern die Fällung, auch Ueberschuß von Gelatine wirkt in diesem Sinne; schließlich spricht die Analogie mit der kolloiden β-Kieselsäure, die durch Gelatine gefällt wird, während die kristalloide α-Kieselsäure dies nicht tut, ebenfalls deutlich für die Annahme einer Kolloidfällung bei der Gelatine-Gerbstoffreaktion.

Man wird daher auch bei der vegetabilischen Gerbung von einer chemischen Verbindung zwischen Collagen und Gerbstoff absehen dürfen (obwohl diese Ansicht noch vielfach vertreten wird) und eine primäre Adsorption des Gerbstoffs an den Hautfasern sowie darauffolgende sekundäre Aenderungen des adsorbierten Gerbstoffs anzunehmen haben, wobei man chemische Vorgänge (Anhydrisierungen, Polymerisationen, Oxydationen) und Zustandsänderungen des kolloiden Stoffes (Umwandlung des Hydrosols in ein Hydrogel) zur Erklärung wird heranziehen müssen. Die Annahme eines sekundären Vorganges zwischen Gerbstoff und Collagen ist wohl kaum nötig, es wäre denn, daß man die Bildung eines Kolloidkomplexes ins Auge faßt.

Bei der vegetabilischen Gerbung, die bei dem heutigen Stande der Technik für mehr als $^3/_4$ der

konsumierten Ledermengen in Betracht kommt, sind die bestehenden Verhältnisse so kompliziert und unsere Kenntnis der beteiligten Stoffe, Haut und Gerbstoff, so ungenügend, daß die Auffindung der für verschiedene Ledersorten günstigsten Arbeitsbedingungen noch fast ausschließlich auf empirischem Wege erfolgt, während die Tätigkeit des technischen Chemikers auf eine Betriebskontrolle zur Einhaltung dieser Bedingungen beschränkt bleibt, und der Wissenschaftler nur langsam den wahren Ursachen nachzuspüren vermag, die für das Zustandekommen des gewünschten Effektes maßgebend sind. Die Mannigfaltigkeit des Hautmaterials, das nicht nur für verschiedene Tiere, sondern bei demselben Tier nach Alter, Geschlecht, Ernährung usw. verschieden ist, und das an ein und derselben Haut große Verschiedenheiten aufweist; ferner die noch vielfach ungeklärten Veränderungen, welche die Haut bei den vorbereitenden Arbeiten (s. unten) erfährt und die sich in geänderter Oberflächenwirksamkeit geltend machen; schließlich die Mannigfaltigkeit der vegetabilischen Gerbstoffe, von denen jeder einzelne aus unverstandenen Gründen in spezifischer Weise wirkt und Gerbeffekte verschiedener Art (in bezug auf Weichheit, Festigkeit, Wasserbeständigkeit usw. des Leders) verursacht: all dies schafft ein an ungeklärten Verhältnissen überreiches Feld für die gerbereichemische Forschung.

3e) Verhalten gegen Formaldehyd und Chinon. Von weiteren Reaktionen mit Gelatine sind die von Chinonen und Formaldehyd erwähnenswert. Beide bewirken vollständige Unlöslichkeit der Gelatine in kochendem Wasser. Die Formaldehydgerbung wird zumeist in alkalischer Lösung vorgenommen, doch erscheint es nach neueren Beobachtungen wahrscheinlich, daß das beigefügte Alkali (Kaliumkarbonat) hauptsächlich durch seine hautentwässernde Wirkung die Gerbung fördert. Auch für die Wirkung von Chinon auf Gelatine oder auf Haut ist die alkalische Reaktion der Gerbflüssigkeit wichtig; die dabei auftretende Gerbung wird auch von jenen Polyphenolen ausgeübt, welche bei der Oxydation (in alkalischer Lösung) Chinone bilden. Die mit Chinonen gegerbte Gelatine oder Haut ist sowohl gegen kochendes Wasser als auch gegen verdünnte Säuren und Alkalien außerordentlich beständig. Mit Formaldehyd gegerbte Gelatine scheint wohl auch gegen kochendes Wasser beständig zu sein, wird aber bei anhaltendem Kochen unter Formaldehydabspaltung hydrolysiert, sowie auch trockenes Erhitzen allmähliche Formaldehydentwickelung verursacht.

3f) Verhalten gegen wasserlösliche Kondensationsprodukte von Phenolen und Formaldehyd. Vor kurzem wurde auch das Verhalten von wasserlöslichen Formaldehydkondensationsprodukten sulfonierter Phenole gegen Gelatine und Haut studiert und eine weitgehende Aehnlichkeit in Wirkung und Eigenschaften (z. B. Gelatinefällung) dieser „synthetischen Gerbstoffe“ mit den natürlichen vegetabilischen Gerbstoffen erkannt.

3g) Ungesättigte Fette. Während bei den bisher besprochenen Gerbungsarten eine deutliche Analogie zwischen dem Verhalten gegen Haut und gegen Gelatine besteht, scheint dies bei der Fettgerbung nicht der Fall zu sein. Zur Fettgerbung sind nur solche Fette geeignet, deren Fettsäuren wenigstens zwei doppelte Bindungen aufweisen. Bei der Gerbung findet Autoxydation des Fettes (Tranes) unter lebhafter Wärmeentwickelung statt. Aus dem fettgaren (sämischgaren) Leder läßt sich ein beträchtlicher Teil des Fettes weder durch organische Lösungsmittel noch durch Alkalien entfernen. Dies wird vielfach durch die Bildung chemischer Verbindungen zwischen oxydierten Fettsäuren und Collagen erklärt, doch erscheint eine solche Annahme unnötig, da man ähnliche Veränderungen der Tranfettsäuren auch ohne Gegenwart von Collagen bewirken kann.

4. Die vorbereitenden Arbeiten. Bevor die Häute auf irgendeine der oben besprochenen Weisen gegerbt werden können, müssen gewisse vorbereitende Arbeiten vorgenommen werden, welche hauptsächlich darauf hinauslaufen, die Epidermis und das Unterhautzellgewebe zu entfernen und das isolierte Corium möglichst oberflächenwirksam zu machen.

Die zur Gerbung vorbereitete Haut wird Blöße genannt und folgende Behandlungen sind zur Herstellung der Blöße nötig:

a) Das Weichen. Die Haut wird mit Wasser gereinigt, leicht geschwellt und erweicht, was durch mechanische Hilfsmittel oder durch Zusatz sehr geringer Mengen von Alkalien oder Säuren (Ameisensäure) gefördert werden kann.

b) Die Entfernung der Epidermis. Dies kann entweder durch eine leichte Fäulnis der Häute (Schwitzprozeß) in besonderen Räumen (Schwitzkammern) erfolgen, wobei die Schleimschicht der Oberhaut hydrolysiert wird und eine mechanische Entfernung der gesamten Oberhaut samt Haaren usw. gestattet; oder es kann eine solche Lockerung der Epidermis durch mehrtägige Einwirkung von Kalkmilch hervorgerufen werden, wobei ebenfalls die Schleimschicht gelöst, die interfibrilläre Substanz (Coriomucoid) teilweise entfernt, die Faser geschwellt und natürliches Fett verseift wird. Bei dieser Arbeitsweise (Aescherverfahren) kann man durch Zusätze von Sulfiden (z. B. Schwefelnatrium) oder durch Erhöhung der Alkalität der Brühe (z. B. durch Sodazusatz) die Haarlockerung beschleunigen und den Schwellungsgrad erhöhen.

c) Entfernung des Unterhautzellgewebes. Dies geschieht ohne weiteres auf mechanischem Wege (Entfleischmaschinen).

d) Entkälken und Beizen. Zur Entfernung des Kalkes werden die Blößen mit Wasser gewaschen und mit verdünnten Säuren behandelt; für viele Zwecke ist auch eine Ueberführung der geschwellten, elastischen Haut in einen weichen

unelastischen Zustand nötig. Dies wurde bis vor kurzem durch natürliche Beizen (Hundemist-, Taubenmist- und Kleienbeize) bewirkt, während neuerdings künstliche Beizen dazu verwendet werden, deren Zusammensetzung auf Grund ausgedehnter Untersuchungen der natürlichen Beizwirkung aufgefunden wurde. Einige dieser künstlichen Beizen bestehen aus Enzymen (Trypsin) in Gemisch mit Ammoniumsalzen, andere bestehen aus einer Reinkultur der aus natürlichen Beizen isolierten Bakterien und aus entsprechenden Nährböden, wieder andere trachten mit rein chemischen Mitteln die gewünschte Wirkung zu erzielen.

Für die Gerbung der so vorbereiteten Häute und Felle werden die oben skizzierten Gerbmethoden oder Kombinationen derselben verwendet.

5. Gerbstoffe. Die in der Lederindustrie verwendeten vegetabilischen Gerbstoffe sind in den Rinden, Früchten, Blättern, Wurzeln und im Holz mancher einheimischer und zahlreicher exotischer Pflanzen enthalten; ihre Bildung in der Pflanze geht vermutlich derart vor sich, daß Formaldehyd als erstes Produkt der Kohlensäureassimilation auftritt und sich zu Hexosen und Inosit polymerisiert, die dann durch weiteren Aufbau und durch Wasserabspaltung und Oxydation mehrwertige Phenole und Phenolkarbonsäuren bilden, welche sich schließlich zu Gerbstoffen kondensieren. Die Methoden zur Isolierung der Gerbstoffe aus Pflanzen und Pflanzenextrakten sind noch recht unvollkommen und bestehen entweder in der Abscheidung unlöslicher Bleitannate und Zerlegung derselben mittels Schwefelwasserstoff oder in der Anwendung organischer Lösungs- und Fällungsmittel. Zuverlässige Reindarstellungen sind wohl nur selten gelungen. Die Schwierigkeiten liegen einerseits im amorphen Charakter der Gerbstoffe (die wässerigen Lösungen sind ausgesprochen kolloid), andererseits in dem gemeinsamen Auftreten so nahe verwandter Stoffe wie Gerbstoffe, phenolartige Nichtgerbstoffe, Oxydations- oder Anhydrisierungsprodukte der Gerbstoffe (Phlobaphene, Rote), sowie schließlich in dem häufigen Auftreten verschiedener Gerbstoffe in derselben Pflanze, ja sogar in demselben Pflanzenteil (z. B. in der Eichenrinde).

Konstitutionell aufgeklärt erscheinen heute nur das Tannin (der Gerbstoff der Gallen), das Katechin (ein unlöslicher Begleitstoff der Katechugerbsäure) und die Ellagsäure (ein häufig in Gerbbrühen auftretendes Umwandlungsprodukt der meisten Holz- und Fruchtgerbstoffe).

Zur Unterscheidung der technisch wertvollen Gerbstoffe dienen einige Reaktionen (über Gelatinefällung s. S. 964), deren Chemismus mangels Kenntnis der Konstitution der Verbindungen vollkommen im unklaren liegt. Immerhin lassen sich deutlich zwei Gruppen von Gerbstoffen unterscheiden, die man allgemein mit den Namen P r o t o c a t e c h u g e r b s t o f f e und P y r o g a l l o l g e r b s t o f f e bezeichnet, obgleich die Berechtigung dieser Nomenklatur neuerdings zweifelhaft geworden ist.

Die sogenannten P r o t o c a t e c h u g e r b s t o f f e geben mit Eisensalzen (z. B. einprozentiger Eisenalaunlösung) grüne bis grünschwarze Färbung resp. Fällung, mit Formaldehyd und Salzsäure bei halbstündigem Kochen vollständige Fällung (so daß das Filtrat keine Eisenreaktion mehr gibt), mit Bromwasser Fällung und mit Bleizucker einen in Essigsäure vollständig löslichen Niederschlag.

Die sogenannten P y r o g a l l o l g e r b s t o f f e geben mit Eisensalzen blaue bis blauschwarze Färbung resp. Fällung, mit Formaldehyd und Salzsäure keine oder nur unvollständige Fällung (so daß das Filtrat starke Eisenreaktion gibt), mit Bromwasser keine Fällung und mit Bleizucker einen in Essigsäure nicht oder nur wenig löslichen Niederschlag.

Die Eisenreaktion ist insofern nicht zuverlässig, als sie von der Gegenwart schwach saurer oder schwach alkalischer Stoffe beeinflußt wird und bei manchen Gerbstoffen (z. B. Eichenrinde, Mimosarinde) nicht mit den anderen Gruppenreaktionen übereinstimmt.

Die Kalischmelze sollte bei den Protocatechugerbstoffen zu Protocatechusäure, bei den Pyrogallolgerbstoffen zu Gallussäure führen, was nicht immer der Fall ist. Es liegen daher den beiden Gerbstoffgruppen wahrscheinlich andere konstitutionelle Verschiedenheiten zugrunde, wobei auf den höheren Kohlenstoffgehalt der Protocatechugerbstoffe (58 bis 61%) im Vergleich zu den Pyrogallolgerbstoffen (50 bis 54%) aufmerksam gemacht sei.

Die quantitative Gerbstoffbestimmung geschieht für gerbereitechnische Zwecke nach der sogenannten Hautpulvermethode, d. h. nach einem den Gerbvorgang im Kleinen nachahmenden Analysenverfahren. Es wird der Gerbstofflösung durch überschüssiges Hautpulver der Gerbstoff vollständig entzogen, und seine Menge aus der Differenz der Abdampfrückstände (vor und nach der Entgerbung) ermittelt.

Literatur. ***H. R. Procter***, *Principles of Leather manufacture. London.* — ***Josef Jettmar***, *Ledererzeugung. Berlin 1901.* — ***J. T. Wood***, *Puering, Bateing and Drenching. London.* — ***Wilhelm Eitner***, *Der Gerber. Wien 1878 bis 1913.* — ***Edmund Stiasny***, *Gerberei in R. O. Herzog's Chemischer Technologie. Heidelberg 1912.* — ***M. Nierenstein***, *Chemie der Gerbstoffe 1910.* — ***Höhnel***, *Die Gerberrinden.* — ***A. G. Perkin***, *Tannins. In Thorpe's Dictionary 1913.* — *Zahlreiche Fachartikel in „Collegium", 1902 bis 1913.*

E. Stiasny

Gerhardt
Carl Friedrich.

Geboren zu Straßburg am 21. August 1816, gestorben daselbst am 19. August 1856, studierte Gerhardt an deutschen Hochschulen (Leipzig, Gießen) besonders unter Liebigs anfeuernder Leitung. Er war als Professor der Chemie in Montpellier, zuletzt in Straßburg tätig. Weniger durch seine Experimentalforschungen, die fast nur der organischen Chemie angehören, als durch seine Abhandlungen theoretischen Inhalts, bei denen A. Laurent stark beteiligt war und durch sein Lehrbuch der organischen Chemie, das der nach ihm benannten Typentheorie starke Verbreitung verschaffte, wurde Gerhardt bekannt und berühmt. Daß er und Laurent schon im 5. Jahrzehnt des vorigen Jahrhunderts einen starken Anstoß zur Anerkennung der Avogadroschen Molekulartheorie gaben, ist beiden als großes Verdienst anzurechnen. Gerhardts Abhandlungen erschienen meist in der Annales de Chimie et de Physique, zum Teil in den Annalen der Chemie, in denen Liebig selbst Gerhardts Ansichten scharf bekämpfte. Sehr wichtig für die Entwickelung der Stellung Gerhardts und Laurents zu chemischen Fragen sind die von beiden herausgegebenen Comptes rendus mensuels des travaux chimiques de l'étranger ainsi que des laboratoires de Bordeaux et de Montpellier (1845 bis 1848). Als Quelle für Gerhardts Leben und Wirken kann das 1900 erschienene ziemlich einseitig geschriebene Werk von Ed. Grimaux und Ch. Gerhardt „Charles Gerhardt. Sa vie, son oeuvre, sa correspondance" dienen.

E. von Meyer.

Gerölle und Geschiebe.

Früher unterschied man wohl bei den durch mechanischen Transport abgehobelten und abgeschliffenen Gesteinsstücken die mehr rundlichen als Gerölle, die mehr flachen als Geschiebe. Heute bezeichnet man die durch das Wasser transportierten Gesteinsstücke als Gerölle, die durch das Eis transportierten als Geschiebe

Geruch.

1. Einleitung. 2. Biologische Bedeutung. Verdauungsreflexe. 3. Riechstoffe. 4. Odoriphore und ihre Zerstörung durch ultraviolettes Licht. 5. Adsorption von Gerüchen. 6. Diffusion. 7. Gustatorisches Riechen. 8. Klassifikation der Gerüche. 9. Minima perceptibilia. 10. Olfaktometrie. 11. Anosmien. 12. Normale Schwellenwerte (Olfaktiebegriff). 13. Unterschiedsschwelle. 14. Reaktionszeit. 15. Ermüdung. 16. Fixants in der Parfümerie. Kompensation von Gerüchen. Mischung. 17. Darstellung durch Vektoren. 18. Riechtheorien.

1. Einleitung. Vom experimentellen und psychologischen Standpunkt betrachtet erscheinen uns Geruch und Geschmack (vgl. den Artikel „Geschmack") als verwandte Sinne. Die Empfindungen werden, auch wenn sie für sich allein auftreten, fast durchweg von einem deutlichen, mitunter sehr starken, positiven oder negativen Affekt begleitet. Ferner ist ihnen die Beziehung zur Nahrung gemeinschaftlich. Dabei fällt zugleich ein Unterschied auf, indem der Geschmack an den gelösten, der Geruch an den gasförmigen Bestandteilen haftet. Hiermit in Uebereinstimmung ist der Geschmack dem Verdauungskanal, der Geruch dem Atemweg zugeordnet.

Während das Tier atmet, nimmt es die Düfte bloß aus den Luftschichten vor den Nasenlöchern in sich auf. Nichtsdestoweniger kann durch Bewegungen des Kopfes und namentlich durch Anpassung an die in der Atmosphäre zufällig vorhandenen Strömungen, der Raum, aus welchem der Duft genommen wird, ziemlich groß werden. So wird der Geruch zu einem Geschmack aus der Ferne (Kant), der den meisten Tieren außerordentlich große Dienste erweist. Man versteht die große Bedeutung, welche dem Geruchssinn sowohl bei der Wahl des Futters als beim Aufsuchen der Beute zukommt. Für die Mehrzahl der höheren Tiere ist es der Hauptsinn (Buffon, Edinger), welcher bei allen instinktiven und bewußten Handlungen eine führende Rolle hat (makrosmatische Tiere).

Der Mensch, so wie auch die übrigen Primaten, gehört zu den mikrosmatischen Geschöpfen. Man muß dies schließen aus der morphologischen Reduktion der peripheren und der zentralen Teile des Sinnesorganes und ferner aus der Tatsache, daß, physiologisch betrachtet, die Geruchsreize schwerlich auf einem anderen Gebiete nennenswerte Bedeutung haben können, als auf jenem der von Pavlow im Zusammenhang studierten Verdauungsreflexe. In dieser Hinsicht ist auch uns der Geruchssinn gewiß außerordentlich wichtig und diesem Umstande ist es zuzuschreiben, daß er, trotz seiner morphologischen Verkümmerung dennoch eine erstaunliche Schärfe beibehalten hat. Bei einigen Riechstoffen sind wir imstande noch Stoffmengen scharf zu erkennen, welche kleiner sind als die, welche die Spektralanalyse im günstigsten Falle nachweist (Merkaptan und Chlorphenol einerseits nach Fischer und Penzoldt, das Natrium andererseits). Gelegentlich zieht der Mensch von seiner großen Riechschärfe auch Nutzen in technischen Dingen. So bedienen sich ihrer die Parfümeure, die Teehändler, die Weinhändler in ihrem Beruf, während wohl jeder sich einmal mit Hilfe des Geruchs der Gefahr einer Gasintoxikation entzogen haben wird. Die neueren CO-reichen Leuchtgase werden mit Rücksicht hierauf absichtlich parfümiert.

2. Biologische Bedeutung. Verdauungsreflexe. Die biologische Bedeutung des Ge-

ruchssinnes liegt aber für uns in erster Linie im Spiel der bedingten Verdauungsreflexe und nur nebenbei in den Gerüchen der äußeren Welt. Dennoch ist die Zahl der letzteren auch für uns unendlich groß. Es findet sich fast kein Gegenstand, der wirklich geruchlos ist. Jedem Zimmer in unserem Hause, jedem Lokal des Laboratoriums, jeder Werkstätte, jedem Laden, wenn der Raum nur kurze Zeit verschlossen blieb, kommt sein eigentümlicher Geruch zu. Daß wir denselben gewöhnlich nicht bemerken, hängt außer mit unserer Unachtsamkeit, mit der Ventilation zusammen. Letztere schwächt ihn bedeutend und was vielleicht noch wichtiger ist, sie schafft Uebergänge, infolge derer wir nur allmählich hineinkommen. Im Freien verhält sich die Sache nicht anders. In der Nähe einer Fabrik, auf einer Wiese, im Walde, auf der Heide spürt der aufmerksame Beobachter immer irgendeinen bestimmten Geruch, an der Küste des Meeres sogar ist die Luft (im Sommer wenigstens) nicht völlig geruchsfrei. Vielleicht, daß in arktischen Gegenden Abwesenheit aller Gerüche in der Natur vorkommen mag, bei uns wird solches zu den allergrößten Seltenheiten gehören.

3. Riechstoffe. Unter den unendlich vielen riechenden Körpern gibt es eine Reihe chemisch genau definierter, die bei gewöhnlicher Temperatur auch in großer Verdünnung einen Geruchsreiz abgeben. Diese hat man sich gewöhnt speziell Riechstoffe zu nennen. Auch ihre Zahl ist außerordentlich groß und die Empfindung, welche sie hervorrufen, ist gewöhnlich in hohem Grade charakteristisch. So viele Riechstoffe, so viele Qualitäten. Nur einige wenige Ausnahmen sind bekannt, wie z. B. Benzaldehyd und Nitrobenzol, die, obgleich grundverschieden in Konstitution, den gleichen Geruch haben. Aber im allgemeinen hat jeder Stoff seinen ihm eigentümlichen Geruch und solange die chemische Eigenart des Körpers sich nicht ändert, ändert sich auch nicht die Qualität des Geruchs. Selbstverständlich ist der Aggregatzustand dabei gänzlich gleichgültig: der sublimierte Kampfer, die ölige Kampferlösung, der Kampferdampf haben genau denselben Geruch. Es handelt sich offenbar um eine konstitutive Eigenschaft, die am Molekül als solchem haftet.

4. Odoriphore. Manchmal kann man die Anwesenheit irgendeines bestimmten Atoms verantwortlich machen (As, S, Te, Br, J), manchmal jedoch zwingen die Tatsachen auf eine mehr oder weniger komplizierte Atomengruppe als Geruchsträger, Odoriphor, zurückzugehen. Als solche Atomengruppen seien die Ester-, die Aldehyd-, die Keton-, die Karboxyl-, die Nitril-, die Nitrogruppe erwähnt. Machen chemische Umänderungen die Gruppen schwinden, führen sie sie zu neuen Konstellationen zusammen, die geruchlos oder geruchsverschieden sind, so geht mit dem chemischen Charakter auch der spezifische Geruch verloren. Neuerdings hat man im ultravioletten Licht ein Agens kennen gelernt, das in dieser Weise sehr viele Gerüche zerstört.

Unter dem Einfluß des ultravioletten Lichtes sind die verschiedensten chemischen Reaktionen möglich. Oxydationen, Synthesen, Polymerisationen, einfache Dissoziationen sind in großer Zahl beobachtet worden. Besonders in größerer Verdünnung sind viele chemische Körper dem Einfluß des ultravioletten Lichts zugänglich. Die Reaktion verläuft selten zu Ende. Gewöhnlich macht sie an einer Stelle halt, wo sich ein chemisches Gleichgewicht herstellt zwischen gewissen Mengen des Ausgangsstoffs und der Reaktionsprodukte. Die desodorisierende Wirkung des Lichtes zeigt sich in den speziellen Fällen verschieden intensiv. Es gibt Stoffe, von denen pro Sekunde $\frac{1}{2.6 \times 10^{15}}$ eines Grammmoleküls des Odoriphors beraubt wird, während von anderen in derselben Zeit z. B. $\frac{1}{3{,}9 \times 10^{6}}$ eines Grammoleküls dem Zerfall unterliegt. Zwar werden diese Verhältnisse begreiflicherweise mit der zufälligen Konzentration zusammenhängen, worin der Stoff dem Versuch unterworfen wird, aber auch prinzipiell liegen Verschiedenheiten vor.

Weil ultraviolette Strahlen im gewöhnlichen Tageslicht nicht fehlen, werden verdünnte Riechgase oder verdünnte wässerige Lösungen im Laufe der Zeit nahezu geruchlos werden, während dieses wegen des Nichtzuendegehens der Reaktion mit konzentrierten Lösungen nicht notwendig der Fall zu sein braucht. Gleiches beobachtet man bei an einer Oberfläche adsorbierten Düften.

5. Adsorption von Gerüchen. Die Adsorption von Riechgasen ist eine weit verbreitete Erscheinung, die sogar in erstaunlichem Grade vorhanden sein kann, so daß sie der Induktion radioaktiver Substanzen ähnelt, während sie andererseits manchmal auch vollkommen fehlt. Es gibt Düfte, welche fast gar nicht anhängen, und andere, die unmittelbar an allen Gegenständen haften, die mit ihrem Dampf in Berührung kommen. Der Moschus, dessen riechendes Prinzip, das Muskon, 1906 von Walbaum entdeckt worden ist, gehört zu den ungemein fest adhärierenden Riechstoffen. Eine Berührung mit Muskondampf während 5 Minuten genügt, um eine Fläche stundenlang und länger riechen zu lassen. Namentlich Bleiwände

halten den Moschusduft tagelang fest. Glaswände tun es weniger. Es scheint die Riechstoffsubstanz selber zu sein, welche anhaftet, denn man spürt an Watte, mit welcher man eine derartige Oberfläche gerieben hat, einen unverkennbaren, sogar sehr charakteristischen Geruch. Dagegen hält eine stählerne Fläche das Muskon gar nicht fest. Umgekehrt fesselt Stahl sowohl Ionon als Skatol. Vorläufig lassen sich alle diese Erscheinungen noch am besten als spezifische Adsorptionen auffassen.

6. Diffusion. Alle Düfte haben die Eigenschaft, sich durch Diffusion zu verbreiten und verhalten sich in dieser Hinsicht, soweit bekannt, als echte Gase. Die Diffusionsgeschwindigkeit ist ungemein verschieden. Amylacetat z. B. verbreitet sich sehr rasch, Naphtagas außerordentlich langsam. Den gleichen Gegensatz kannte bereits Cloquet zwischen dem Duft der Reseda und jenem der Rose. Ersteren spürt man aus großer Entfernung, letzterer bleibt in der unmittelbaren Umgebung des Blumenbeetes hängen. Solche zusammenhaltenden Düfte (wie z. B. nach den alten Reisejournalen die Spezereiinseln umschwebt haben sollen) werden vom Winde meilenweit mitgenommen. Namentlich diese Erscheinung spricht entschieden für die korpuskuläre Natur des riechenden Prinzips. Wo man einem charakteristischen Geruch begegnet, dort befindet sich sicher etwas, sei es auch eine winzige Menge, des betreffenden Riechstoffes. Durch spezifische Adsorption haftet sie an der Spur und verleiht ihr ein Geruchsgepräge, das mit nichts anderem verwechselt werden kann. Die makrosmotischen Säugetiere nützen diese Erscheinung aus und suchen ausschließlich mit Hilfe des Geruchssinnes die Nahrung, die Beute, die Artgenossen des anderen Geschlechts. Gleiches gilt mutatis mutandis für die Wassertiere, denn der Sinn, den der Nervus olfactorius versorgt, ist, wie gesagt (gerade weil er sich auf eine konstitutive Eigenschaft der Materie stützt), vom Aggregatzustand unabhängig.

7. Gustatorisches Riechen. Dem Menschen, der, wenn auch nicht makrosmatisch, so doch einigermaßen osmatisch ist, werden die Geruchsreize auf drei verschiedenen Wegen zugeführt: 1. mit der Nahrung, 2. durch Zugwind, 3. durch Diffusion aus der umgebenden, ruhenden Luft. Auf alle Fälle ist die Atmung die Vermittlerin. Am wenigsten übersichtlich war der Zusammenhang im ersten Fall. Seitdem man jedoch die sogenannte Schluckatmung kennen gelernt, d. h. die kleine, ganz flache Atmung, welche während des Schluckakts in der dabei obligatorischen Atempause eintritt, hat es damit keine Schwierigkeit mehr. Die langsam strömende Ausatmungsluft streift erst an der mit der Nahrung gerade in Berührung gewesenen Pharynxschleimhaut vorbei und erreicht dann auf kürzestem Weg durch die Choanen das auf der oberen Muschel und auf der ihr gegenüberliegenden Fläche gelegene Endorgan des Nervus olfactorius. Wegen des zeitlichen Zusammenfallens hat das gustatorische Riechen die Eigentümlichkeit vollständig mit den gleichzeitig vorherrschenden Geschmacks- und Gefühlsempfindungen zu verschmelzen, sogar in einem solchen Grade, daß der Laie sie davon nicht zu trennen versteht. Daher werden vielfach solche Gesamtempfindungen nicht dem Geruch, sondern dem Geschmack zugeordnet. Von vornherein ohne weiteres verständlich ist der Mechanismus in den beiden anderen Riechweisen. Dabei fließt die Inspirationsluft bogenförmig durch die Nasenhöhle bis in die Nähe der oberen Muschel, an der medialen Fläche der mittleren Muschel entlang. Die Riechgegend wirklich erreichen wird sie wahrscheinlich bloß beim Schnüffeln. Bei ruhiger Atmung bleibt der Strom einigermaßen vom Nasendach entfernt, und es hat die Diffusion hinzuzutreten, um die riechenden Moleküle bis ans Endorgan zu führen. Die Vorteile der beschriebenen geschützten Lage der Sinnesschleimhaut sind augenfällig. Die Riechzellen bleiben vollkommen geschützt, sowohl gegen den Staub als gegen mechanische Beschädigung, Kälte und Austrocknung. Es läßt sich auch eine experimentelle Konsequenz ziehen. Wenn überhaupt, so kann bloß ein Teil der Luft und zwar jener, der während der Atmung an der konvexen Seite der Strombahn fließt, mit der Riechgegend in Berührung kommen. Dieser Teil tritt durch die vordere Hälfte des Nasenloches ein und, wie ein Versuch von Fick lehrt, hat auch gerade dieser und nur dieser Bedeutung für das Riechen.

Noch eine Erscheinung endlich läßt sich aus den beschriebenen Bedingungen ableiten. Das nicht gustatorische Riechen kommt ausschließlich inspiratorisch zustande. so daß man sich für einen kurzen Moment gegen einen Gestank wehren kann durch Anhalten der Atmung. Die nächstfolgende Inspiration bringt ihn dann aber um so sicherer zurück. Wenn diese zweite Inspiration zu Ende geht, schneidet die Empfindung plötzlich scharf ab, was vielleicht den im Augenblick des Atemumschlags auftretenden Wirbeln zuzuschreiben ist.

8. Klassifikation der Gerüche. Wenn man beabsichtigt, die zahlreichen in der Natur verbreiteten Gerüche zu klassifizieren, so begegnet man großen Schwierigkeiten. Die Gerüche haben keine besonderen Namen; sie werden einfach nach den Stoffen, aus welchen sie ihren Ursprung nehmen, bezeichnet. In dieser Weise spricht man

von einem Fleischgeruch, von Fischgeruch, von Blumenduft, von Zwiebel- und Moschusgeruch usw. Solchen Begriffen haftet jedoch etwas Unbestimmtes an, denn wirklich definiert erscheint ein Duft nur, wenn der Name wirklich seine genaue Herkunft angibt. Dies wird wohl so bleiben, bis es gelungen ist, den einfachen Gerüchen auf die Spur zu kommen und sie zu ordnen. Sinnesphysiologisch kann man gleichwohl auch jetzt annähernd einfache Gerüche bekommen, indem man einen Riechreiz allmählich bis auf eine Spur von Geruchsempfindung abschwächt. Es läßt sich erwarten, daß in einem solchen Falle nur derjenige Geruchskomponent übrig bleibt, welcher alle übrigen an Intensität übertrifft.

Inzwischen macht sich aus praktischen Gründen das Bedürfnis einer Systematik der Gerüche geltend.

Von den in der Literatur vorliegenden Einteilungen der Gerüche genügt die von Linné angegebene unseren vorläufigen Anforderungen am besten, namentlich wenn man sie durch Hinzufügen zweier, auch bereits in der Literatur hervorgehobenen Klassen vervollständigt. Vielleicht hat die Linnésche als natürliche systematische Zusammenstellung auch bleibenden Wert.

Die Klassifikation beschäftigt sich in erster Reihe mit den rein olfaktiven Gerüchen, d. h. mit solchen, die, wenn sie in gasförmigem Zustand dargeboten werden, ausschließlich den Geruchssinn und keinen anderen Sinn erregen und unterscheidet darin neun Klassen:

Klasse I. Aetherische Gerüche (Lorry). Beispiele: Isoamylacetat, Methylheptenon, Aceton, Chloroform.

Klasse II. Aromatische Gerüche (Linné). Beispiele: Kampfer, Borneol, Eukalyptol, Zimmtaldehyd, Karvon, Methylnonylketon, Thymol, Citral, Nitrobenzol.

Klasse III. Balsamische Gerüche (Odores fragrantes Linné). Beispiele: Geraniol, Terpineol, anthranilsaurer Methylester, Piperonal, Ionon, Iron, Vanillin.

Klasse IV. Moschusgerüche (Odores ambrosiaci Linné). Beispiele: Trinitrobutyltoluol (Kunstmoschus), Muskon.

Klasse V. Allylkakodylgerüche (Odores alliacei Linné). Beispiele: Merkaptan, Aethylsulfid; Trimethylamin; Brom.

Klasse VI. Empyreumatische Gerüche (Haller). Beispiele: Toluol, Kresol, Naphtalin.

Klasse VII. Kaprylgerüche (Odores hircini Linné). Beispiel: Kapronsäure.

Klasse VIII. Widerliche Gerüche (Odores tetri Linné). Beispiel: Pyridin.

Klasse IX. Erbrechenerregende Gerüche (Odores nauseosi Linné). Beispiel: Skatol.

Parallel mit dieser Reihe verläuft eine ähnliche Klassifikation prickelnder Riechstoffe. Zu Klasse I gehört z. B. der Formaldehyd, zu Klasse II der konzentrierte Eugenoldampf, zu Klasse III der konzentrierte Ionondampf, zu Klasse V das Jod, zu Klasse VI das Ammoniak, zu Klasse VII die Ameisensäure, zu Klasse VIII der konzentrierte Pyridindampf.

Als dritter Reihe begegnen wir endlich den schmeckenden Riechstoffen. Von diesen gehört der süße Chloroformduft und der bittere Aetherduft zu Klasse I, das süße Anethol zu Klasse II, das süße Kumarin zu Klasse III, der schwach süße Schwefelwasserstoff zu Klasse V, die Fettsäuren zu Klasse VI und das einigermaßen süße Skatol zu Klasse IX.

9. Minima perceptibilia. In den späteren Jahren ist man vielfach, und nach obenstehendem durchaus rationell, bestrebt gewesen, von möglichst vielen Riechstoffen die kleinsten Mengen zu bestimmen, die von einem normalen Sinne unter Wiedererkennung der ihnen eigenen Qualität wahrgenommen werden können (sogenannte Erkennungsschwelle). Umgekehrt hat man in derartigen Bestimmungen ein Mittel gefunden zur Messung der normalen oder abnormen Sinnesschärfe.

Die erste Fragestellung ist die ältere und wurzelt bereits in den Arbeiten Valentins. Ausgearbeitet wurde sie von Fischer und Penzoldt, von Passy und vom Referenten. Im Prinzip schreitet sie zur sukzessiven oder unmittelbaren Verdünnung einer abgewogenen, meistens winzigen Menge Riechstoffs in einem gemessenen Luftvolum. Einige Zahlen dürfen hier folgen:

Minima perceptibilia

		nach absoluter Größe	pro ccm	
Klasse	I.	Aceton	$0{,}4 \cdot 10^{-8}$	g
		Isamylacetat	$9 \cdot 10^{-11}$	„
Klasse	II.	Camphora	$1{,}6 \cdot 10^{-11}$	„
		Nitrobenzol	$4{,}1 \cdot 10^{-11}$	„
Klasse	III.	Ionon	$1 \cdot 10^{-13}$	„
		Terpineol	$1{,}8 \cdot 10^{-10}$	„
Klasse	IV.	Trinitrobutyltoluol	$1 \cdot 10^{-12}$	„
Klasse	V.	Aethylbisulfid	$3 \cdot 10^{-13}$	„
Klasse	VI.	Guajakol	$3{,}7 \cdot 10^{-12}$	„
Klasse	VII.	Valeriansäure	$2{,}1 \cdot 10^{-12}$	„
Klasse	VIII.	Pyridin	$4 \cdot 10^{-11}$	„
Klasse	IX.	Skatol	$4 \cdot 10^{-13}$	„

Rechnet man die Zahlen der Tabelle in Grammoleküle um, so bekommt man einen Eindruck von der Riechstärke des Stoffes pro Molekül. Der reziproke Wert dieser Zahl sei die spezifische Riechkraft des Stoffes genannt. Sie ist für Kampfer 1×10^{12}, für Jonon 2×10^{18}.

10. Olfaktometrie. Die zweite Fragestellung ist jüngeren Datums. Um sie in ausgiebiger Weise lösen zu können, bedarf es bequemerer Methoden als die der sukzessiven oder der unmittelbaren Verdünnung abgewogener Mengen in der gemessenen

Atemluft. Namentlich wenn die Olfaktometrie zu klinischen Zwecken herangezogen werden soll, muß sie drei Dinge ermöglichen:

1. rasch von schwächeren zu stärkeren Reizen überzugehen;

2. eine Durchmusterung der ganzen Reihe von Intensitätsgraden in wenigen Augenblicken zu erlauben;

3. dabei die natürliche Atmung ungeändert zu lassen.

Diesen drei Anforderungen genügt eine vom Referenten 1888 angegebene Methode, welche auf dem Prinzip ineinander verschieblicher Zylinder beruht.

Wie man in der Optik die durchtretenden Lichtmengen nach Spaltbreiten abmißt, so kann man in der Olfaktologie die Geruchsmengen nach Zylinderlängen bemessen, indem man ein Zylinderrohr, dessen Innenwand als Riechquelle dient, durch ein genau hineinpassendes zweites Zylinderrohr mehr oder weniger abdeckt. Das erstere Zylinderrohr heiße der olfaktometrische Zylinder des Systems, das zweite das Innen- oder Riechrohr.

Wenn man die Luft, welche beim Atmen aspiriert wird, zuvor durch ein solches System leitet, so wird sie sich mit Riechstoff beladen in einem Grade, der der Länge der frei gegebenen Innenfläche des olfaktometrischen Zylinders proportional ist. Dabei bleibt die Geruchsquelle in allen Versuchen in gleicher Entfernung vom Sinnesorgan und auch die natürliche Aspiration (Schnüffeln oder allmähliches Einatmen) kann in normaler Weise stattfinden, vorausgesetzt, daß man den Röhren keine allzu große Länge und keine allzu geringe Weite gegeben hat. In unseren Versuchen haben wir dem olfaktometrischen Zylinder eine Länge von 10 cm und eine innere Weite von 0,8 cm gegeben. Zu orientierenden Bestimmungen bei normalen Personen wählten der Referent, Griesbach, Myers und viele andere Autoren als Geruchsquelle ein gewöhnliches, zuvor unbenütztes Kautschukrohr von 0,8 cm Lichtweite. Dann genügt es, den olfaktometrischen Zylinder 1 cm vorzuschieben, um beim Beobachter eine Schwellenempfindung hervorzurufen (1,0 cm wurde als Mittelwert, 0,7 cm als frequentester Wert gefunden). Raucher bedürfen ein etwas längeres Stück der Kautschukinnenfläche (im Mittel 2,5 cm). Im allgemeinen macht man rechts und links die gleichen Befunde und wo man auf abweichende Verhältnisse stößt, erklären diese sich manchmal aus ungleicher Luftdurchgängigkeit, worüber der Atembeschlag der Exspirationsluft auf einem Metallspiegel leicht Aufschluß geben kann.

Die angegebenen Dimensionen, 10 cm maximale Zylinderlänge und 0,8 cm innere Weite, werden auch in der Präzisionsolfaktometrie beibehalten. Manche festen Riechstoffe, wie gelbes Wachs, Ammoniacumguttapercha, Borneokampfernaphtalin (im Eutecticum), können ohne weiteres zu Zylindern ausgegossen werden. Aber wenn der olfaktometrische Zylinder mit poröser Wand ausgestattet wird, können ebensogut Lösungen benützt werden und zwar wässerige Lösungen, oder, weil sie haltbarer sind und sich durch völlige chemische Indifferenz auszeichnen, Lösungen in flüssigem Paraffin. Mehrschichtiges Filtrierpapier, von Nickelgaze gestützt, bildet ein zweckmäßiges Material, aus welchem sich diese porösen Zylinder anfertigen lassen. Wird die poröse Wand dann noch von einem Flüssigkeitsmantel umgeben, so verfügt man über ein System, daß, wohl verschlossen aufbewahrt, mehrere Jahre vollkommen gleichmäßige Dienste leisten kann (Magazinzylinder).

Nach vollständiger Imbibierung des Filtrierpapiers kann ohne weiteres eine Messung der Riechkraft, bezw. bei bekannter Riechkraft der Quelle, eine Messung der Empfindlichkeit der Versuchsperson stattfinden. Man schiebe den Magazinzylinder ein wenig über das Riechrohr vor, so daß ein Teil der Innenfläche unbedeckt bleibt, im selben Augenblick aspiriere man rasch und merke sich, ob man eine Geruchsempfindung bekommt oder nicht. Im positiven Falle frage man sich, ob es möglich ist, die Qualität des Riechstoffs anzugeben; wenn nicht, so blase man flüchtig durch und schiebe weiter aus, bis man eine qualitativ definierbare Empfindung bekommt. Alle Aspirationen sollen durch die vordere Hälfte des Nasenlochs stattfinden, weil nach dem Fickschen Versuch die aus der Innenröhre kommende Luft sonst nicht in die Riechbahn gelangt. Schwierigkeiten machen bloß die Versuche mit stark adhärierenden Gerüchen. Bei diesen kann es notwendig sein, recht oft eine Reinigung des Innenrohrs durch Sandspülung vorzunehmen.

II. **Anosmien.** Mit Hilfe der beschriebenen Methode sind namentlich die Anosmien (Abschwächungen des Geruchssinnes) näher studiert worden; man hat sie in respiratorische, essentielle und zentrale unterscheiden gelernt, je nachdem die Lokalisation des ursachlichen Prozesses in dem nasalen Luftwege, in der Riechschleimhaut oder in den osmotischen Teilen des Zentralnervensystems gedacht werden muß. Zu den temporären, essentiellen Anosmien sind die toxischen zu rechnen, die interessanterweise durch Insufflation eines kokainhaltigen Pulvers hervorgerufen werden. Vor und nach der Anosmie läßt sich eine Hyperosmie (Schärfung des Geruchssinnes) feststellen.

Bei Präzisionsmessungen wird die freie

Atmung mit einer artifiziellen Aspiration vertauscht. Man schiebt einen 100 ccm fassenden, mit Glashähnen versehenen Glasbehälter ein und riecht an diesem, nachdem er durch einen gleichmäßig fließenden Luftstrom mit äußerst verdünntem Riechstoff gefüllt worden ist. Die Geschwindigkeit wird von einem Aerodromometer (einem zwischen zwei Spiralfederchen aufgehängten, dem Luftstrom in einem weiten Glasrohr ausgesetzten, leichten Aluminiumscheibchen) gemessen. Die Konzentration des Riechgases wird, was die gröberen Stufen angeht, durch sukzessive Verdünnungen, was die feineren betrifft, nach dem Prinzip der übereinander geschobenen Zylinder geregelt.

Minima perceptibilia
in cm der Olfaktometerskala

$^1/_2$ %	Isoamylazetat in flüssigem Paraffin	0,29
5 %	Nitrobenzol ,, ,, ,,	0,06
2,5 %	Terpineol ,, ,, ,,	1,60
0,627 %	Muskon in Myristinsäure	0,22
1 ‰₀	Aethylbisulfid in flüssigem Paraffin	0,012
1 ‰	Guajakol ,, ,, ,,	0,62
1 ‰₀	Valeriansäure ,, ,, ,,	0,04
1 ‰	Pyridin ,, ,, ,,	0,03
1 ‰	Skatol ,, ,, ,,	0,002

12. Normale Schwellenwerte (Olfaktiebegriff). Obenstehende Werte sind Schwellenwerte. Sie lassen sich als Einheiten für alle intensiveren Reize derselben Art verwenden, unter welchen Umständen ihnen passend der Namen „Olfaktie" zufällt. Man findet sie, indem man mehrere Tage hintereinander die Schwelle mit einem gegebenen Olfaktometer bestimmt. Aus den gefundenen Werten berechnet man das arithmetische Mittel oder, was bequemer, man sucht den Wert der größten Frequenz. Zur ersten Annäherung genügen zehn Bestimmungen, vorausgesetzt, daß sie an verschiedenen Tagen, bei nahezu 15° C Temperatur und in geruchloser Umgebung vorgenommen werden. Es existiert in dieser Weise eine Olfaktie für Kampfer, für Jonon usw. Von einer Olfaktie als solcher kann man nicht reden. Auch ist die Schwelle eines normalen Geruchsorgans an sich keine physikalische Größe, aber die Bedingungen, sowohl die physikalischen als die physiologischen, können angegeben werden und durch diese ist die Olfaktie bestimmt.

13. Unterschiedsschwelle. Wenn man von der Schwelle ausgehend die Reize um verschieden große Werte steigert, läßt sich die Gültigkeit des Weber-Fechnerschen Gesetzes auch auf dem Gebiet des Geruchsinnes dartun (vgl. den Artikel „Psychophysik").

Um unterscheidbar zu sein, hat jede folgende Stufe die vorhergehende in minimo um einen bestimmten Bruchteil zu übertreffen. Diese sogenannte Unterschiedsschwelle ist vom Referenten, von Miss Colloch Gamble und von Hermanides gemessen worden. Letztgenannter fand folgende Werte:

	mit schwachen Reizen %	mit starken Reizen %
für Isoamylazetat . .	30	24
,, Nitrobenzol . . .	25	26
,, Terpineol	40	36
,, Muscon	45	40
,, Aethylbisulfid . .	30	36
,, Guajakol.	35	46
,, Valeriansäure . .	45	38
,, Pyridin	30	30
,, Skatol	60	62
im Mittel	38	38

Eine Erhöhung der unmittelbar vorhergehenden Reizstärke um ungefähr $^1/_3$ ergibt also eine gerade merkbar stärkere Empfindung. In dieser Weise fortschreitend erreicht man zuletzt ein Gebiet, in welchem das Webersche Gesetz versagt und weitere Verstärkung des Reizes keine Verstärkung der Empfindung zustande bringt. Die Grenze dieses Gebiets wird die Reizhöhe genannt. Merkwürdigerweise gibt es Riechstoffe, für welche jene Grenze sehr bald erreicht wird, z. B. Vanillin, Kumarin usw. Passy hat diese Riechstoffe als „parfums" von den übrigen Riechstoffen, von ihm „odeurs" genannt, getrennt. Die Ursache der Erscheinung ist noch immer dunkel.

14. Reaktionszeit. Nicht bloß die Intensitäten, auch die Zeitverhältnisse interessieren uns. In erster Linie die Reaktionszeit, d. h. die Zeit zwischen dem Moment der Reizung und dem Zeitpunkt der Reaktion, mit welcher man eine Reizung beantwortet (ruft, signalisiert, abwehrt usw.). In solchen Versuchen kommt es darauf an, den Augenblick der Reizung scharf zu begrenzen und man hat also eine stoßweise Insufflation oder eine Schnüffelaspiration zu benützen. Mit letzterer Methodik fand Hermanides untenstehende Werte:

Reaktionszeiten

	Reaktionszeit
Isoamylacetat	0,50 sec.
Nitrobenzol	0,56 ,,
Terpineol	0,65 ,,
Muskon	0,51 ,,
Aethylbisulfid	0,66 ,,
Guajakol	0,42 ,,
Valeriansäure	0,42 ,,
Pyridin	0,50 ,,
Skatol	0,44 ,,
im Mittel	0,54 sec.

Von diesem Mittelwert 0,54 sec. kommen 0,02 sec. auf die Bewegung der Luft im Apparat und also 0,52 sec. auf die Nettoreaktionszeit.

15. Ermüdung. Wenn die Reizung nicht kurz, abgebrochen ist, sondern lange anhält, zeigt sich eine sehr auffallende Ermüdung

Ihre Entwickelung läßt sich an sogenannten Ermüdungskurven verfolgen, graphischen Registrierungen der Schwellenwerte, wozu man gelangt, wenn man nach 0,2, 0,4, 0,6, 0,8 usw. Sekunden die Riechschärfe einer Person bestimmt, die der Einwirkung des nämlichen Duftes in gemessener Stärke anhaltend ausgesetzt war.

16. Mischung von Gerüchen. Fixants. Kompensation. Eine neue Welt von Gerüchen nicht allein, sondern auch ein neues Gebiet von Erscheinungen tut sich auf, wenn man zur Mischung einfacher Gerüche schreitet. Die Technik der modernen Parfümerie macht ausgiebige Anwendung von der auf diesem Gebiete gesammelten Erfahrung, denn erst durch Mischung gelingt es, den künstlich hergestellten Riechstoffen jene eigentümliche Vollheit und Weichheit zu geben, die den klassischen natürlichen Riechstoffen zukommt. Eine sehr große Rolle spielen dabei die Fixants, d. h. gewisse Stoffe, die in unendlich geringer Menge zugefügt der künstlich hergestellten Mischung eine unvergleichlich viel längere Dauer des Duftes verleihen. Es seien als Beispiel das Indol, das Skatol, der anthranlisaure Methylester und neuerdings der Duodecylaldehyd genannt. Eine vollständige Erklärung der Wirkung des Fixants in der Parfümerie steht noch aus, doch einige jetzt zu beschreibende Beobachtungen geben jedenfalls einen Fingerzeig in der Richtung, in welcher vielleicht die Erklärung zu suchen ist.

Wenn man in einem Doppelolfaktometer die 9 Standardgerüche, deren Olfaktiewerte wir oben angegeben haben, paarweise zusammenfügt, so erhält man 36 Kombinationen, von welchen die meisten die Eigentümlichkeit haben, statt einen Mischgeruch herzustellen, eine gegenseitige Abschwächung der von den Komponenten hervorgerufenen Geruchsempfindungen zu veranlassen. Dieser Erfolg kann bei sehr genauer Abwägung der beiden zusammengebrachten Gerüche bis zur vollständigen Aufhebung der Empfindung gehen, bei weniger genauer Kompensation oder auch bei sehr intensiven Reizen tritt von den abgeschwächten Empfindungen eine besonders hervor oder auch es folgt die eine der anderen nach (Wettstreit der Gerüche). Ist der Unterschied der zusammengebrachten Intensitäten sehr groß, so unterdrückt der eine Geruch den anderen gänzlich. Werden die beiden Komponenten jedoch schwach gewählt, so ist es möglich, eine gewisse Breite von Zusammenstellungen ausfindig zu machen, innerhalb welcher eine für eine gewisse Kombination aufgefundene Verhältniszahl über angrenzende Reizintensitäten ihren Wert annähernd beibehält (Zone der kardinalen Proportionen). Wenn p Olfaktien eines Stoffes durch q Olfaktien eines anderen bis zur gegenseitigen Vernichtung kompensiert werden, wird dasselbe auch mit 2p und 2q, mit 3p und 3q der Fall sein.

Es existieren zwei von verschiedenen Beobachtern vollständig durchgeführte Untersuchungsreihen über die Kompensation der 9 Standardgerüche. Greifen wir aus diesen jene heraus, die dabei und auch noch in einer dritten Reihe Resultate von derselben Ordnung gegeben haben und lassen wir die übrigen als individuell zu verschieden beiseite, so kommen wir zu drei Kombinationen, für welche die kardinalen Proportionen innerhalb der Fehlergrenzen die gleichen sind. Die Riechstoffe:

Terpineol und Valeriansäure,
Aethylbisulfid und Skatol,
Guajakol und Valeriansäure

führten bei drei unabhängig voneinander wahrnehmenden Beobachtern zu vollständiger Geruchlosigkeit oder wenigstens zu einer solchen Abschwächung, daß bloß ein unbestimmter, nicht definierbarer Rest übrig blieb. Diese drei Riechstoffe müssen also, als Geruchsreize verwendet, im allgemeinen auf den Sinn-Bewußtseins-Komplex den nämlichen Einfluß ausgeübt haben.

Man denke sich, daß in einer derartigen Mischung einer der Gerüche ein Fixant sei, so ist es klar, daß, gleichmäßige Verflüchtigung vorausgesetzt, eine ganz leichte Vermehrung der anderen Komponenten das Gemisch zu einer fast unerschöpflichen Geruchsquelle machen muß. Neben dieser physiologischen Erklärung der Erscheinung läßt sich auch als Arbeitshypothese eine mehr physikalische aufstellen, nach welcher das Fixant ein negativer Katalysator sein soll im chemischen Zerfallsprozeß, dem manche sich selbst überlassene Riechstoffe im verdünnten Zustande anheimfallen. Abgesehen von der Lehre des Fixants in der Parfümerie ist die Tatsache der Geruchskompensation auch für die Pharmazie von Wichtigkeit. So benutzt man den Mandelgeruch um den Moschusgeruch, ätherische Oele um den Jodoformgeruch zu vertreiben usw. In allen Fällen kommt es dabei auf ein genaues Abwägen der Geruchsmengen an, wenn man einen störenden Wettstreit der Gerüche vermeiden will. Eine vollkommene Maskierung erreicht man erst durch ein Uebermaß eines der Komponenten, wie bei den Räucherungen des Orients und bei der Verbrennung der Geruchspastillen in Japan.

Das in der Parfümerie so vielseitig gepflegte qualitative Studium ist in der wissenschaftlichen Olfaktologie ziemlich vernachlässigt worden. Es existieren bloß einige Ansätze von seiten A r o n s o h n s und

Nagels, aber die betreffenden Versuche sind nicht messend verfolgt. Das Doppelolfaktometer diente bisher nur als Differentialinstrument. Im allgemeinen lassen sich alle im natürlichen System verwandten Gerüche zu Mischungen zusammenstellen. Außerdem nach Nagel Vanillin und Schwefelammonium und einige andere Kombinationen. Indem man an solchen Mischungen im Laufe längerer Zeit (etwa eines Tages) wiederholt riecht, gewinnt man erst ein sicheres Urteil über die neue Qualität. Man erkennt dann mit Sicherheit, daß der neue Geruch keinem der beiden Komponenten gleicht. Es muß jedoch dahingestellt bleiben, ob nicht inzwischen chemische Vorgänge eingetreten sind. Bloß wenn die Mischung doppelseitig vorgenommen wird, ist diese Möglichkeit unbedingt ausgeschlossen. Im Doppelolfaktometer läßt sich dieser Versuch ohne weiteres vornehmen. Namentlich Hermanides hat hierüber ein stattliches Material zusammengetragen. Als allgemeines Ergebnis läßt sich behaupten, daß die Intensität eines aus nicht verwandten Gerüchen hergestellten Mischgeruchs immer zurückbleibt hinter der Summe der Intensitäten der Komponenten. Nur verwandte Gerüche verstärken sich.

17. Darstellung durch Vektoren. Aus diesen Erfahrungen geht die Notwendigkeit hervor, einen Geruchsreiz durch einen Vektor darzustellen, also durch eine Linie im Raum, an welcher sich Richtung und Größe unterscheiden lassen. Die Länge des Vektors entspreche der Intensität, seine Richtung der Qualität des Geruchs. Geruchsarten, die in allen Konzentrationen die gleichen bleiben (die überwiegende Mehrzahl der Riechstoffe), werden von geraden Linien, die mit der Konzentration ihren Charakter ändernden Gerüche (anthranilsaurer Methylester, Ionon) werden von gekrümmten Linien dargestellt. Unter sich verwandte Gerüche werden Bündel von Vektoren bilden, unter sich verschiedene Gerüche weitausspreizende Vektoren, wenn man, was erlaubt und empfehlenswert, den Vektoren einen gemeinsamen Ausgangspunkt gibt. Die Mischung von Gerüchen wird nun selbstverständlich durch Addition von Vektoren angegeben werden. Die Länge der Vektoren in der graphischen Abbildung soll nach Olfaktien resp. in Uebereinstimmung mit dem Weber-Fechnerschen Gesetz nach den Logarithmen der Olfaktienzahlen bemessen werden. Leider sind die in dieser Weise für verschiedene Beobachter angefertigten Raummodelle für die meisten Kombinationen unter sich noch sehr verschieden, was teilweise mit dem ziemlich großen wahrscheinlichen Fehler jeder Beobachtung zusammenhängt, teilweise vielleicht auf tieferen Gründen beruht.

Die Vektorkonstruktionen, wie nützlich sie auch sein mögen, gestatten bisher noch keinen einheitlichen Ueberblick über die Qualitäten des Sinnes. Es ist dies auch nicht zu erwarten, weil das Reich der Gerüche nicht wie das Reich der Töne einer zweidimensionalen oder wie das Reich der Farben einer dreidimensionalen Mannigfaltigkeit angehört, sondern nach Wundt als multiple Mannigfaltigkeit gedeutet werden muß, wofür uns die anschauliche Vorstellung fehlt. Sogar wenn wir, was ungewiß ist, in den neun Klassen des Linnéschen ein natürliches System sehen und annehmen dürften, daß in jeder Klasse irgendein typischer Repräsentant vorhanden ist, der in großer Verdünnung als eine der elementaren Qualitäten betrachtet werden kann, so ist doch der qualitative Gegensatz, resp. die Verwandtschaft so ungemein kompliziert, daß eine Einsicht uns verborgen bleibt. Jedenfalls wird die physikalische Analyse der Gerüche vorhergehen haben.

18. Riechtheorien. Neben der Frage nach den spezifischen Energien macht sich in der Physiologie eine andere nicht weniger dringend fühlbar, jene, die sich mit der Einwirkung riechender Partikelchen auf die Riechschleimhaut beschäftigt. Als Arbeitshypothese kann man sich die riechenden Moleküle nach dem Muster des in der Parfümerieindustrie üblichen Prozesses der Effleurage (Aufnahme der Moleküle aus dem Dampf in Oel oder flüssigem Paraffin) von den Haaren der Riechzellen aufgenommen denken. Dann würde der Verteilungsfaktor zwischen einer Dampfphase und einer festen Phase, der den Riechstoff in fester Lösung aufnimmt, die treibende Kraft sein. Der Vorgang kann aber auch als eine Adsorption gedeutet werden. Für letztere Ansicht spricht die Tatsache, daß sehr viele feste Riechstoffe in Pulverform auf eine reine Wasseroberfläche geworfen, lebhafte Bewegungen ausführen, was auf ein rasches Ausströmen von Molekülen, nach der Wasseroberfläche hin, zurückgeführt wird. Zu mehr als Vermutungen gelangt man jedoch nicht. Da weder mechanische, noch osmotische Kräfte wirksam sein können, da auch die Annahme eines Einflusses der Lösungswärme, die die spezifische Riechkraft der verschiedenen Stoffe unbeachtet läßt, nicht in Betracht kommt, da endlich bei den meist neutralen Molekülen der riechenden Körper rein chemische Wirkungen ausgeschlossen sind, denken sich die Olfaktologen die Wirkung am liebsten als eine sogenannte olfaktochemische, die, von den mit den Riechhaaren in Berührung

kommenden oder darin in wirkliche Lösung übergehenden Molekülen ausgehend, ihren letzten Grund in den als Odoriphore bezeichneten Atomengruppen (s. o.) haben soll.

Literatur. ***Cloquet,*** *Osphrésiologie. Paris 1821.* — ***Fick,*** *Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Sinnesorgane. Lahr 1864.* — ***von Vintschgau,*** *Der Geruch, in Hermanns Handbuch der Physiologie, Bd.* **2**, *1880.* — ***J. Ch. Sawer,*** *Odorigraphia. London 1892/94.* — ***H. Zwaardemaker,*** *Physiologie des Geruchs. Leipzig 1895.* — ***J. Passy,*** *L'Année psychologique, t.* **2**, *p. 379.* — ***J. Gaule*** *in Heymanns Handbuch der Laryngologie und Rhinologie, Bd.* **3**, *S. 152.* — ***Vaschide,*** *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1902, p. 93.* — ***E. Veress,*** *Pflügers Archiv, Bd.* **95**, *S. 368, 1903.* — ***G. Cohn,*** *Die Riechstoffe. Braunschweig 1904.* — ***W. Nagel,*** *Der Geruchssinn. In Nagels Handbuch der Physiologie, Bd.* **3**, *S. 589, 1905.* — ***H. Zwaardemaker*** *in R. Tigerstedts Handbuch der physiologischen Methodik, Bd.* **3**, *S. 46.* — ***J. Hermanides,*** *Dissertation Utrecht. 1909.* — ***J. Larguier des Bancels,*** *L'Odorat, Revue génerale et critique. Archives de Psychologie, t.* **10**, *1910.*

H. Zwaardemaker.

Geschlechterverteilung und Geschlechtsbestimmung
(bei Pflanzen).

Einleitung. A. Geschlechterverteilung. 1. Kormophyten. a. Angiospermen. b. Gymnospermen. c. Farnpflanzen. d. Moose. 2. Thallophyten. a. Formenkreise mit ausgesprochenem Generationswechsel. b. Formenkreise ohne ausgesprochenen Generationswechsel. α) Algen. β) Pilze. — Terminologisches. — Dichogamie. B. Geschlechtsbestimmung. 1. Geschlechtsvererbung. a. Blütenpflanzen. α) Getrenntgeschlechtige Arten (Diöcisten). β) Polyöcische Arten. b. Uebrige Kormophyten (mit Anschluß der vorausgenommenen Blütenpflanzen). c. Thallophyten. 2. Geschlechtsbeeinflussung.

Einleitung. Geschlechtlich nennen wir jede Vereinigung von Kernen, mit oder ohne vorangehende oder begleitende Verschmelzung von Zellplasma, wenn auf sie früher oder später eine Reduktionsteilung folgt, durch die die verdoppelte Chromosomenzahl wieder auf die Hälfte herabgesetzt wird. Sie umschließt also sowohl die Amphimixis als die Pseudomixis Winklers (vgl. den Artikel „Fortpflanzung"), die wir nur als Unterabteilungen gelten lassen, weil das Merkmal des Ersatzes der normalen geschlechtlichen Fortpflanzung, das für die Pseudomixis charakteristisch ist, sich praktisch nicht immer erkennen läßt und überhaupt erst in zweiter Linie in Betracht kommen dürfte.

Die bei der geschlechtlichen Fortpflanzung sich vereinigenden zwei Zellen oder Kerne nennen wir Gameten. Gewöhnlich ist ein deutlicher Unterschied zwischen ihnen vorhanden. Der eine Gamet ist dann durch bedeutendere Größe und geringere oder fehlende Beweglichkeit charakterisiert, wir nennen ihn weiblich. Der andere Gamet, von geringerer Größe und gesteigerter aktiver Beweglichkeit oder passiver Transportfähigkeit, heißt männlich. Wie allbekannt, hat man diesen äußeren Unterschied der Gameten als sekundär erworben anzusehen, und es verbinden alle möglichen Uebergangsstufen solche Gameten, die in typischer Weise männlich und weiblich ausgebildet sind, mit ihrer phylogenetischen Grundform, den äußerlich ununterscheidbaren Isogameten, seien es nun kopulierende, wie sie 1869 Pringsheim bei Pandorina entdeckt hat, seien es konjugierende, deren Vereinigung Vaucher schon 1803 bei Spirogyra als Sexualakt ansprach.

Ob zwei sich vereinigende äußerlich völlig ununterscheidbare Gameten wirklich ganz identisch sein können, oder ob sie auch dann immer noch innerlich verschieden sind, dürfte zurzeit nicht feststellbar sein; wahrscheinlicher ist die letztere Annahme. Die Tatsache, daß sich (bei Acetabularia) mehr als zwei Isogameten zur Bildung einer Zygote vereinigen können, spricht nicht dagegen, denn wir finden das auch gelegentlich bei deutlicher geschlechtlicher Differenzierung der Gameten (Spirogyra). Sicher ist, daß zuweilen wohl ein äußerlicher sexueller Unterschied nachweisbar ist, der sich jedoch nicht in das Schema männlich-weiblich fügt (manche Mucorineen), und daß in anderen Fällen sich nicht einmal ein solcher Unterschied nachweisen läßt, obschon die Gameten, und die sie bildenden Individuen, doch irgendwie verschieden sein müssen (Dasycladus).

Man kann nun die Behälter, in denen nur männliche oder nur weibliche Gameten gebildet werden, auch männlich und weiblich nennen und diese Bezeichnung auf ganze Organe, ganze Generationen und ganze Individuen übertragen. Mit abnehmender Schärfe des Unterschiedes zwischen den Gameten steigen natürlich die Schwierigkeiten einer solchen Bezeichnung, und beim Extrem (wenn z. B. die Geschlechter nur daran erkannt werden können, ob sich die Gameten des einen Individuums mit denen eines anderen vereinigen können oder nicht) hat man die Bezeichnung + und — zur Unterscheidung anwenden müssen.

Das verschiedenartige Vorkommen der Gameten bei den Individuen einer Species beschreibt die Geschlechterverteilung. Die Fälle von Pseudomixis lassen wir außer Betracht, da hier von vornherein feststeht, daß nur Teile desselben Individuums dabei

eine Rolle spielen. Dagegen haben wir noch die Frage, wie das Geschlecht eines ganzen Individuums, eines Organs, eines Gameten, entschieden wird, kurz das Problem der Geschlechtsbestimmung zu erörtern.

A. Geschlechterverteilung.

Da die gebräuchliche Terminologie zuerst für die höchststehenden Pflanzen, die Blütenpflanzen, geschaffen wurde, wollen wir, der historischen Entwickelung folgend, mit diesen beginnen, daran die übrigen Angehörigen der Kormophytenreihe, die Farne und Moose, und hieran die Thallophyten anschließen. — Wir müssen die Bekanntheit mit dem sogenannten Generationswechsel zwischen der haploiden und der diploiden Generation voraussetzen (vgl. den Artikel „Fortpflanzung").

1. Kormophyten.

a. Angiospermen.

Hier ist die haploide Generation stets getrenntgeschlechtig (eingeschlechtig), entweder männlich (Pollenkorn → männlicher generativer Kern) oder weiblich (Embryosack → Eizelle). Die diploide Generation, die eigentliche „Pflanze", ist dagegen gewöhnlich gemischtgeschlechtig, d. h. sie sorgt dafür, daß die haploide Generation im männlichen und im weiblichen Zustand gebildet wird. Meist sind dann Zwitterblüten vorhanden, die aus Staubblättern (Mikrosporophyllen) und Fruchtblättern (Makrosporophyllen) und einer Hülle zusammengesetzt sind. Es bleibt sich dabei gleich, ob wir von der Anthostrobilustheorie aus uns die Entstehung der Angiospermenblüte klarzumachen suchen oder sie (mit v. Wettstein) als einen Blütenstand auffassen, der aus getrenntgeschlechtigen Blüten mit je einem Sporophyll zusammengesetzt ist.

a) Aus diesen zwitterigen (monoklinen, hermaphroditischen) Blüten werden eingeschlechtige (dikline), indem die eine oder die andere Art von Sporophyllen unterdrückt wird, männliche Blüten, wenn die Fruchtblätter, weibliche Blüten, wenn die Staubblätter betroffen werden. Ungeschlechtliche Blüten entstehen, wenn beiderlei Sporophylle reduziert sind, und die Bedeutung der Blüte nur mehr auf der Hülle beruht.

Urform: zwittrige (☿) Blüte

abgeleitet: männliche (♂) Blüte ↙ ↓ ↘ weibliche (♀) Blüte

ungeschlechtliche, agame (o) Blüte.

Die Unterdrückung der Sporophylle kann mehr oder weniger weit gehen. Es lassen sich alle Uebergangsstufen zusammenstellen von völligem Schwund und ganz rudimentärer Entwickelung bis zu einer Ausbildung, die äußerlich kaum etwas von der physiologischen Untauglichkeit der Pollenkörner und Embryosäcke verrät. Welches Geschlecht eine Blüte besitzt, kann also für uns in Zweifelsfällen allein durch ihr physiologisches Verhalten entschieden werden.

Die Unterdrückung braucht ferner nicht alle Teile eines Organs gleichmäßig zu treffen, weil ein Funktionswechsel oder eine Nebenfunktion für die Erhaltung bestimmter Teile sorgen kann. So bleibt z. B. das Griffelpolster in den männlichen Blüten mancher Doldengewächse als Honigapparat erhalten und der Griffel in den männlichen Blüten mancher Körbchenblütler als Pollenbürste. Die Unterdrückung braucht endlich, wenn sie in beiden Richtungen erfolgt und zur Bildung von männlichen und weiblichen Blüten führt, die beiderlei Organe auch dann nicht gleich stark zu treffen, wenn diese keine erkennbare Nebenfunktion mehr besitzen. Bei Rhodiola rosea haben z. B. die weiblichen Blüten keine Staubgefäßrudimente, die männlichen dagegen deutliche (sterile) Fruchtblätter; bei Akebia quinata sind umgekehrt die Fruchtblätter in den männlichen Blüten stärker reduziert als die Staubblätter in den weiblichen.

In manchen Fällen, wo gar keine Spuren des einen Geschlechtes in der Blüte nachweisbar sind, hat man (ohne zwingenden Grund) angenommen, die Blüten seien von vornherein eingeschlechtig, primär diklin.

b) Gehen wir nun von den Blüten zu den Individuen über, die diese Blüten hervorbringen, so können sie sich verschieden verhalten, je nachdem sie entweder nur einerlei oder verschiedenerlei Blüten hervorbringen, und je nachdem dann weibliche oder männliche oder beiderlei Blüten entstehen. Wir können danach folgende Eigenschaften des Individuums unterscheiden:

1. zwitterig, ☿: alle Blüten zwitterig, (hermaphrodit),
2. gynomonöcisch, ☿♀: die Blüten teils zwitterig, teils weiblich,
3. weiblich (gynöcisch), ♀: alle Blüten weiblich,
4. andromonöcisch, ☿♂: die Blüten teils zwitterig, teils männlich,
5. männlich (andröcisch), ♂: alle Blüten männlich,
6. trimonöcisch, ♂☿♀: die Blüten teils zwitterig, teils männlich, teils weiblich,
7. einfach monöcisch (androgyn), ♂♀: die Blüten teils männlich, teils weiblich.

Der Zusammenhang dieser sieben Zustände untereinander läßt sich am einfachsten so darstellen:

Zwitterigkeit

Andromonöcie ···· Trimonöcie ·· Gynomonöcie

Männlichkeit ········ Monöcie ········ Weiblichkeit
(Andröcie) (Gynöcie)

Dabei sind durch die ausgezogenen Linien sichere, durch die punktierten mutmaßliche phylogenetische Zusammenhänge angedeutet.

Der Hauptgegensatz besteht zwischen den gemischtgeschlechtigen Individuen, die, in irgendeiner Form, beiderlei Keimzellen hervorbringen, und den getrenntgeschlechtigen, männlichen oder weiblichen Individuen.

Wenn zweierlei (oder gar dreierlei) Blüten zusammen vorkommen (Gynomonöcie, Andromonöcie usw.), kann ihr Zahlenverhältnis sehr verschieden sein. Es können die zwitterigen oder die getrenntgeschlechtigen überwiegen, so daß sich die verschiedensten Zwischenstufen zwischen rein zwitterigen und rein eingeschlechtigen Individuen finden (wieweit diese Unterschiede erblich oder durch äußere Einflüsse bedingt sind, ist freilich im einzelnen Fall erst festzustellen). Speziell kann eine andromonöcische oder monöcische Pflanze fast rein männlich, subandröcisch, sein (Cirsium arvense), oder eine gynomonöcische fast rein weiblich, subgynöcisch.

Kommen zwitterige und eingeschlechtige Blüten bei derselben Pflanze vor, so spricht man von Polygamie (bei Linné auch die Polyöcie S. 978 umfassend); mit Dimonöcie hat man überhaupt das Vorkommen von zweierlei Blüten bei demselben Individuum bezeichnet.

c) Ist demnach schon das Verhalten der einzelnen Individuen hinsichtlich ihrer Blüten sehr verschieden, so wird das Verhalten der einzelnen Species hinsichtlich ihrer Individuen fast unübersehbar, auch wenn alle durch äußere Einflüsse bedingten Modifikationen ausgeschlossen sind.

1. Zunächst gibt es Arten, die nur aus einerlei Individuen bestehen, aus:

lauter zwitterigen: Bohne, Erbse, Linde, Tulpe;

lauter andromonöcischen: Roßkastanie, viele Doldenpflanzen (Astrantia, Scandix, Torilis usw.), Asperula taurina, Veratrum album und nigrum usw.;

lauter gynomonöcischen: sehr viele Körbchenblütler (Maßliebchen, Wucherblume, Kamille, Schafgarbe usw.), Parietaria (Urticaceen);

lauter trimonöcischen (auch cönomonöcischen): Dimorphotheca pluvialis (Körbchenblütler), Poterium Sanguisorba (Rosaceen), Saponaria ocymoides (Caryophyllaceen), Ferula (Doldengewächse);

lauter monöcischen: Haselnuß, Hainbuche, Erle, Birke, Rotbuche, zahme Kastanie, Eiche; kleine Brennessel (Urtica urens), Platane, Wolfsmilch, Kürbis, Gurke, Bergahorn (Acer Pseudoplatanus), Ringelblume, Huflattig (Körbchenblütler); Mais, Riedgräser, Rohrkolben usw.

Nur männliche oder nur weibliche Individuen können natürlich bei Spezies, die auf geschlechtliche Fortpflanzung angewiesen sind, nicht vorkommen; fast ausschließlich in weiblichen Exemplaren kommt die apogame Antennaria alpina (Körbchenblütler) vor, ebenso, wenigstens streckenweise, die gleichfalls apogame Balanophora globosa usw.

2. Häufig besteht eine Spezies aus zweierlei oder dreierlei und noch mehrerlei Individuen.

Noch relativ einfach verhalten sich die getrenntgeschlechtigen, zweihäusigen, diöcischen Arten mit männlichen (andröcischen) und weiblichen (gynöcischen) Individuen, z. B. Dattelpalme (hier ist wohl die Zweihäusigkeit am frühesten erkannt worden), Weiden und Pappeln, Hanf, Hopfen, Feige, große Brennessel (Urtica dioica), Spinat, Bingelkraut (Mercurialis annua), Mistel usw. Doch ist die Geschlechtertrennung oft nicht rein; bald zeigen beide Geschlechter (regelmäßiger oder selten) einzelne Blüten des entgegengesetzten Geschlechtes oder zwitterige (Subdiöcie, z. B. Mercurialis annua), bald ist die Trennung für das eine Geschlecht schärfer als für das andere (Cirsium arvense rein weiblich und subandröcisch).

Andere Kombinationen verschiedenartiger Individuen bei derselben Species sind:

Gynodiöcie: ein Teil der Individuen zwitterig, ein Teil weiblich, z. B. viele Labiaten, Dipsaceen, Caryophyllaceen, Geraniaceen, Plantaginaceen, Boraginaceen, einzelne Körbchenblütler.

Androdiöcie: ein Teil der Individuen zwittrig, ein Teil männlich, z. B. manche Rosaceen (Geum, Dryas), Caltha palustris.

In beiden Fällen sind wohl stets auch noch Zwischenstufen, gynomonöcische, resp. andromonöcische Individuen, vorhanden. Ja die rein zwitterigen Individuen fehlen sicher oft gänzlich, und es gibt dann entweder nur solche, die mehr oder weniger gynomonöcisch und solche, die rein weiblich sind (Satureia hortensis, weiblich pleomorph, besser gynomonodiöcisch) oder nur solche, die mehr oder weniger andromonöcisch und solche, die rein männlich (Geum, männlich pleomorph, besser andromonodiöcisch) sind. Die gynomon-

öcischen oder andromonöcischen Individuen können dann wieder in (erblich) verschiedenen Abstufungen vorkommen, die den zwitterigen mit dem weiblichen Zustand fast gleitend verbinden (Plantago lanceolata).

Triöcie: dreierlei Individuen, außer zwitterigen noch männliche und weibliche, ist selten, z. B. Esche, Spargel, Empetrum nigrum, Evonymus europaeus (?) (die Orchidee Catasetum, die Darwin hierherzieht und bei der die „zwitterigen", weiblichen und männlichen Pflanzen so verschiedene Blüten besitzen, daß man drei verschiedene Gattungen Myanthus, Monachanthus, Catasetum daraus gemacht hatte, soll nach Rolfe einfach diöcisch sein). Gewöhnlich sind die zwitterigen Exemplare sehr viel seltener als die eingeschlechtigen, und es sind außer den drei Hauptformen jedenfalls oft noch Zwischenstufen vorhanden (Subdiöcie Darwins). Sicher sind sie bekannt für Silene inflata mit männlichen, andromonöcischen, zwitterigen, gynomonöcischen und weiblichen Exemplaren.

Man hat alle Species, bei denen mehrere wesentlich verschiedengeschlechtliche Individuen vorkommen, zusammenfassend als polyöcisch bezeichnet.

Als seltene Kombinationen werden angegeben: Individuen

männlich (andröcisch) und gynomonöcisch: Rumex,

zwitterig und monöcisch, „androgynodiöcisch": Scirpus caespitosus,

monöcisch und männlich: Arctopus (Umbellifere; nach Linné),

monöcisch und weiblich: Morus, monöcisch, männlich und (selten) weiblich, triöcisch-androgyn: Acer platanoides,

andromonöcisch und weiblich: Gleditschia.

Im übrigen sind bis jetzt nur relativ sehr wenige Spezies einigermaßen genau, d. h. experimentell, untersucht.

Hinsichtlich der Verbreitung der Geschlechtertrennung sei noch bemerkt, daß die völlige Trennung in männliche und weibliche Exemplare (Diöcie) in sehr zahlreichen Verwandtschaftskreisen auftritt; selten fehlt sie einem größeren Kreise, z. B. den Papilionaceen, ganz oder ist darin sehr selten. Die Glieder einer Familie können alle getrenntgeschlechtig sein (Salicaceen) oder teils monöcisch, teils getrenntgeschlechtig (Moraceen, Cucurbitaceen), oder es sind nur einzelne Arten oder Gattungen getrenntgeschlechtig in Verwandtschaftskreisen, die überwiegend zwitterig sind oder allerhand andere Formen der Geschlechtsverteilung zeigen.

b. Gymnospermen.

Sie schließen sich ganz an die Angiospermen an. Die haploide Generation ist stets getrenntgeschlechtig, die diploide, die eigentliche Pflanze, ist bald gemischtgeschlechtig, bald getrenntgeschlechtig. Im ersten, häufigeren Falle haben wir aber (als Regel) Monöcie, nicht Zwitterigkeit (Kiefer, Tanne, Fichte, Lärche, Zeder, Zypresse). Diöcisch sind einige Coniferen (Wacholder, Eibe usw.), ferner Ginkgo und die ganzen Familien der Cycadaceen und Gnetaceen. Dabei fehlen den eingeschlechtigen Blütenzapfen bei Coniferen und Cycadaceen fast stets die Rudimente des anderen Geschlechtes, so daß sie (wohl im scharfen Gegensatz zu den eingeschlechtigen Angiospermen-Blüten) primär getrenntgeschlechtig sind. Nur bei den Gnetaceen ist in den männlichen Blüten der Welwitschia regelmäßig eine rudimentäre Samenanlage vorhanden, und bei Gnetum selbst verraten bei den männlichen Exemplaren rudimentäre weibliche Blüten wohl frühere Monöcie. Sonst kommen nur hier und da als Bildungsabweichungen zwitterige Blütenzapfen vor (bei Pinus maritima, Juniperus usw.).

c. Farnpflanzen.

Hier ist nur bei den höherstehenden Formen die haploide Generation noch getrenntgeschlechtig; bei den tieferstehenden ist sie gemischtgeschlechtig, so daß wir in diesem Verwandtschaftskreis also auch auf die Geschlechterverteilung der haploiden, nicht bloß der diploiden Generation zu achten haben. Diese diploide Generation ist fast immer gemischtgeschlechtig und nur ganz ausnahmsweise getrenntgeschlechtig, so daß „Diöcie" im Sinne der Angiospermen und Gymnospermen kaum vorkommt.

Ganz an die höheren Pflanzen schließen sich Selaginella und Isoëtes an, wo wir noch Makrosporophylle und Mikrosporophylle finden, die bei Selaginella zu Blüten mit Frucht- und Staubblättern vereinigt sind. Eine solche Blüte ist meist zwittrig. Selten kommen eingeschlechtige Blüten vor, gynomonöcisch (Selaginella pectinata) oder gynodiöcisch (Selaginella Martensii) verteilt; selbst Neigung zur Triöcie (Selaginella substipata) soll vorkommen. Für Isoëtes wird neben „Polygamie" (Isoëtes melanopodium) sogar Diöcie (Jsoëtes Butleri) angegeben.

Ebenfalls getrenntgeschlechtig in der haploiden Generation sind die Hydropterides (Marsilia, Pilularia, Salvinia, Azolla). Doch bildet dasselbe Sporophyll oder derselbe Abschnitt eines Sporophylls (Sorus) Makrosporangien und Mikrosporangien; die Sporophylle sind also nicht mehr selbst geschlechtlich differenziert.

Noch primitiver sind die Schachtelhalme, bei denen dasselbe Sporangium zweierlei, äußerlich ununterscheidbare Sporen hervorbringt, von denen die einen eine vorwiegend männliche (subandröcische) die anderen eine vorwiegend weibliche (subgynöcische) haploide Generation geben. Hier sind also auch nicht einmal mehr die Sporangien der diploiden Generation, sondern erst die Sporen selbst geschlechtlich getrennt.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den Farnkräutern und Bärlappgewächsen, bei denen jedes Sporangium nurmehr einerlei Sporen

hervorbringt und die haploide Generation beiderlei Gameten, Spermatozoen in Antheridien und Eizellen in Archegonien. Ausnahmsweise (bei dem Farn Struthiopteris) scheint eine wirkliche Neigung zur Bildung diöcischer Prothallien vorzukommen. Im allgemeinen ist aber die haploide und die diploide Generation gemischtgeschlechtig.

Das Prothallium eines solchen Farnes oder Bärlappgewächses wird meist „zwitterig" genannt, ebensogut kann man es „monöcisch" nennen. Diese Ausdrücke, geschaffen für die diploide Generation der Angiospermen, passen hier eigentlich nicht mehr; wir können sie aber übertragen gebrauchen oder uns mit dem Ausdruck „gemischtgeschlechtig" behelfen.

d. Moose.

Bei Laub- und Lebermoosen findet sich dieselbe Geschlechterverteilung wie bei den niedriger stehenden Farnpflanzen. Die noch am weitgehendsten differenzierten (Marchantia, Sphaerocarpus, überhaupt viele Lebermoose und Laubmoose) stehen etwas höher als die Schachtelhalme. Die diploide Generation, das Sporogon, bringt in derselben Kapsel Sporen hervor, die scharf differenziert sind und entweder eine männliche haploide Generation nur mit Antheridien oder eine weibliche haploide Generation nur mit Archegonien hervorbringen. Man nennt sie diöcisch.

Die übrigen Moose entsprechen den gewöhnlichen Farnen und Bärlappgewächsen, mit dem Unterschied, daß, bei der viel reicheren Ausgestaltung der haploiden Generation, auch die Verteilung der Sexualorgane (Antheridien und Archegonien) viel mannigfacher sein kann. Das Sporogon bringt dann in der Kapsel nur einerlei Sporen hervor, aus denen gemischtgeschlechtiges Protonema hervorgeht.

Wir können des weiteren unterscheiden:

1. Es entstehen (bei Laubmoosen) männliche und weibliche beblätterte Pflänzchen am selben Protonema; die Pflänzchen sind dann wohl stets zwergig und einfach (Ephemerum, Buxbaumia). Solche Arten nennt der Systematiker ebenfalls „diöcisch" oder, besser, rhizautöcisch.

2. Es entstehen (bei Laubmoosen) an dem Protonema zunächst Sprosse von einem bestimmten Geschlechte (z. B. mit Antheridien), und daran, als Aeste, Sprosse mit dem anderen Geschlecht (z. B. mit Archegonien), Beispiel: Funaria hygrometrica; monöcische oder autöcische Arten. Zwischen 1 und 2 vermitteln jene (pseudomonöcischen oder pseudautöcischen) Moose, wo die Sprosse des einen Geschlechtes an sekundärem, stengel- oder blattbürtigem Protonema aus Sprossen des anderen Geschlechtes entstehen — oder entstehen sollen. Denn manche der hierhergezogenen Formen sind sicher völlig diöcisch im strengsten Sinne.

3. Es wachsen (bei Laub- und Lebermoosen) am selben Sproß als Aeste sowohl Seitensprosse mit dem einen als solche mit dem anderen Geschlecht hervor (pleurocarpe Laubmoose); ebenfalls monöcisch oder autöcisch genannt.

4. Es sind (bei Laub- und Lebermoosen) am selben Sproß unter terminal stehenden Archegonien Antheridien vorhanden (paröcische Moose), oder es stehen sogar Antheridien und Archegonien in derselben Hülle beisammen (synöcische Moose). Beide Zustände werden als „zwitterig" zusammengefaßt.

Daneben gibt es noch allerlei Kombinationen, z. B. polyöcische Arten, die aus zwitterigen und „diöcischen" (Webera cruda) oder monöcischen und „diöcischen" Individuen (Leptobryum) bestehen, und heteröcische Arten, bei denen „zwitterige" und monöcische Individuen vorkommen.

Die „Blüte" der Moose: Archegonien und Antheridien für sich umhüllt oder beide in einer gemeinsamen Hülle, hat mit der Blüte der Angiospermen usw. nichts zu tun. Deshalb hat natürlich der Ausdruck zwitterig hier einen anderen Sinn.

Ehe wir die Kormophyten verlassen, soll das Verhalten der zwei Generationen in den vier großen Abteilungen in einem Schema zusammengestellt werden:

	Bryophyten	Pteridophyten	Gymnospermen	Angiospermen	
haploide Generation	gemischt- oder getrennt-geschlechtig	gemischt- oder getrennt-geschlechtig	getrennt-geschlechtig	getrennt-geschlechtig	haploide Generation
diploide Generation	gemischt-geschlechtig	gemischt-geschlechtig (ausnahmsweise getrennt-geschlechtig)	gemischt- oder getrennt-geschlechtig	gemischt- oder getrennt-geschlechtig	diploide Generation

2. Thallophyten.

a. Formenkreise mit ausgesprochenem Generationswechsel.

Hierher gehören die Dictyotales, Florideen und Ascomyceten. Die Geschlechtsverteilung entspricht bei ihnen wohl im Prinzip stets ganz derjenigen der Bryophyten: die diploide Generation ist stets gemischtgeschlechtig, die haploide kann gemischtgeschlechtig oder getrenntgeschlechtig sein. Danach kann man, ebensogut wie bei den Bryophyten, gemischt- und getrenntgeschlechtige, monöcische und diöcische Arten unterscheiden.

1. Dictyotales. Die diploide, Tetrasporen bildende Generation ist, wie gesagt, stets gemischtgeschlechtig, die haploide, Antheridien und Oogonien bildende, bei der Minderzahl der Gattungen (Padina) monöcisch, bei der Mehrzahl (Dictyota, Dictyopteris usw.) diöcisch.

2. Florideen. Die diploide Generation (die den Sporophyten oder den Sporophyten + Tetrasporangien tragende Pflanze umfaßt) ist wohl gemischtgeschlechtig, die haploide, Antheridien und Karpogone bildende Generation selten monöcisch (Batrachospermum, Cryptonemia, Bonnemaisonia usw.), meist diöcisch, wobei jedoch bei manchen Arten einzelne monöcische Exemplare gefunden werden (Nemalion, Callithamnium tetragonum, Dudresnaya coccinea). Im selben engeren Verwandtschaftskreis kann Monöcie und Diöcie auftreten. Die meisten Batrachospermumarten sind z. B. monöcisch, einige jedoch diöcisch; die Chantransiaarten sind diöcisch, die davon kaum zu trennende Gattung Balbiania ist monöcisch.

3. Ascomyceten. Wir fassen (mit Claussen) bei den sexuellen Arten das Entwickelungsstück vom befruchteten Ascogon bis zur Ascospore als diploide Generation auf (trotz der so lang hinausgeschobenen definitiven Vereinigung der Kerne); sie dürfte stets gemischtgeschlechtig sein. Die haploide Generation (von der Ascospore bis zum Carpogon und Antheridium) ist meist monöcisch; sicher z. B. bei Dipodascus, Eremascus, Pyronema confluens, Ascodesmis, wohl auch bei den Erysiphaceen. Umgekehrt kommt Diöcie sicher bei der kleinen (auch sonst höchst eigenartigen) Gruppe der Laboulbeniales, neben viel häufigerer Monöcie, vor. Bei den einschlägigen Gattungen (Dimorphomyces, Dimeromyces, Amorphomyces) sitzen die Pflänzchen stets paarweise, ein Männchen und ein Weibchen, beisammen; es erklärt sich das dadurch, daß von der Sporenbildung im viersporigen Ascus her stets eine männlichbestimmte und eine weiblichbestimmte Spore durch eine Gallerthülle verbunden bleiben.

Bei den Flechtenpilzen mit mehr oder weniger sicher nachgewiesener Sexualität sind (nach Stahl) die meisten ebenfalls monöcisch, bilden also Spermogonien und Ascogone im selben Thallus (Collemaceen). Manche entwickeln diese Organe besonders nahe beieinander, wenn nämlich das Ascogon regelmäßig im Grunde des Spermogoniums entsteht (Arten von Physma; Verrucaria?) und sind dann „zwitterig“ genannt worden. Auf der anderen Seite wird auch Diöcie angegeben: Spermogonien auf den einen, Ascogone auf den anderen Thalli (Synalissa und Ephebe). Besonders merkwürdig sind die gynodiöcischen Collemaarten (Collema pulposum und crispum, Baur), wo monöcische Thalli mit Spermogonien und Ascogonen vorkommen, die reichlichst Apothecien bilden, und mindestens ebenso üppig entwickelte weibliche Thalli nur mit Ascogonen oder mit Ascogonen und rudimentären Spermogonien, die fast völlig steril bleiben.

Die Uredineen, die ebenfalls einen ausgesprochenen Generationswechsel besitzen, sind pseudomictisch und kommen deshalb für uns nicht in Betracht, so wenig wie die übrigen Basidiomyceten; sie sind von vornherein „gemischtgeschlechtig“.

b. Formenkreise ohne ausgesprochenen Generationswechsel.

Hier ist, nach unseren jetzigen Kenntnissen, teils das haploide Entwickelungsstadium auf die Gameten beschränkt, so daß der Thallus diploid ist, teils das diploide Entwickelungsstadium auf die Zygote beschränkt, so daß der Thallus haploid ist. Die Unterscheidung der zwei Kategorien ist für das Problem der Geschlechtsbestimmung von großer Wichtigkeit. Unsere Kenntnisse reichen aber noch lange nicht zu einer auch nur provisorischen Unterbringung aller Sippen der Algen und Pilze in die eine oder andere Kategorie aus. In die erste Kategorie gehören wahrscheinlich die Fucaceen, vielleicht auch die Ectocarpaceen, Siphoneen, Bacillariaceen unter den Algen, die Mucorineen, Peronosporineen, Saprolegniaceen, Chytridiaceen unter den Pilzen, in die zweite Kategorie wahrscheinlich Chara, Ulothrix, Oedogonium, die Conjugaten.

Wir können auch hier unschwer gemischtgeschlechtige (monöcische oder zwitterige) und getrenntgeschlechtige Arten unterscheiden, solange jedes Individuum mehr als einen Gameten bildet und die Gameten auch äußerlich irgendwie als männlich und weiblich zu erkennen sind.

Schwierig kann die Unterscheidung in Verwandtschaftskreisen werden, die äußerlich identische Gameten (Isogameten), wenn auch in großer Zahl, bilden. Als Kriterium bleibt schließlich nur noch übrig, ob die Gameten desselben Individuums sich vereinigen können, oder die Gameten eines anderen Individuums zur Befruchtung nötig sind. Dabei ist vorausgesetzt, daß das Ausbleiben der Vereinigung zwischen den Gameten desselben Individuums dann nicht auf Selbststerilität beruht, wie sie für Blütenpflanzen längst nachgewiesen, für Thallophyten aber zurzeit nicht bekannt ist. Ihr Vorkommen ist immerhin denkbar, und es

mögen später vielleicht manche isogametische Thallophyten, bei denen wir jetzt von Diöcie sprechen, als selbststeril erkannt werden.

Wenn der Thallus reicher ausgestaltet ist, können bei gemischtgeschlechtigen Arten die Gameten näher beieinander, oft in unmittelbarster Nähe (Basidiobolus, Dipodascus, Peronosporineen usw.) entstehen, oder weiter voneinander entfernt. Man hat danach — willkürlich — „zwitterig" und „monöcisch" unterschieden.

Bei ganz einfachen, einzelligen Thallophyten, die einen einzigen Gameten bilden (wo Gamet und Individuum zusammenfallen), müssen wir natürlich von Diöcie sprechen, wenn wir nicht ein bisher außer acht gelassenes Kriterium anwenden und die Abstammung der sich vereinigenden Individuen berücksichtigen wollen. Auf diesen Punkt ist bisher überhaupt wenig geachtet worden. Wo die Fortpflanzung ausschließlich geschlechtlich ist (Dasycladus, Sphaeroplea, Chlorochytrium Lemnae) können wir ja ohne weiteres von Getrenntgeschlechtigkeit oder Gemischtgeschlechtigkeit sprechen, je nachdem die Gameten desselben Individuums oder die verschiedener Individuen sich vereinigen. Anders, wenn auch ungeschlechtliche Vermehrung vorkommt. Von den getrenntgeschlechtigen höheren Pflanzen und den Moosen wissen wir, daß der Geschlechtscharakter bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung (fast ausnahmslos) aufs strengste gewahrt wird. Es ist deshalb auch wahrscheinlich, daß das männliche oder weibliche Geschlecht einer diöcischen Vaucheria oder eines diöcischen Oedogonium bei der Vermehrung durch Zoosporen weitergegeben wird; bewiesen ist das aber wohl nur für die Vermehrung durch Sporangiosporen bei den getrenntgeschlechtigen Mucorineen.

Es wird sich empfehlen, später einmal bei solchen Thallophyten von Gemischtgeschlechtigkeit dann zu sprechen, wenn sich Gameten vereinigen können, die von demselben Keimling stammen, direkt aus der Zygote (wenn der Thallus diploid ist) oder nach einer Reduktionsteilung (wenn er haploid ist), und von Diöcie nur dann, wenn Gameten zusammenkommen müssen, die von verschiedenen Keimlingen stammen. Von den Komplikationen, die möglicherweise durch Selbststerilität bedingt sein könnten, sehen wir jetzt ab. Dann wird man auch da, wo Individuum und Gamet zusammenfallen und ungeschlechtliche Vermehrung vorkommt, Monöcie und Diöcie unterscheiden können. Einstweilen reichen unsere Kenntnisse dafür lange nicht aus.

Wie ein Studium der einzelnen Thallophytenstämme zeigt, tritt die Diöcie immer wieder, in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen, auf, im einen sehr oft, im anderen selten. Sie dürfte wohl stets sekundär, abgeleitet sein, wenn sich das auch bei ihrer sicher polyphyletischen Entstehung wohl nicht in jedem Einzelfalle nachweisen lassen wird.

Terminologisches. Durch die verschiedene Entwickelung der beiden Generationen, der haploiden und diploiden, ist es schon in der Kormophytenreihe bedingt, daß die Ausdrücke „zwitterig", „einhäusig", „zweihäusig" usw. nicht immer auf den gleichen Entwickelungsabschnitt, (die gleiche Generation) angewendet werden. Wenn die haploide Generation getrenntgeschlechtig, die diploide gemischtgeschlechtig ist, nennt man ein Moos diöcisch, eine Blütenpflanze zwitterig, weil man sich eben nur an die in die Augen fallende Generation hält, und diese bei einem Moose die haploide, bei einer Blütenpflanze die diploide ist. Durch die Anwendung der fraglichen Ausdrücke auf die Thallophyten wird die Sachlage noch komplizierter. Darin liegt unzweifelhaft ein Uebelstand. Um ihm abzuhelfen, hat Blakeslee, ausgehend von seinen Mucorineenstudien, folgende Bezeichnungen vorgeschlagen, wobei er „Thallus" für die haploide, „Phytum" für die diploide Generation verwendet:

Pflanzen mit gemischtgeschlechtiger haploider Generation: homothallisch,
Pflanzen mit getrenntgeschlechtiger haploider Generation: heterothallisch,
Pflanzen mit gemischtgeschlechtiger diploider Generation: homophytisch,
Pflanzen mit getrenntgeschlechtiger diploider Generation: heterophytisch.

Ein gewöhnliches Farnkraut, ein monöcisches Moos wäre also homothallisch homophytisch, eine Marsilia, eine Selaginella, eine Tulpe, eine Erbse oder Linde, ein diöcisches Moos heterothallisch homophytisch, eine Weide oder eine Hanfpflanze heterothallisch heterophytisch. Es wäre ferner z. B. Pyronema homothallisch homophytisch, Dictyota, Polysiphonia, eine diöcische Laboulbeniacee heterothallisch homophytisch usw.

Natürlich läßt sich diese Bezeichnungsweise auch auf die Thallophyten ohne ausgesprochenen Generationswechsel übertragen. Es ist das ohne weiteres möglich dort, wo die diploide Generation (das „Phytum") auf die Zygote reduziert ist (S. 980): eine Ulothrix zonata, ein Oedogonium curvum, eine Chara crinita oder aspera ist nach unserer Annahme heterothallisch, ein Oedogonium capillare, eine Chara foetida homothallisch. Die Anwendung ist an und für sich auch da möglich, wo die haploide Generation auf die Gameten beschränkt ist. Fucus vesiculosus hieße dann aber heterophytisch, Fucus platycarpus homophytisch, obwohl das Verhalten seines Thallus gemeint ist. Darin scheint mir ein wesentliches Hindernis für die allgemeine Durchführung der neuen Terminologie zu liegen. Der Begriff „Thallus" ist eben ohne Rücksicht auf die Reduktionsteilung gebildet worden und wird sich nicht auf die haploiden Vegetationskörper beschränken lassen. In allererster Linie stehen der Durchführung aber unsere ungenügenden

Kenntnisse vom Entwickelungsgang der meisten Thallophyten im Weg. Den Mucor Mucedo selbst erklärt z. B. Blakeslee für heterothallisch heterophytisch; ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß er einfach heterophytisch ist. Weniger dürfte in Betracht kommen, daß die Bezeichnungsweise etwas schleppend ist, mehr, daß es mit ihr kaum möglich sein wird, die feineren Unterschiede in der Geschlechterverteilung auszudrücken (Gynodiöcie usw.). Ich habe deshalb die alte Bezeichnungsweise beibehalten. Kennt man den fraglichen Organismus einigermaßen, so weiß man schon, worauf sich die Ausdrücke „diöcisch", „monöcisch" „zwitterig" usw. allein beziehen können (die diploide Generation kann erst dann getrenntgeschlechtig werden, wenn die haploide es schon ist).

Dichogamie. Außer von der im vorhergehenden behandelten „räumlichen" Trennung der Geschlechter spricht man noch von einer „zeitlichen" Trennung, wenn die männlichen und weiblichen Keimzellen oder die Organe, die sie mehr oder weniger direkt hervorbringen (Mikro- und Makrosporophylle z. B.), nicht zur gleichen Zeit reif sind: Dichogamie (im Gegensatz zur Homogamie), bald Prot(er)andrie, wenn das männliche, bald (seltener) Prot(er)ogynie, wenn das weibliche Geschlecht vorangeht.

Derartiges kommt schon bei Thallophyten vor (Volvox ist z. B. protandrisch, vielleicht auch die Collemacee Physma), es findet sich bei Moosen (Funaria hygrometrica protandrisch) und vor allem bei den gemischtgeschlechtigen Farnprothallien (ebenfalls protandrisch). Es ist sehr häufig bei gemischtgeschlechtigen Blütenpflanzen, nicht nur bei solchen mit Zwitterblüten (z. B. viele Geraniaceen, Onagraceen, Malvaceen, Umbelliferen, Campanulaceen sind protandrisch, manche Plantaginaceen, viele Aristolochiaceen, Juncaceen protogyn), sondern auch bei monöcischen (z. B. Carex, Euphorbia protogyn). Auch bei getrenntgeschlechtigen Arten kann das eine Geschlecht früher zu blühen anfangen, beim Hanf z. B. die Weibchen 4 bis 5 Tage vor den Männchen. Der Grad der zeitlichen Trennung ist bald sehr gering, so daß sie eben wahrnehmbar ist, bald sehr ausgesprochen; bei Luzula campestris schiebt sich sogar ein 4- bis 7-tägiges ungeschlechtliches Stadium der Blüte zwischen das erste (1- bis 2-tägige) weibliche und das zweite (1- bis 2-tägige) männliche Stadium ein. Meist verhält sich ein Verwandtschaftskreis einheitlich, indem er bei Dichogamie mehr oder weniger protandrisch oder protogyn ist, doch können sich die Arten derselben Gattung (Saxifraga) und die Individuen derselben Art verschieden verhalten (die Haselnuß- und Walnußpflanzen sind teils proterandrisch, teils proterogyn: Heterodichogamie; Ajuga reptans ist teils dichogam, teils homogam: Homodichogamie). Es wird sich dann um Sippen mit erblich verschiedenem Verhalten handeln.

Die Wirkung der „zeitlichen" Trennung der Geschlechter entspricht natürlich der der „räumlichen", indem die Selbstbefruchtung in der Blüte oder beim ganzen Individuum erschwert und selbst völlig verhindert wird.

B. Geschlechtsbestimmung.

Die Untersuchungen der letzten Zeit haben es wahrscheinlich gemacht, daß das Geschlecht eines Organismus, wie dessen andere Eigenschaften auch, von der Entfaltung von Anlagen abhängt, die in seinem Keimplasma stecken, daß das Geschlecht, mit einem Wort, vererbt wird. Wie die anderen Anlagen können sich aber auch die für das Geschlecht nur unter dem Einfluß äußerer Faktoren (zu denen natürlich die korrelativen Wirkungen gerechnet sind) entfalten. Diese Faktoren können wenig wirksam oder sehr wirksam sein. Das Geschlecht eines Organismus hängt also einerseits von seinen Anlagen, andererseits von den äußeren Einflüssen ab. Danach unterscheiden wir Geschlechtsvererbung und Geschlechtsbeeinflussung.

1. Geschlechtsvererbung.

Am eingehendsten untersucht sind die diöcischen Angiospermen und Gymnospermen. Das Problem liegt bei ihnen ganz ähnlich wie bei den Metazoen, und wenn man von Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen spricht, so denkt man in erster Linie an sie. Sie sollen deshalb zuerst besprochen werden, obschon sie am Ende einer Entwickelungsreihe stehen, die von den gemischtgeschlechtigen Moosen und isosporen Farngewächsen ansteigt. Auch bei diesen gibt es natürlich schon eine „Geschlechtsbestimmung", ebenso bei den Thallophyten. Auf sie werden wir später zurückkommen.

a. Blütenpflanzen.

α) Getrenntgeschlechtige Arten (Diöcisten). Ueber den Modus der Geschlechtsbestimmung haben wir hauptsächlich durch Vererbungs-, Bastardierungs- und Bestäubungs-Versuche einige Einsicht bekommen (vgl. die entsprechenden Artikel). Die zytologische Untersuchung und die Fälle geschlechtsbegrenzter Vererbung, die im Tierreich so viel Aufschluß gegeben haben, haben hier, einstweilen wenigstens, ganz versagt.

Jede Erklärung muß mit folgenden Tatsachen rechnen:

1. Jedes getrenntgeschlechtige Individuum hat auch die Fähigkeit, die Merkmale des anderen Geschlechtes zu entfalten. Das geht aus spontanen Geschlechtsänderungen, z. B. bei Weidenbäumen, und aus dem Einfluß gewisser Parasiten (Ustilago violacea auf Melandrium album ♀) hervor.

2. Jede Keimzelle enthält den vollständigen männlichen und den vollständigen weiblichen Anlagenkomplex für die primären und sekundären Geschlechtscharaktere. Es folgt das natürlich noch nicht aus 1, läßt sich aber experimentell beweisen, durch

Bastardierung zweier Sippen, die sich in ihren Geschlechtscharakteren, primären oder sekundären, unterscheiden (Melandrium album und Melandrium rubrum). Das Pollenkorn überträgt Merkmale des Fruchtknotens, die Samenanlage Merkmale des Pollens auf die Bastarde.

3. Jeder getrenntgeschlechtige Organismus enthält also zweimal die Anlage für die männlichen und zweimal die für die weiblichen Merkmale, weil er aus der Vereinigung zweier Keimzellen entstanden ist.

4. Der Prozeß der Geschlechtsbestimmung kann nur in der Unterdrückung der weiblichen oder der männlichen Merkmalkomplexe bestehen, nicht in ihrer Beseitigung.

5. Die Keimzellen haben schon eine bestimmte geschlechtliche „Tendenz". Diese Tendenz kommt dadurch zustande, daß von den beiden in jeder Keimzelle vorhandenen Anlagenkomplexen (dem männlichen und dem weiblichen) der eine gefördert, der andere gehemmt ist. Man kann sich vorstellen, daß das durch eine besondere Erbanlage (ein „Gen") geschieht, die unabhängig von den Anlagenkomplexen für die männlichen und weiblichen Geschlechtsmerkmale, neben ihnen, vorhanden ist (und die man „Geschlechtsbestimmer" nennen könnte).

6. Die Tendenz der Keimzellen ist nicht unabänderlich festgelegt, oder braucht es doch nicht zu sein. Die definitive Entscheidung über das Geschlecht der Nachkommen ist erst nach der Befruchtung (dem Zusammenkommen zweier Keimzellen) gefallen, wie die Entscheidung über die übrigen Eigenschaften des Organismus auch, soweit sie von den Anlagen abhängen.

Treffen bei der Befruchtung zwei Keimzellen mit verschiedener Tendenz zusammen, so dürfte die Entscheidung nicht von zufälligen (individuellen) Differenzen in der Stärke der Tendenzen abhängen, sondern von Unterschieden in der Stärke, die von vorn herein (erblich) festgelegt sind (und wohl auf ungleicher Entfaltungsstärke der Geschlechtsbestimmer beruhen).

Die eingangs genannten Vererbungs- und Bastardierungsversuche haben nun wahrscheinlich gemacht, daß die Keimzellen des einen, „homogametischen" Geschlechtes alle in ihrer Tendenz übereinstimmen, die des anderen „heterogametischen" Geschlechtes aber von doppelter Natur sind. Alle Beobachtungen weisen ferner darauf hin, daß das weibliche Geschlecht die einerlei, das männliche die zweierlei Keimzellen hervorbringt. Die Geschlechtsbestimmung bei der Befruchtung beruht dann darauf, daß von den Keimzellen (Eizellen) des homogametischen, weiblichen Geschlechtes die eine Hälfte Nachkommen mit ihrer eigenen, unveränderten, weiblichen Tendenz, Weibchen, hervorbringt, während bei der anderen Hälfte der Keimzellen (Eizellen) diese weibliche Tendenz durch die männlichen Keimzellen geändert wird, so daß männliche Nachkommen entstehen.

Entscheidend ist also schließlich das Verhalten der männlichen Keimzellen, die teils die Tendenz der weiblichen unverändert lassen, teils sie unterdrücken. Im einzelnen hat man sich darüber verschiedene Vorstellungen gemacht.

Man nimmt an (Noll, Strasburger), daß sämtliche Keimzellen des männlichen Geschlechtes (m) männliche Tendenz enthielten, daß aber in der Hälfte der Keimzellen (mI) diese Tendenz stärker, bei der Hälfte (m III) schwächer sei, als die weibliche Tendenz der Eizellen (f II), so daß beim Zusammentreffen der Keimzellen bei der Befruchtung die stets weibliche Tendenz der weiblichen Keimzellen in der Hälfte der Fälle siege, in der Hälfte der Fälle unterliege (f II + m I = männlich, f II + m III = weiblich).

Oder man nimmt an (Correns), daß die Hälfte der Keimzellen des männlichen Geschlechtes die männliche Tendenz m, die Hälfte die weibliche Tendenz f besäßen, und daß dann die männliche Tendenz stärker sei als die weibliche (f + m = männlich, f + f = weiblich).

Für die erste Annahme spricht die Tatsache, daß isolierte Exemplare fast rein getrenntgeschlechtiger Pflanzen bei Selbstbefruchtung lauter oder fast lauter Nachkommen mit dem gleichen Geschlecht geben. Die fast rein männlichen Individuen bringen also z. B. aus Samen ihrer einzelnen weiblichen oder zwitterigen Blüten wieder männliche Pflanzen hervor, die fast rein weiblichen Individuen mit dem Pollen ihrer einzelnen männlichen Blüten wieder weibliche, während dieselben fast rein weiblichen Individuen mit dem Pollen der fast rein männlichen etwa gleichviel fast männliche und fast weibliche Nachkommen geben [Mercurialis annua ♂ und ♀ (Bitter, Strasburger), Hanf ♀ (Molliard), Valeriana dioica ♂ (Correns)]. Nach der zweiten Annahme müßten die fast rein weiblichen Individuen zwar ihresgleichen, die fast rein männlichen aber außer ihresgleichen auch noch fast rein weibliche Nachkommen geben.

Für die zweite Annahme spricht der Ausfall von Bastardierungsversuchen zwischen getrennt- und gemischtgeschlechtigen Pflanzen. Wenn die getrenntgeschlechtige Tendenz der Keimzellen der einen Art über die gemischtgeschlechtige Tendenz der Keimzellen der anderen Art dominiert, kann man aus dem Ergebnis der reziproken Bastardierungen auf die Tendenz der getrenntgeschlechtigen Keimzellen schließen. Untersucht sind die Bastarde zwischen Bryonia dioica (getrenntgeschlechtig) und Bryonia alba (monöcisch).

♀ Keimzellen	♂ Keimzellen	Ergebnis (Bastarde)
a) B. alba ☿	+ dioica ♂	= ½ männl., ½ weibl.
b) B. dioica ♀	+ alba ☿	= alle weiblich.

Daraus geht hervor, daß alle Keimzellen des Bryonia dioica-Weibchens weibliche Tendenz haben, von den Keimzellen des Bryonia dioica-Männchens aber die Hälfte weibliche, die Hälfte männliche. Ein entsprechendes Resultat gab der Bastard Melandrium album ♀ + Silene viscosa ☿: alle Individuen weiblich.

Die zweite Annahme hat den Vorzug, daß nach ihr die Geschlechtsbestimmung genau wie die Rückbastardierung eines mendelnden Bastardes (= Männchen) mit seinem rezessiven Elter (= Weibchen) verläuft. Damit erklärt sich ohne weiteres, daß das eine Geschlecht homogametisch, das andere heterogametisch ist, und daß das heterogametische Geschlecht zweierlei Keimzellen im Verhältnis 1:1 bildet. Mit dieser zweiten Annahme stehen auch die Ergebnisse der zytologischen Untersuchung und der Experimente über geschlechtsbegrenzte Vererbung im Tierreich in Einklang (vgl. den Artikel „Vererbung").

Die Entscheidung über die Tendenz der männlichen Keimzellen fällt dann bei der Reduktionsteilung in der Pollenmutterzelle, indem die beiden verschiedenen Tendenzen, die bei der Entstehung des Männchens zusammentreffen, wieder gespalten werden; die Entscheidung über das Geschlecht des Embryos geschieht bei der Befruchtung. Eigentlich wäre dann das Geschlechtsverhältnis 1 : 1 zu erwarten; die bekannten Abweichungen sind wohl durch sekundäre Einflüsse bedingt, die von der Keimzellbildung an bis zu dem Moment wirken können, wo das Geschlechtsverhältnis ermittelt wird; sie mögen u. a. auf einer ungleichen Resistenz der verschiedenen Keimzellen oder Embryonen gegen Schädigungen beruhen.

Versuche (von G. H. Shull) mit Zwittern, die bei dem sonst getrenntgeschlechtigen Melandrium album aufgetreten waren, haben noch kein abgeschlossenes Resultat gezeitigt. — Einen besonderen Weg hat Strasburger eingeschlagen; doch ist über den Ausfall der Versuche (für die Elodea canadensis benutzt wurde) noch nichts bekannt. Ist nämlich das männliche Geschlecht wirklich heterogametisch, und wird die Tendenz der männlichen Keimzellen bei der Reduktionsteilung bestimmt, so müssen von den 4 Pollenkörnern, die aus einer Mutterzelle hervorgehen, immer 2 die eine, 2 die andere Tendenz erhalten. Bleiben nun die 4 Pollenkörner zu einer „Tetrade" vereinigt, und zeigt eine getrenntgeschlechtige Art solche Tetraden, so müssen die Blüten der Weibchen dieser Art (vorausgesetzt, daß genügend Samenanlagen vorhanden sind), mit je einer Tetrade bestäubt, unter je 4 Nachkommen immer 2 Männchen und 2 Weibchen (oder unter je 3 Nachkommen stets 2 vom einen und 1 vom anderen Geschlecht) geben. Sind dagegen von den 4 Nachkommen eines Versuches hier und da auch 3 und gelegentlich selbst alle 4 gleichen Geschlechtes, so geht daraus sicher hervor, daß die männlichen Keimzellen (Pollenkörner) nicht die ausschlaggebende Rolle, oder doch nicht allein, spielen können.

β) Polyöcische Arten. Wir sind einstweilen nur über die Geschlechtsbestimmung der Gynodiöcisten (S. 977) einigermaßen unterrichtet. Die Weibchen bringen mit dem Pollen der Zwitter mehr oder weniger ausschließlich ihresgleichen (also Weibchen) hervor, die Zwitter (oder Gynomonöcisten) mit ihrem eigenen Pollen ebenfalls mehr oder weniger ausschließlich ihresgleichen (also Zwitter usw.). Besonders typisch ist Satureia hortensis. Auch Silene dichotoma verhält sich z. B. so, trotzdem hier auch Uebergänge zur Andröcie vorkommen. — Bei Plantago lanceolata, wo viele Abstufungen zwischen weiblichen und zwitterigen Stöcken vorkommen, ist nachgewiesen, daß dasselbe Weibchen mit dem Pollen verschiedener Zwitter eine Nachkommenschaft mit verschieden viel Weibchen geben kann, und daß verschiedene Weibchen mit dem Pollen desselben Zwitters ebenfalls eine Nachkommenschaft mit verschieden viel Weibchen geben können. Das beweist, daß sowohl die Beschaffenheit des Pollenlieferanten als die der weiblichen Pflanze von Einfluß auf das Geschlecht der Nachkommen sein kann.

Ueber die Androdiöcisten liegen noch keine abgeschlossenen Versuche vor; soviel ist aber schon sicher, daß die nahezu rein männlichen Stöcke bei Selbstbestäubung überwiegend ihresgleichen geben, und die überwiegend zwitterigen Stöcke, mit dem Pollen dieser mehr männlichen bestäubt, mehr nahezu männliche Nachkommen hervorbringen, als mit ihrem eigenen Pollen (Geum).

b. Uebrige Kormophyten (mit Anschluß der vorausgenommenen Blütenpflanzen).

Sie können nach ihrer geschlechtlichen Differenzierung — und damit auch für das Problem der Geschlechtsbestimmung — in folgende ansteigende Stufenleiter gebracht werden.

1. Stufe: Gemischtgeschlechtige Moose, isospore Farngewächse. Die Geschlechtsbestimmung besteht hier in der Entscheidung darüber, ob ein größeres oder kleineres Stück der haploiden (geschlechtlichen) Generation Antheridien oder Archegonien, männliche oder weibliche Gameten, bilden soll. Beiderlei Organe sind entfaltbar; zu den Anlagen der Species gehört aber außerdem, daß sie beide auch wirklich entfaltet werden, und daß dies in bestimmter Weise geschieht. Es ist eine Anlage für Gemischtgeschlechtigkeit vorhanden. An ihr wird bei der Bestimmung nichts geändert; das Archegonium oder der Sproß mit der weiblichen Blüte erhält nicht weibliche, das Antheridium oder

der Sproß mit der männlichen Blüte nicht männliche Tendenz. Jede Zelle, also auch jede Keimzelle, behält die gemischtgeschlechtige; es wird nur über die Bildung von Zellen von bestimmter Form und Funktion entschieden. Zur parthenogenetischen Entwickelung gebracht, würde die Eizelle nicht ein weibliches, das Spermatozoon nicht ein männliches Individuum geben, sondern beide würden zu zwitterigen. Die Geschlechtsbestimmung ist hier kein anderer Vorgang, als etwa der, der in einem Laubblatt die einen Zellen zu Pallisaden, die anderen zu Schwammparenchym usw. bestimmt. Deshalb wirken auch äußere Einflüsse relativ stark dabei ein.

Die entgegengesetzte Ansicht, daß mit der Bestimmung zu Antheridien und Archegonien die Zellen selbst männliche und weibliche Tendenz erhielten, unterscheidet nicht zwischen dem physiologischen Verhalten der Keimzellen beim Befruchtungsprozeß und ihrer Anlagengarnitur. Sie läßt sich auch experimentell widerlegen: Die Hüllblätter um die Archegonien eines weiblichen Astes des monöcischen Laubmooses Physcomitrium, das sich wie Funaria (S. 979) verhält, bringen Protonema hervor, das zunächst Sprosse mit Antheridien bildet, wie das aus Sporen oder aus den Hüllblättern und Paraphysen der (männlichen) Antheridienstände entstandene Protonema.

Zusammenfassend können wir für diese unterste Stufe der Kormophyten also sagen: Alle Zellen der haploiden Generation haben gemischtgeschlechtige Tendenz, an der bei der Bildung der männlichen und weiblichen Keimzellen nichts geändert wird. So erklärt sich, daß auch die aus der Vereinigung zweier solcher Keimzellen entstandene, diploide Generation (Sporogon, resp. beblättertes Farnkraut) gemischtgeschlechtig ist, und daß bei der Reduktionsteilung jede Spore diese Tendenz erhält, also eine gemischtgeschlechtige haploide Generation gibt.

2. Stufe: Getrenntgeschlechtliche Moose, Schachtelhalme. Die haploide Generation ist schon getrenntgeschlechtig, die diploide noch gemischtgeschlechtig, wie Regenerationsversuche mit Laubmoossporogonen (E. Marchal) direkt gelehrt haben. Die Geschlechtsbestimmung besteht in der Hemmung der Fähigkeit der haploiden Generation, eine bestimmte Art Sexualorgane zu bilden. Teils werden die Antheridien, teils die Archegonien getroffen; je nach dem entstehen weibliche oder männliche Pflanzen. Die Bestimmung ist gewöhnlich außerordentlich fest (bei den Moosen) und das Geschlecht dann durchaus nicht beeinflußbar, selten lockerer (bei den Schachtelhalmprothallien), und dann kommt es leicht zur Bildung von beiderlei Geschlechtsorganen, statt von nur einerlei, auf allerlei Einflüsse hin.

Es steht fest, daß schon zweierlei (äußerlich ununterscheidbare) Sporen vorhanden sind, daß dieselbe Sporenkapsel resp. dasselbe Sporangium beiderlei Sporen enthält, endlich, daß aus derselben Sporenmutterzelle zwei Sporen mit männlicher und zwei Sporen mit weiblicher Tendenz entstehen (Sphaerocarpus, Strasburger).

Man wird sich die Geschlechtsbestimmung auf dieser zweiten Stufe so vorstellen dürfen, daß zu der Anlagengarnitur der vorhergehenden, ersten Stufe neue Anlagen für die haploide Generation hinzukommen, bei den einen Individuen ein „Weibchenbestimmer", der für die Unterdrückung der Antheridien sorgt, bei den andern ein „Männchenbestimmer", der für die Unterdrückung der Archegonien sorgt. Die Keimzellen bekommen diese neuen Anlagen mit, bei der Befruchtung treffen sie zusammen, sie werden in der diploiden Generation zusammen weitergegeben, bei der Reduktionsteilung aber wieder getrennt, so daß jede Spore nur die eine oder die andere enthält und also eine weibliche oder eine männliche haploide Generation gibt.

3. Stufe: Heterospore Farnpflanzen, gemischtgeschlechtige Blütenpflanzen. Auch hier ist die haploide Generation getrenntgeschlechtig, die diploide gemischtgeschlechtig, wie auf der vorhergehenden Stufe. Doch fällt die Entscheidung über das Geschlecht der haploiden Generation nicht erst ganz am Ende der diploiden, bei der Reduktionsteilung, sondern schon früher, bei der Anlegung des Sporangiums (Marsilia), des Sorus (Salvinia), des Sporophylls (Isoëtes, Selaginella, zwitterblütige Blütenpflanzen) oder des Sporophyllstandes (einhäusige Blütenpflanzen). Sie besteht in einer Unterdrückung des einen Anlagenkomplexes. Das zeigen z. B. jene „Monstrositäten", bei denen ein Mikrosporophyll (Staubblatt) Samenanlagen und Antheren tragen kann (Sempervivum) oder in der Samenanlage Pollenkörner entstehen (Petunia hybrida, Begonia usw.).

Wann und wie die Entscheidung fällt, gehört zu den Merkmalen der Species und muß durch mindestens eine Anlage erblich fixiert sein, die zu der Anlagengarnitur der vorhergehenden zweiten Stufe neu hinzukommt. Die Entscheidung trifft aber nur das Geschlecht der haploiden Generation, sie bestimmt nur, ob Mikro- oder Makrosporen gebildet werden, und läßt den gemischtgeschlechtigen Charakter der diploiden Generation selbst unberührt. Die übrigen Zellen eines Staubblattes enthalten keine andere Tendenz als die eines Fruchtblattes; erst die Sporen (Pollenkörner und Embryosäcke) erhalten sie und nur für die Dauer der haploiden Generation. Sehr hübsch beweist das das zwitterige Geschlecht der

aus Adventivembryonen oder durch somatische Parthenogenese entstandenen Nachkommen zwitteriger Angiospermen, die aus Zellen von Fruchtblättern (weiblichen Sporophyllen) hervorgehen.

Bei Anlage eines Staubblattes wird so entschieden, daß Pollenkörner gebildet werden, wie etwa bei Camellia bei der Anlage eines Blattes entschieden wird, daß später Idioblasten gebildet werden.

4. Stufe: Getrenntgeschlechtige Blütenpflanzen. Hier sind beide Generationen, die haploide und die diploide, getrenntgeschlechtig. Die diploide hat die Fähigkeit verloren, normalerweise beiderlei haploide Generationen hervorzubringen (obschon die Anlagen dafür vorhanden bleiben), bei den „männlichen" Pflanzen kann nur mehr eine männliche, bei den „weiblichen" eine weibliche haploide Generation entfaltet werden. Die Bestimmung ist wieder, im Gegensatz zu der vorhergehenden Stufe, gewöhnlich eine außerordentlich feste; sie wird bedingt sein durch neu dazukommende Anlagen, einen „Weibchenbestimmer", der hier die haploide männliche Generation unterdrückt, und einen „Männchenbestimmer", der hier für die Ausbildung der haploiden männlichen Generation sorgt. Wie man sich von dieser Annahme aus die Geschlechtsbestimmung des Embryo, und damit also der diploiden Generation zurechtlegen kann, ist schon angedeutet worden (S. 983).

Ueberblickt man die vier Stufen, so kann man sagen, daß die Entscheidung über das Geschlecht zu immer früheren Zeitpunkten der Entwickelung fällt, immer weiter zurückverlegt wird. Der ursprüngliche zwitterige Zustand wird auf einen immer kürzeren Abschnitt der Entwickelung eingeengt. Auf der ersten Stufe fällt die Entscheidung bei der Bildung von Archegonien und Antheridien (oder von Sprossen mit Archegonien und solchen mit Antheridien) der haploiden Generation. Auf der zweiten Stufe bei der Bildung der Sporen, aus denen entweder eine nur männliche oder eine nur weibliche haploide Generation entsteht. Auf der dritten Stufe schon bei der diploiden Generation bei a) der Bildung der Sporenbehälter, b) der Sporophylle oder c) der Sporophyllstände (Blüten). Auf der vierten Stufe endlich schon bei der Entstehung der diploiden Generation; der entfaltete zwitterige Zustand fehlt ihr ganz. Zweimal, auf der ersten und dritten Stufe, bleibt bei der Bestimmung der Anlagenzustand unverändert (wird nur die Ontogenese geändert), zweimal, auf der zweiten und vierten Stufe, spielt die ungleiche Verteilung erblicher Anlagen eine entscheidende Rolle, auf der vierten außerdem noch die Kombination der Keimzellen bei der Befruchtung. Sehr scharf tritt der Unterschied zwischen der Bestimmung, ob eine Blüte oder ob ein ganzes Individuum ein bestimmtes Geschlecht erhält, bei den Gynomonodiöcisten hervor: die weiblichen Blüten der gynomonöcischen Individuen der Satureia hortensis geben, wie die zwitterigen, gynomonöcische Nachkommen, die weiblichen Individuen, mit dem selben Pollen, lauter Weibchen. — Es ist ganz ausgeschlossen, daß die Bestimmung auf allen vier Stufen durch den gleichen Vorgang geschieht.

Die vier Stufen sollen durch das folgende kleine Schema noch deutlicher werden, das sich wohl selbst erklärt.

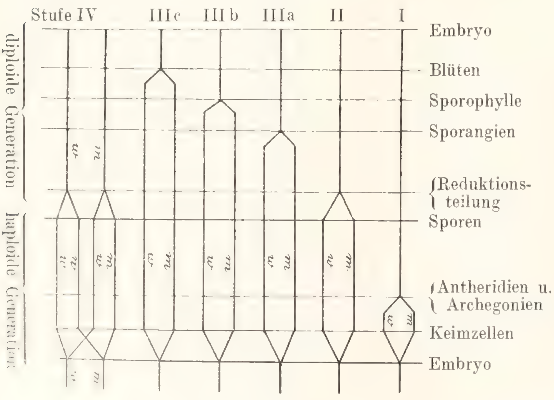


Fig. 1. Stufe I. Gemischtgeschlechtige Moose, isospore Farngewächse. II. Getrenntgeschlechtige Moose, Schachtelhalme. IIIa. Marsilia, Salvinia. IIIb. Isoëtes, Selaginella, zwitterblütige Blütenpflanzen. IIIc. Einhäusige Blütenpflanzen. IV. Getrenntgeschlechtige Blütenpflanzen.

c. Thallophyten.

Hier haben wir über den Modus der Geschlechtsbestimmung einstweilen wenig mehr als Vermutungen.

In den Verwandtschaftskreisen mit ausgesprochenem Wechsel zwischen einer haploiden und einer diploiden Generation (S. 980) dürfte bei den Diöcisten die Geschlechtsbestimmung wie bei den diöcischen Moosen erfolgen (S. 985), d. h. bei der Reduktions-

teilung erhält die Hälfte der Sporen einen männlichen, die Hälfte einen weiblichen Geschlechtsbestimmer für die haploide Generation, die beide zusammen bis zur Sporenbildung (unentfaltet) weitergegeben worden waren. So gut wie fest steht dieser Modus für die diöcischen Laboulbeniaceen, wo die paarweise verbunden bleibenden, in Vierzahl im Askus entstandenen Askosporen je einem männlichen und einem weiblichen Pflänzchen den Ursprung geben.

Bei den Florideen und Diktyotales muß sich die Frage experimentell lösen lassen, besonders bei den Formen, deren Tetrasporen „zonatim divisae" sind. Einstweilen wissen wir nur (durch Hoyt), daß das Tetrasporen tragende Dictyota-Exemplar männliche und weibliche Geschlechtspflanzen in annähernd gleicher Zahl hervorbringt.

Von den getrenntgeschlechtigen Arten aus jenen Verwandtschaftskreisen, denen ein richtiger („antithetischer") Generationswechsel fehlt, wollen wir zunächst die ins Auge fassen, wo die Reduktionsteilung vermutlich bei der Keimung der Zygote erfolgt, die diploide Generation aufs Minimum reduziert ist und die Geschlechtsbestimmung also die haploide Generation trifft. Hier könnte ebenfalls recht gut die Entscheidung über das Geschlecht bei der Reduktionsteilung fallen. Bei Ulothrix, den diöcischen Oedogonium-Arten würde die Zygote zwei weiblichen und zwei männlichen Zellfäden den Ursprung geben. Wenn Spirogyra wirklich diöcisch ist, würde der Zufall entscheiden, welche Tendenz der eine im Keimling erhalten bleibende Kern mitbekommt. Auch die diöcischen Charen ließen sich hier anschließen, wenn die Reduktionsteilung bei der Keimung der Oospore erfolgte. Wieder würde der Zufall bestimmen, welche Tendenz der in die erste Knotenzelle gehende Kern erhielte.

Ein anderer Modus der Geschlechtsbestimmung muß bei den getrenntgeschlechtigen Arten aus jenen Verwandtschaftskreisen vorkommen, wo die Reduktionsteilung vermutlich bei der Gametenbildung erfolgt, die haploide Generation also auf ein Minimum beschränkt ist, und die Bestimmung sich auf die diploide Generation bezieht. Bei einem diöcischen Fucus könnte z. B. (wenn die Angaben über die Reduktionsteilung bei der Bildung der Spermatozoen und Eier richtig sind) die Geschlechtsbestimmung in ähnlicher Weise wie bei den diöcischen Blütenpflanzen erfolgen. Das eine Geschlecht wäre homogametisch, das andere heterogametisch, die Eier enthielten z. B. die weibliche, die Spermatozoen teils diese, teils die männliche geschlechtliche Tendenz, und die Entscheidung über die diploide Generation fiele bei der Befruchtung. Es wird aber voraussichtlich sehr schwer sein, diesen Analogieschluß zur Gewißheit zu erheben.

Zu den Thallophyten, für die wir keine sicheren cytologischen Anhaltspunkte über den Zeitpunkt haben, zu dem in ihrer Entwickelung die Reduktionsteilung erfolgt, gehören noch immer die sonst so gut untersuchten Mucorineen. Sollte die Reduktionsteilung bei der Keimung der Zygoten eintreten, so müßte bei den diöcischen Species jedesmal eine Sorte Kerne vor dem Auswachsen eliminiert werden; sollte sie bei der Gametenbildung eintreten (was nach dem Verhalten des Basidiobolus wahrscheinlicher ist), so müßte das + oder das — Geschlecht heterogametisch sein. — Daß der bei der Keimung der Zygote gebildete erste Sporangienträger eine diploide Generation darstellt und die Reduktion bei der Sporenbildung in seinem Sporangium erfolgt, erscheint wenig wahrscheinlich.

Der Annahme, die Bestimmung des Geschlechtes bei den Thallophyten wie bei den Kormophyten geschehe durch Anlagen, „Bestimmer", stünde nicht im Wege, daß die Bestimmung selbst nicht immer scharf ist (Spirogyra-Rhynchonema, Phycomyces) und auch durch äußere Bedingungen beeinflußbar (Schachtelhalmprothallien) ist. Handelt es sich doch auch hier bei der Geschlechtsbestimmung des Individuums gewiß nur um die mehr oder weniger feste Unterdrückung eines Geschlechtes und nicht um die Beseitigung seiner Anlagen.

2. Geschlechtsbeeinflussung.

Für die getrenntgeschlechtigen Angiospermen ist experimentell beweisbar, und für alle getrenntgeschlechtigen Pflanzen wenigstens sehr wahrscheinlich, daß jedes Geschlecht, ja alle Keimzellen eines Geschlechtes, auch die Anlagen des entgegengesetzten Geschlechtes (s. S. 982) enthält und die Geschlechtsbestimmung nur in der Unterdrückung des einen Anlagenkomplexes zugunsten des anderen besteht. Damit ist auch bei ihnen theoretisch stets noch die Möglichkeit einer Geschlechtsänderung gegeben.

Es ist bekannt, daß diese hier und da, z. B. bei getrenntgeschlechtigen Bäumen (Weiden) an größeren oder kleineren Teilen ohne erkennbare äußere Ursache eintritt, hier und da auch wohl regelmäßig mit dem Altern (Mercurialis annua, Schachtelhalmprothallien). Wir wissen ferner, daß der Brandpilz Ustilago violacea bei den Weibchen der getrenntgeschlechtigen Sileneen vor allem bei Melandrium album und rubrum, eine weitgehende Ausbildung der sonst ganz rudimentär gewordenen Staubgefäße und damit (Schein-)Zwitterigkeit veranlassen kann. Alle Versuche aber, derartige Veränderungen

künstlich zu veranlassen, durch veränderte Ernährung sind einstweilen gescheitert. Das gilt sowohl für die getrenntgeschlechtigen Arten der Blütenpflanzen wie für die der Moose und der Mucorineen (Versuche von Strasburger, Noll, Blaskeslee) und geht auch aus dem Verhalten bei der Vermehrung durch Ableger im Freien hervor. Das Kunststück der Ustilago violacea läßt sich einstweilen nicht nachmachen, sie verwendet gewiß ganz spezifische Stoffe dazu. Selbstverständlich ist die Entwickelung der Rudimente zu Staubgefäßen mit starker Nahrungszufuhr verbunden; sie muß aber die Folge, braucht also nicht die Ursache des Anstoßes zur Entwickelung zu sein.

Die vielen Angaben über eine Abhängigkeit des Zahlenverhältnisses der Männchen und Weibchen von Blütenpflanzen vom Alter des Saatgutes, den Ernährungsverhältnissen der Keimlinge (Dichtsaat, Düngung, Parasiten), vom relativen Alter der Pollenkörner und Eizellen haben teils einer kritischen Nachprüfung nicht standgehalten, teils haben sie nicht das primäre Sexualverhältnis getroffen, sondern haben nur das sekundäre noch weiter verschoben und sind durch eine ungleiche Resistenz der verschiedenen Keimzellen oder jungen Pflanzen schädlichen Einflüssen gegenüber zu erklären (durch welche die Abweichungen des sekundären Verhältnisses vom primären überhaupt zustande kommen werden). Denkbar ist natürlich auch eine Beeinflussung der Keimzellen, die zu einem „Umschlagen" ihrer geschlechtlichen Tendenz führen könnte, aber sie ist nicht bewiesen und kaum wahrscheinlicher als die Beeinflussung des Embryo oder der Pflanze (der diploiden Generation).

Andere, günstigere Ergebnisse lassen sich bei monözischen und polygamen Gewächsen erzielen, überhaupt überall da, wo die beiden Anlagenkomplexe nicht nur vorhanden, sondern in gleich entfaltbarem Zustand vorhanden, resp. zur Entfaltung bestimmt sind. Hier wirken oft äußere Einflüsse sehr stark. Es ist im Prinzip immer das gleiche, ob, um nur einige Beispiele zu geben, ein gynomonöcisches Individuum von Satureia hortensis durch geeignete Behandlung fast rein weiblich gemacht wird, oder ein andromonöcisches Individuum von Lilium rein männlich, ob eine monöcische Maispflanze durch den Ersatz der schwefelsauren Magnesia in der Nährlösung durch unterschwefelsaure rein männlich oder durch Ustilago Maydis teilweise zwitterig wird, ob man ein sonst gemischtgeschlechtiges Farnprothallium durch schlechte Ernährung rein männlich macht, ob eine Saprolegnia sich durch 0,1% Kaliumphosphat zur Bildung der Antheridien, durch 0,05% Hämoglobin zur Bildung der Oogonien anregen läßt: es handelt sich dabei um Aenderungen, die nur das Soma des betreffenden Individuums nicht seine erblichen Anlagen, treffen.

Bei den Kormophyten ist ganz deutlich (und bei den Thallophyten ist es gewiß auch so): Spielt die Reduktionsteilung, und damit wohl die ungleiche Verteilung von vererbten Anlagen, von „Bestimmern", eine Rolle bei der Entscheidung des Geschlechts (Stufe 2 und 4, S. 985), so bleiben die äußeren Einflüsse (meist) wirkungslos; trifft die Entscheidung nur das Soma, nicht diese bestimmten Anlagen, so ist sie von außen her leichter modifizierbar (Stufe 1 und 3, S. 984).

Der Unterschied ist z. B. bei der gynodiöcischen Satureia-hortensis höchst auffallend: Die weiblichen Individuen lassen sich durch keinerlei Eingriffe dazu bringen, auch nur einzelne Zwitterblüten hervorzubringen; die gynomonöcischen Individuen reagieren auf äußere Einflüsse prompt und lassen sich für einige Zeit sogar ganz weiblich machen — ohne Einfluß auf ihre Nachkommenschaft.

Daß in einem Falle, wo die Bestimmung wohl auch durch die Reduktionsteilung erfolgt, bei den Schachtelhalmprothallien, eine starke Beeinflußbarkeit nachgewiesen ist, schließt natürlich nicht aus, daß die Bestimmung bei diesem Modus sonst fester ist. Denn alle die einzelnen Merkmale, die uns ein Organismus zeigt, hängen einerseits von inneren Anlagen ab, zeigen sich aber andererseits doch nur so, wie die äußeren Bedingungen es ihnen gestatten; es handelt sich bei der Bestimmung und Beeinflussung des Geschlechts auch nur um ein Ueberwiegen auf seiten der Anlagen oder ein Ueberwiegen auf seiten der äußeren Einflüsse.

Literatur. *Es sei auf die Artikel „Bestäubung" und „Fortpflanzung der Pflanzen" und die dort angeführte Literatur, sowie auf die Artikel über die einzelnen Pflanzengruppen hingewiesen. Spezielle Literatur:* ***C. Correns,*** *Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. Berlin 1907.* — ***Derselbe,*** *Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung polygamer Blütenpflanzen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 26a, *1908.* — ***C. Correns und R. Goldschmidt,*** *Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin 1913.* — ***Ch. Darwin,*** *The different Forms of Flowers. London 1877.* — ***L. Errera und G. Gevaert,*** *Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs etc. Bull. soc. roy. de botan. de Belgique* 18, *1878.* — ***Fr. Hildebrand,*** *Die Geschlechterverteilung bei den Pflanzen. Leipzig 1867.* — ***M. Moebius,*** *Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. Jena 1897.* — ***Fr. Noll,*** *Versuche über die Geschlechtsbestimmung bei diöcischen Pflanzen. Sitzungsberichte der Niederrheinischen Gesell. für Natur- und Heilkunde zu Bonn 1907.* — ***A. Schulz,*** *Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechterverteilung bei den Pflanzen. Bibliotheca Botanica, Heft* 10, 17. — ***G. H. Shull,*** *Reversible sex mutants in Lychnis dioica. Botanical Gazette* 52, *1911.* — ***E. Strasburger,*** *Versuche mit diöcischen Pflan-*

zen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biologisches Centralblatt **20**, *1900.* — ***Derselbe,*** *Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechtes usw. Jena 1909.* — ***Derselbe,*** *Ueber geschlechtsbestimmende Ursachen. Pringsheims Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik* **47**, *1910.* — ***M. v. Uexküll-Gyllenband,*** *Phylogenie der Blütenformen und der Geschlechterverteilung bei den Compositen. Bibliotheca botanica, Heft* **52**, *1901.*

C. Correns.

Geschlechtsbestimmung
(bei Tieren).

1. Zahlenverhältnis der Geschlechter. 2. Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung: a) progame; b) syngame; c) epigame Geschlechtsbestimmung. 3. Einfluß des Zustandes der zeugenden Eltern auf die Geschlechtsbestimmung: a) Einfluß des Alters der Zeugenden. b) Einfluß geschlechtlicher Inanspruchnahme. c) Einfluß von Inzucht und Incestzucht. 4. Einfluß des Zustandes der Geschlechtsprodukte: a) Einfluß des Alters der Geschlechtsprodukte. b) Einfluß des Ernährungszustandes der Geschlechtsprodukte. c) Temperatureinflüsse. 5. Vererbung des Geschlechts: a) Die allgemeinen Regeln. b) Die cytologischen Grundlagen. c) Die Anwendung der cytologischen Befunde auf die allgemeinen Regeln. 6. Die auf der Kernplasmarelation beruhende Geschlechtsbestimmungshypothese. 7. Die Geschlechtsbestimmung bei Tieren mit Generationswechsel: a) Die Rädertiere. b) Die Daphniden. c) Die Aphiden.

Die geschlechtliche Fortpflanzung beruht auf der Produktion und Vereinigung von Ei- und Samenzellen. Ist die Produktion der beiderlei Geschlechtszellen in ein einzelnes Individuum gelegt, so haben wir einen zwittrigen Organismus vor uns, ist sie dagegen auf zwei verschiedene Individuen verteilt, so erhalten wir den Gegensatz von zwei Geschlechtern, von Weibchen und Männchen. Ursprünglich beruhte dieser Gegensatz wohl nur auf der Verschiedenartigkeit der erzeugten Geschlechtsprodukte, also auf dem Besitze eines Eierstockes oder eines Hodens; dazu traten aber dann entsprechend den besonderen Anforderungen, welche der Besitz dieser oder jener Geschlechtsdrüse an die Betätigung ihres Trägers stellte, Umformungen der Organisation, welche schließlich zu überaus hochgradigem Dimorphismus der Geschlechter führen konnten. Wie kommt es nun, daß der eine Keim sich zum männlichen, der andere zum weiblichen Geschlecht entwickelt? Eine Frage, zu deren Beantwortung schon eine große Zahl der allerverschiedensten Theorien aufgestellt worden ist, deren Lösung aber erst in neuerer Zeit auf streng wissenschaftlicher Grundlage in Angriff genommen ist.

1. Zahlenverhältnis der Geschlechter. Als erste und wichtigste Vorfrage jeglicher Behandlung des Problems mußte zunächst das tatsächlich bestehende Zahlenverhältnis der Geschlechter festgestellt werden, und dabei zeigte sich, daß im allgemeinen die beiden Geschlechter sich ziemlich die Wage halten, wie einige Zahlen dartun mögen. Es kommen durchschnittlich

beim Menschen	auf	100 ♀	106 ♂
beim Rind	,,	100 ♀	107,3 ♂
beim Schwein	,,	100 ♀	111,8 ♂
beim Pferd	,,	100 ♀	99,7 ♂
beim Haushuhn	,,	100 ♀	94,7 ♂
bei der Taube	,,	100 ♀	115 ♂
bei den Schmetterlingen	,,	100 ♀	105 ♂

Es handelt sich hierbei um Geburtenzahlen. Im erwachsenen Zustande kann das Verhältnis der Geschlechter gegenüber diesen Zahlen sehr stark modifiziert werden, vor allem dadurch, daß das eine Geschlecht eine größere Sterblichkeit aufweist. Wie es ja beispielsweise gerade auch beim Menschen der Fall ist, wo die höhere Sterblichkeit des männlichen Geschlechts später das ursprüngliche Verhältnis direkt umkehrt.

2. Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung. Hierin ist eine zweite Vorfrage gegeben. Es sind für den Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung drei Möglichkeiten vorhanden, derselbe kann vor, in und nach der Befruchtung liegen.

2a) Progame Geschlechtsbestimmung. Danach erfolgt die Geschlechtsbestimmung bereits in der noch im Ovarium eingeschlossenen Eizelle. Einen solchen Fall kennen wir von Dinophilus apatris, wo schon im Ovarium deutlich zwei Arten von Eiern unterschieden werden können, größere, die zu Weibchen werden, und kleinere, welche Männchen ergeben. Die Ursache dieser divergierenden Entwickelung zu zweierlei Eiformen wollen neuere Untersuchungen darin gefunden haben, daß in einen Teil der heranwachsenden Eizellen Spermatozoen eindringen, ihr Chromatinmaterial neben dem der jungen Eizelle in Tätigkeit setzen und so eine intensivere Stoffwechselenergie und mithin intensiveres Wachstum hervorrufen — es entstehen Weibcheneier. Wogegen andere Eier auf ihren eigenen ursprünglichen Chromatinbestand beschränkt sind, klein bleiben und Männchen liefern. Auch bei Phylloxeraarten kommen aus größeren Eiern Weibchen, aus kleineren Männchen hervor.

2b) Syngame Geschlechtsbestimmung. Hiernach würde die Entscheidung über das Geschlecht des Individuums im Momente der Befruchtung erfolgen. Und

zwar wäre dies zunächst derart denkbar, daß sowohl die Eizelle wie die Samenzelle je eine besondere geschlechtliche Tendenz aufweisen und daß erst aus der Vereinigung und dem Zusammenwirken dieser beiden Tendenzen das Geschlecht des neuen Individuums hervorgeht. Es sind im besonderen die Fälle, wo der Vorgang der Geschlechtsbestimmung eine Vererbungserscheinung darstellt, bei welchen der syngame Modus heranzuziehen wäre. Eine syngame Geschlechtsbestimmung besteht ferner da, wo Eintritt oder Nichteintritt der Befruchtung über das werdende Geschlecht entscheidet. Das bekannteste Beispiel dieser Art bilden die sozialen Wespen, Bienen und Ameisen, vor allem auch unsere Honigbiene, wo aus den befruchteten Eiern der Königin stets weibliche, aus den unbefruchteten männliche Tiere entstehen.

2c) Epigame oder metagame Geschlechtsbestimmung. Beiderlei Geschlechtszellen verhalten sich bei der Befruchtung noch sexuell völlig indifferent, und erst in der auf die Befruchtung folgenden Entwickelungsperiode bildet sich früher oder später das betreffende Geschlecht des neuen Individuums aus. Hier wäre eine Beeinflussung des Geschlechts durch äußere Einflüsse denkbar, indessen kennen wir sicher bewiesene Fälle einer epigamen Geschlechtsbestimmung bis jetzt noch nicht.

3. Einfluß des Zustandes der zeugenden Eltern auf die Geschlechtsbestimmung. Von den Faktoren, welche zur Erklärung der Geschlechtsbestimmung herangezogen worden sind, war in früheren Zeiten der Zustand der Eltern einer der allerwichtigsten. Die Begründung der darauf basierten Auffassung beruhte in erster Linie auf statistischen Erfahrungen.

3a) Einfluß des Alters der Zeugenden. Ein Einfluß des Alters ist in sehr verschiedenartiger Weise für die Geschlechtsbestimmung in Anspruch genommen worden. Beim Menschen sollten ältere Erstgebärende vorwiegend Knaben gebären, oder es sollte das Weib kurz nach Eintritt der Geschlechtsreife sowie am Ende seiner Geschlechtstätigkeit mehr Knaben, auf der Höhe seiner Reife dagegen mehr Mädchen erzeugen, oder aber es sollte die Mehrzahl der Kinder das gleiche Geschlecht haben, wie der ältere (nach anderen der jüngere!) der beiden Eltern. Die einzigen bisher ausgeführten experimentellen Untersuchungen an der Maus haben keine dieser statistisch begründeten Auffassungen zu stützen vermocht; im Gegenteil, nirgends war ein Einfluß des Alters der Zeugenden auf das Geschlecht der Nachkommen nachweisbar.

3b) Einfluß geschlechtlicher Inanspruchnahme. Ein solcher wurde in der Form behauptet, daß bei starker Inanspruchnahme des Genitalapparates des einen der Zeugenden das Geschlecht der Nachkommen dem des stark beanspruchten Erzeugers entspräche. Düsing leitete daraus eine für die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses wichtige Regel ab, welche besagt: Je größer der Mangel an Individuen des einen Geschlechts ist, je stärker diese also in Anspruch genommen werden und im Verbrauch ihrer Geschlechtsprodukte erschöpft werden, um so mehr Individuen ihres eigenen Geschlechts sind sie befähigt zu erzeugen. Damit würde dann zugleich eben diesem Mangel naturgemäß am schnellsten abgeholfen. Indessen konnte für diese Regel weder statistisch ein überzeugender Beweis erbracht werden, noch ergaben präzise experimentelle Untersuchungen an der Maus irgendwelche Anhaltspunkte für diese Annahme.

3c) Einfluß von Inzucht und Incestzucht. Nach Düsing sollte Inzucht allgemein eine Mehrproduktion männlicher Individuen im Gefolge haben. Doch ließ sich auch dafür bisher weder statistisch noch experimentell ein einigermaßen überzeugender Beweis liefern.

4. Einfluß des Zustandes der Geschlechtsprodukte. 4a) Einfluß des Alters der Geschlechtsprodukte. Die nach diesem Gesichtspunkt aufgestellte Theorie lautet, daß jedes Ei unmittelbar nach seinem Austritt aus dem Ovarium weibliche Tendenz besitze, später aber männlich umgestimmt werde, mithin jung befruchtete Eier Weibchen, spät befruchtete Männchen liefern würden. Die an Haustieren ausgeführten Prüfungen dieser Regel haben indessen zu gesicherten Ergebnissen nicht geführt. Für diese Regel ist kürzlich von neuem R. Hertwig eingetreten, gestützt vor allem auf seine Erfahrungen an Fröschen. Hier liefern normal befruchtete Eier beide Geschlechter in ziemlich gleichem Prozentsatz, wogegen spät befruchtete vorzugsweise oder ausschließlich Männchen ergeben, und zwar in um so höherem Prozentsatz, je weiter zeitlich die Ueberreife des Eies vorgeschritten ist. Während eine erste normale Befruchtung 185 Weibchen auf 164 Männchen lieferte, traten bei einer 94 Stunden älteren Spätbefruchtung ausschließlich (271) Männchen auf.

4b) Einfluß des Ernährungszustandes der Geschlechtsprodukte. Mannigfach sind die Geschlechtsbestimmungshypothesen, welche unter der Voraussetzung aufgestellt wurden, daß Ernährungszustände der Mutter und mithin der Eizelle die maßgebenden Faktoren

seien, wobei dann zugleich die Möglichkeit einer metagamen Beeinflussung möglich schien. Am meisten Aufsehen hat unter den hierher gehörigen Hypothesen wohl die Schenksche erregt, welche das zukünftige Geschlecht der Nachkommen in der Mutter durch Darreichung bezw. Entziehung besonderer Nährstoffe regulieren wollte. Haustierzüchter meinten, daß aus der Paarung schlecht genährter Männchen mit gutgenährten Weibchen vorzugsweise Männchen hervorgehen sollten, während für die Erzeugung von Weibchen das Umgekehrte gelten sollte. Von vielen dieser Theorien läßt sich ihre innere Unwahrscheinlichkeit unschwer erweisen, zudem verfügen wir aber über ihre exakte Widerlegung in einer Reihe von Experimenten, welche Schultze an Mäusen anstellte. In keinem der zahlreichen Versuche gelang es hier, einen Einfluß schlechter Ernährung der Eltern auf das Geschlecht der Nachkommen nachzuweisen, weder dann, wenn man beide Eltern hungern ließ, noch dann, wenn man gut genährte Weibchen mit schlecht genährten Männchen paarte. Ebensowenig hatte besonders reichliche Ernährung (durch Gewährung eiweißreicher Kost) irgendwelchen Einfluß. Positive Ergebnisse glaubt neuerdings Russo an Kaninchen erhalten zu haben. Er unterscheidet im Ovarium der Weibchen zweierlei Eier, lecithinreichere weibliche und lecithinärmere männliche, und glaubt sogar durch Zufuhr größerer Mengen Lecithins männliche Eier in weibliche umwandeln und damit den Prozentsatz der weiblichen Nachkommenschaft erhöhen zu können. Indessen werden diese Angaben bereits mehrfach bestritten.

4c) Temperatureinflüsse. Bei der Kröte (Bufo) soll eine höhere Temperatur die Zahl der Männchen, eine niedere die der Weibchen steigern. Es ist ferner festgestellt, daß bei Dinophilus in der Wärme die Zahl der Männchen, in der Kälte die Zahl der Weibchen zunimmt. Es scheint dies hier im besonderen mit den eigenartigen Bildungsvorgängen der männlichen und weiblichen Eier zusammenzuhängen, deren Entstehung abhängig ist von der größeren oder geringeren Nahrungszufuhr (vgl. oben), welch letztere dann beim Temperaturexperiment beeinflußt wird.

5. Vererbung des Geschlechts. 5a) Die allgemeinen Regeln. Alle bisher betrachteten Theorien der Geschlechtsbestimmung können in keiner Weise Anspruch darauf erheben, eine allgemeine Lösung des Problems zu bieten. Sehr viel mehr Aussicht für eine solche Lösung gewährt dagegen die Behandlung des Problems, welche augenblicklich im Vordergrunde des Interesses steht und welche in der Geschlechtsbestimmung eine Vererbungserscheinung erblickt. Das neue Geschlecht wird bestimmt durch das Zusammentreffen und Zusammenwirken bestimmter, in der Erbsubstanz der Ei- bezw. Samenzelle enthaltener Geschlechtstendenzen. Der erste, welcher eine solche Theorie aufstellte, war wohl Schmaltz (1899). Er läßt die Bestimmung des Geschlechts eines Sprößlings abhängig sein von der Kombination besonderer Geschlechtsdeterminanten, welche in den Samenzellen des Vaters wie in den Eizellen der Mutter enthalten sind und sich aus den eigenen Geschlechtstendenzen der Eltern wie aus denen der Großeltern ergeben. Noch mancherlei andere Voraussetzungen haben als Grundlagen hierher gehöriger Vererbungshypothesen gedient, von ihnen hat nur eine große allgemeine Bedeutung gewonnen, nämlich die Auffassung der Geschlechtsbestimmung als eines Spezialfalls des Mendelschen Vererbungsgesetzes, wie sie zuerst von Castle (1903) begründet wurde. Voraussetzung dafür ist zunächst, daß jede Eizelle und jede Samenzelle ein besonderes Geschlecht besitzt, ferner, daß jedes Geschlechtsindividuum einen Heterozygoten oder, wie es hier wohl besser heißt, Heterogameten darstellt, d. h. männliche und weibliche Eigenschaften gleichzeitig in sich enthält. Beim Männchen ist dann der männliche Charakter dominant, der weibliche rezessiv, beim Weibchen umgekehrt der weibliche dominant, der männliche rezessiv. Als solche Heterozygoten wären nun die Geschlechter den Gliedern der ersten Tochtergeneration bei Bastardkreuzungen zu vergleichen (vgl. den Artikel „Bastardierung"), und in ihren Gameten wäre dann, ganz wie bei jeder ersten Tochtergeneration, bei der nachfolgenden Kreuzung eine Spaltung der Merkmale entsprechend den Mendelschen Regeln zu erwarten. Die Gameten erhielten so entweder rein männliche oder rein weibliche Charaktere, und zwar je zur Hälfte; ihre Vereinigung würde dann erfolgen nach der Mendelschen Formel: $m + f$ (Eier) $\times$ $m + f$ (Samenfäden) $= mm + 2mf + ff$ ($m =$ männlicher, $f =$ weiblicher Charakter),

oder aber graphisch ausgedrückt nach dem Schema:

(Siehe das Schema Fig. 1 auf S. 992 oben.)

Und dies würde bedeuten, daß von der Nachkommenschaft der beiden heterozygoten Geschlechter ein Viertel reine Männchen, ein anderes Viertel reine Weibchen sein würde, wogegen zwei Viertel beide Geschlechter (potentialiter) enthalten würden.

Ueber das zutage tretende Geschlecht hätte im letzteren Falle dann die Dominanz zu entscheiden. Welche Faktoren diese letztere bestimmen, bleibt unbekannt, ebenso wird nicht die notwendige Annahme erklärt, daß ziemlich genau in der einen Hälfte dieser letzten zwei Viertel das männliche, in der

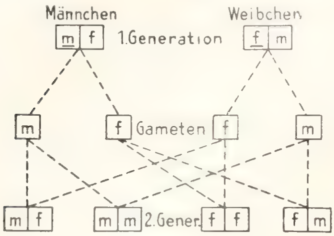


Fig. 1.

anderen das weibliche Geschlecht dominant wird. Eine fernere Schwierigkeit erhebt sich dadurch, daß ja nach der Voraussetzung eines heterozygoten Baues der Geschlechter geschlechtlich einheitliche (homozygote oder homogameet), entweder rein männliche (mm) oder rein weibliche (ff) Individuen, wie sie die Formel ergibt, gar nicht vorkommen dürfen. Man hat sich hier mit der Hilfshypothese geholfen, daß ein Ei, welches einen bestimmten Geschlechtscharakter trägt, sich eben nur mit einem Spermatozoon von entgegengesetztem Charakter vereinigen könne, wodurch von selbst die Kombinationen mm und ff in Wegfall kommen (selektive Befruchtung).

Man sieht, es bestehen hier mancherlei Schwierigkeiten, die kaum überwindlich sind. Besser den Tatsachen anpaßbar erscheint dagegen eine zweite Fassung dieser Gedankengänge, nämlich die, welche annimmt, daß nicht beide Geschlechter heterozygot sind, sondern daß nur das eine heterozygot, das andere dagegen homozygot ist. Zuerst begründete diese Auffassung Correns durch seine Versuche an Pflanzen (Bryonia), und zwar nahm er an, daß das weibliche Geschlecht in bezug auf seine Geschlechtsanlagen weiblich homozygot, das männliche dagegen heterozygot (männlich dominant + weiblich rezessiv) wäre. Diese Auffassung läßt sich durch folgendes Schema veranschaulichen:

(Siehe Fig. 2 nächste Spalte oben)

Man sieht, wie bei der Wiedervereinigung der gespaltenen Gameten in der zweiten Generation genau wieder der Zustand der ersten Generation hergestellt wird; andere Kombinationen sind im Gegensatz zu der Castleschen Auffassung nicht möglich und alle Schwierigkeiten der letzteren kommen so in Wegfall. Auch müssen beide Geschlechter in jeder Generation stets wieder

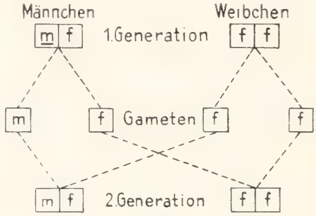


Fig. 2.

in ungefähr gleicher Zahl auftreten, was ja gleichfalls durchaus den Tatsachen entspricht.

Man kann aber diese Correns sche Auffassung auch umkehren und annehmen, wie es durch Bateson geschehen ist, daß das männliche Geschlecht männlich homozygot sei, das weibliche dagegen heterozygot (weiblich dominant + männlich rezessiv). Dann würde sich das Schema folgendermaßen gestalten:

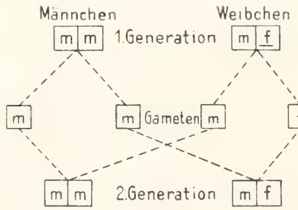


Fig. 3.

Es scheint, daß beide Formulierungen zu recht bestehen, daß man also bald die eine und bald die andere in Anwendung bringen muß. Wirklich sicher begründete Einwände sind bis jetzt gegen sie nicht vorgebracht, im Gegenteil, es haben die Untersuchungen über geschlechtsbegrenzte Vererbung eine wichtige Stütze für sie geliefert. Man versteht unter geschlechtsbegrenzter Vererbung die Erscheinung, daß der Modus der Vererbung eines bestimmten Merkmals von dem Geschlecht abhängig ist, daß die Erblichkeit im männlichen Geschlecht sich anders verhält als im weiblichen. In Verbindung mit dem Mendelschen Gesetz läßt sich dies dann ebenfalls durch die Annahme homo- und heterozygoter Geschlechter erklären.

5b) Die cytologischen Grundlagen. Ihre stärkste Stütze hat die Auffassung der Geschlechtsbestimmung als einer Vererbungserscheinung indessen erhalten durch das Auffinden der akzessorischen Chromosome, wie man die jetzt zu besprechenden Gebilde zuerst bezeichnete. Die Zellen jeder einzelnen Tier- oder Pflanzenart weisen eine konstante Zahl von Chromosomen auf, die bei jeder Teilung halbiert und zu gleichen Teilen in die Tochterzellen übergeführt werden. Vertiefte Erkenntnis hat dann zu der Annahme geführt, daß diese Chromosome einer tierischen oder pflanzlichen Zelle keineswegs alle derart gleichartig seien, wie sie sich gewöhnlich dem Auge darstellen, sondern daß jedes derselben eine besondere Struktur, einen besonderen Inhalt an Erbsubstanz, kurz eine besondere Individualität besitze. Und man konnte weiter wahrscheinlich machen, daß diese Chromosome von besonderer Individualität dann, wenn sie an Größe und Form sich überhaupt unterscheiden lassen, in Gruppen von je zwei gleichartigen auftreten. Dies mußte zum Verständnis des folgenden vorausgeschickt werden.

Die grundlegenden Tatsachen sind von E. B. Wilson an wanzenartigen Insekten festgestellt worden. Bei einem ersten Typus (vgl. nebenstehende Figur 4, I), zu dem die Gattung Nezara gehört, sind in den Geschlechtszellen 14 Chromosome vorhanden, die sich der Größe nach in 7 Paare anordnen lassen. Von diesen 7 Paaren nimmt aber das eine Paar gegenüber den übrigen eine Sonderstellung insofern ein, als es einmal das kleinste ist und dann sich bei dem Reifungsprozeß der Geschlechtszellen, während der sogenannten Synapsis, abweichend von den anderen verhält. Dieser Sonderstellung wegen gab man dem erwähnten Chromosomenpaar den Namen der Idiochromosomen oder auch der Heterochromosomen. Nach den Reifeteilungen werden infolge der damit verbundenen Halbierung der Chromosomenzahl alle Eizellen und alle Samenzellen 7 Chromosomen enthalten, 6 normale und 1 Idiochromosom.

Bei einem zweiten Typus (vgl. Figur 4, II) — es gehört hierher die Gattung Lygaeus — liegen die Verhältnisse im weiblichen Geschlecht genau ebenso wie bei Nezara, im männlichen Geschlecht dagegen ist eine Modifikation eingetreten, insofern die Samenmutterzellen zwar die 6 normalen Chromosomenpaare unverändert erhalten zeigen, das Idiochromosomenpaar dagegen eine Zerlegung in ein größeres und ein kleineres Idiochromosom erfahren hat. Wenn nun bei der letzten Reifeteilung eine Halbierung der Chromosomenzahl durch Spaltung der Chromosomenpaare stattfindet, so erhält notwendigerweise die eine Samenzelle das größere, die andere das kleinere Idiochromosom zugeteilt. Und damit ist eine Wesensverschiedenheit in dem Aufbau zweier Gruppen von Samenzellen gegeben.

Aber diese Differenzierung geht noch weiter. Bei einem dritten Typus (vgl. Figur 4, III) — ihm ist die Gattung Protenor zuzuzählen — ist im weiblichen Geschlecht wiederum alles wie bisher. Im männlichen Geschlecht begegnen wir ebenfalls wie bisher den 6 normalen Chromosomenpaaren, dagegen ist das Idiochromosomenpaar reduziert auf ein

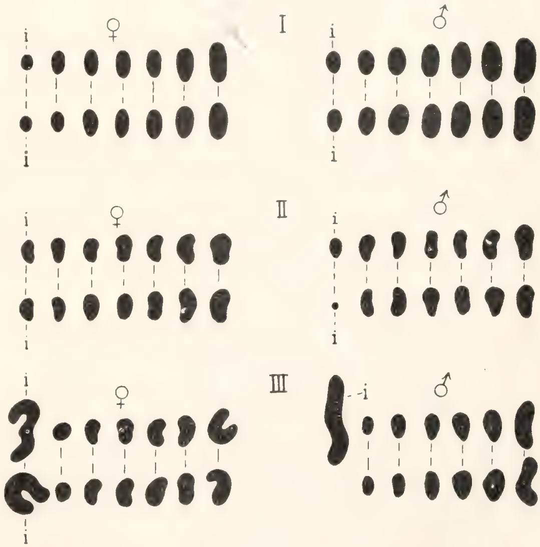


Fig. 4. Schematische Darstellung der Chromosomenverhältnisse in den Geschlechtszellen von Nezara (I), Lygaeus (II) und Protenor (III). i Idiochromosome. (Kombiniert nach E. B. Wilson, 1906.)

einziges Chromosom. Und zwar ist das größere Idiochromosom allein erhalten geblieben, das kleinere des Lygaeustypus dagegen vollständig geschwunden. Dieses unpaare Idiochromosom ist es, welches man früher als akzessorisches Chromosom beschrieb. Bei der letzten Reifeteilung wird es der einen der beiden Tochterzellen zugeteilt, und es besitzt also schließlich die eine Hälfte der ausgebildeten Samenfäden ein solches akzessorisches Chromosom, während die andere Hälfte eines entsprechenden Gebildes völlig entbehrt. Damit ist aber ein noch stärker ausgeprägter Dualismus im Aufbau der männlichen Samenzellen gegeben, als es beim Lygaeustypus der Fall war.

Sowohl beim Lygaeus- wie beim Protenortypus ist es also das männliche Geschlecht, welches zweierlei Keimzellen hervorbringt, und so ist es auch in allen den Fällen, wo sonst noch Idiochromosomen nachgewiesen sind. Eine einzige Ausnahme scheinen nur die Seeigel zu bilden, bei welchen das weibliche Geschlecht zweierlei, durch verschieden geformte Idiochromosome ausgezeichnete Keimzellen hervorbringt. Im übrigen sei noch bemerkt, daß der erste, der Nezaratypus, in seiner reinen Form selten zu sein scheint. Sogar bei Nezara selbst ist es zweifelhaft geworden, ob nicht doch kleine Unterschiede zwischen beiden Idiochromosomen bestehen. Dagegen scheint bei einigen Käfern, Schmetterlingen und Ohrwürmern dieser Typus verwirklicht zu sein. Der Lygaeustypus findet sich dann außer bei Hemipteren noch bei Coleopteren und Dipteren vor, dem Protenortypus gehören neben Hemipteren vor allem noch Orthopteren und Nematoden an. Im allgemeinen sind dann ferner akzessorische Chromosome noch gefunden worden bisher bei Echiniden, Myriopoden, Mollusken, Vögeln und Säugetieren.

5c) D i e A n w e n d u n g d e r c y t o l o g i s c h e n B e f u n d e a u f d i e a l l g e m e i n e n R e g e l n. Wenn wir die Seeigel bei Seite lassen, so werden auf Grund der vorstehenden Betrachtungen in jedem der drei Typen stets alle Eizellen dann, wenn ihre unreduzierte Chromosomenzahl n beträgt, nach der Reife $\frac{n}{2}$ Chromosome (einschließlich je eines Idiochromosoms) aufweisen. Für die Samenzellen gilt das gleiche aber nur für den ersten Typus, wo alle Samenzellen nach den Reifeteilungen ebenfalls $\frac{n}{2}$ Chromosome besitzen werden. Anders liegen dagegen die Verhältnisse hier bei den beiden übrigen Typen. Beim Lygaeustypus wird zwar zahlengemäß jede Samenzelle ebenfalls $\frac{n}{2}$ Chromosome aufweisen, aber in diesen $\frac{n}{2}$ Chromosomen ist entweder das größere (J) oder das kleinere (i) Idiochromosom enthalten; und beim Protenortypus endlich wird die eine Hälfte der Samenzellen, auf welche das unpaare Idiochromosom übergeht, zwar $\frac{n}{2}$ Chromosome besitzen, die andere Hälfte dagegen, welche desselben entbehrt, nur $\frac{n}{2} - 1$ Chromosome. Die Befruchtungsformeln würden also in den drei Fällen lauten:

1. Typus (Nezara): $$\text{Ei}\left(\frac{n}{2}\text{ inkl. J}\right)+\text{Samen}\left(\frac{n}{2}\text{ inkl. J}\right)=n\text{ inkl. 2J}=♀\text{ und }♂$$

2. Typus (Lygaeus): $$\text{Ei}\left(\frac{n}{2}\text{ inkl. J}\right)+\text{Samen}\left(\frac{n}{2}\text{ inkl. J}\right)=n\text{ inkl. 2J}=♀$$
$$\text{Ei}\left(\frac{n}{2}\text{ inkl. J}\right)+\text{Samen}\left(\frac{n}{2}\text{ inkl. i}\right)=n\text{ inkl. Ji}=♂$$

3. Typus (Protenor): $$\text{Ei}\left(\frac{n}{2}\text{ inkl. J}\right)+\text{Samen}\left(\frac{n}{2}\text{ inkl. J}\right)=n\text{ inkl. 2J}=♀$$
$$\text{Ei}\left(\frac{n}{2}\text{ inkl. J}\right)+\text{Samen}\left(\frac{n}{2}-\text{J}\right)=n-1=♂$$

Das heißt also: Im ersten Falle würden uns keinerlei äußere Merkmale für die Bestimmung zum einen oder anderen Geschlecht gegeben sein. Im zweiten und dritten Falle dagegen werden uns die jeweiligen Kombinationen der gleichgebauten Eizellen mit den verschieden strukturierten Samenzellen ohne weiteres das entstehende Geschlecht voraussagen lassen. Und zwar können wir uns über das Zusammenwirken der einzelnen Elemente eine ganz ähnliche Vorstellung machen, wie wir sie früher zur Erläuterung der Vererbung des Geschlechts im allgemeinen zu Hilfe nahmen (S. 992). Wir erhalten dann in Schematen, bei denen die hellen Ringe normale Chromosome,

die schwarzen Ovale und Punkte Idiochromosome darstellen mögen,

für den 2. Fall:

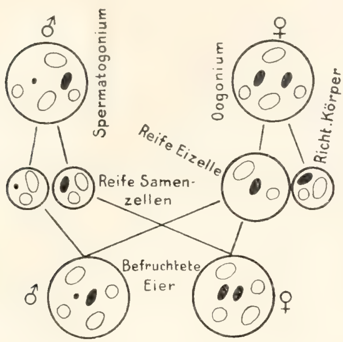


Fig. 5.

und für den 3. Fall:

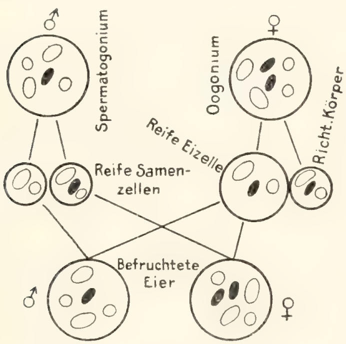


Fig. 6.

Wir sehen, daß wir statt ff nur den Besitz zweier gleicher Idiochromosome, statt mf im einen Fall J/i, im anderen J/—i zu setzen brauchen, und die Schemata decken sich.

Es scheint also in der Tat, als ob in diesen Idiochromosomen die morphologischen Grundlagen der geschlechtsbestimmenden Faktoren zu suchen seien, weshalb man sie wohl auch schon direkt als Geschlechtschromosome bezeichnet hat. Die Richtigkeit dieser Auffassung wird bestätigt durch cytologische Beobachtungen an Furchungs- und Blastodermzellen von Hemiptereneiern. Es gelang nämlich hier zweierlei Typen von Embryonen nachzuweisen, solche, die in ihren Kernen eine gerade, und solche, die eine ungerade Zahl von Chromosomen aufwiesen. So fand man beispielsweise bei Protenor einmal Embryonen, deren Zellen sämtlich 14 Chromosome aufwiesen, und daneben andere mit nur 13 Chromosomen. Es ist unzweifelhaft, daß erstere die Weibchen, letztere die Männchen repräsentieren, und damit erscheint eine Forderung der Theorie tatsächlich durch exakte Beobachtung dargetan (Morrill, Biological Bulletin, 1910).

Wie nun die Geschlechtschromosome im besonderen ihre Wirkung ausüben, darüber gehen die Ansichten recht sehr auseinander. Die sogenannte Qualitätshypothese geht von der Annahme aus, daß die Geschlechtschromosomen qualitativ verschieden sind, daß sie teils Männchenbestimmer, teils Weibchenbestimmer sind. Nehmen wir zur näheren Erläuterung den Protenortypus voraus. Das Geschlechtschromosom, welches sich hier als akzessorisches Chromosom nur im männlichen Geschlecht vorfindet, hat zweifellos eine mannbestimmende Tendenz. Da aber die Samenfäden, welche es nach der Reifeteilung enthalten, bei der Vereinigung mit Eizellen stets nur weibliche Individuen liefern, so bleibt allein die Annahme übrig, daß das Idiochromosom der Eizelle, mit welchem es bei der Befruchtung zusammentrifft, weibbestimmend sein muß, und zwar in dominantem Sinne. Es entstehen ferner dann, wenn Samenzellen ohne akzessorisches Chromosom Eizellen befruchten, stets nur Männchen; hier muß also das dem fehlenden Idiochromosom der Samenzelle entsprechende Idiochromosom der Eizelle mannbestimmende Tendenz in dominantem Sinne gegenüber der weiblich rezessiven Samenzelle haben. Und so zwingt diese ganze Interpretation zu der Annahme, daß, wie es zweierlei Arten von Samenfäden gibt, so auch zwei Arten von Eizellen, beide in ungefähr gleicher Zahl, zur Hälfte männlicher, zur anderen Hälfte weiblicher Tendenz. Im Lygaeustypus würden die Verhältnisse ähnlich liegen. Das größere Idiochromosom der Samenzellen wäre als Homologon des akzessorischen Chromosoms rezessiv mannbestimmend und würde als solches stets mit einem dominant weibbestimmenden Idiochromosom zusammenstoßen. Und andererseits wäre das kleinere Idiochromosom der Samenzelle rezessiv weibbestimmend gegenüber einem dominant mannbestimmenden Idiochromosom der Eizelle. Die Hauptschwierigkeit, welche dieser Qualitätshypothese entgegensteht, ist die notwendig damit verbundene Annahme, daß — um wieder den Protenortypus heranzuziehen — die mannbestimmenden Eizellen stets nur von Samenfäden,

welchen das akzessorische Chromosom fehlt, befruchtet werden dürfen, weibbestimmende Eizellen dagegen nur von solchen Samenzellen, denen es zukommt. Andernfalls müßte man Weibchen mit unpaarem Geschlechtschromosom und Männchen mit paarigem antreffen, was indessen nie der Fall ist. Es müßte also hier eine gegenseitige Auswahl der Geschlechtszellen bei der Befruchtung, eine selektive Befruchtung stattfinden.

Diese Schwierigkeiten haben zur gleichzeitigen Aufstellung einer zweiten Hypothese, der Quantitätshypothese, geführt. Es sollen die durch den abweichenden Besitz von Geschlechtschromosomen verschieden strukturierten Samenzellen nicht qualitativ, sondern quantitativ verschiedene Chromatinmassen in das Ei bei der Befruchtung hineinbringen; und größere Chromatinmengen sollen dann Weibchen, kleinere Männchen entstehen lassen. Es läßt sich diese Auffassung zur Erklärung vieler Tatsachen recht wohl verwerten.

Daneben besteht endlich noch eine dritte Hypothese, die Indexhypothese. Diese meint, daß die Geschlechtschromosomen als solche gar nicht die eigentlichen Ursachen der geschlechtlichen Differenzierung seien, sondern daß sie nur in irgendeiner Weise an das eine oder andere Geschlecht gebunden wären. Es entstehen zunächst aus unbekannten Ursachen männliche und weibliche Geschlechtszellen und mit diesen vereinigen sich dann die entsprechenden Geschlechtschromosome, so daß letztere gewissermaßen nur einen Index für die bereits vollzogene Geschlechtsbestimmung darstellen würden.

6. Die auf der Kernplasmarelation beruhende Geschlechtsbestimmungshypothese. Nach Richard Hertwig besteht für jede Zelle ein bestimmtes Massenverhältnis von Kern und Plasma, ausgedrückt durch den Quotienten $\frac{k}{p}$. Dieser Quotient kann entsprechend den wechselnden Funktionszuständen der Zelle starke Veränderungen erleiden, insofern bald der Kern, bald das Plasma eine Größenzunahme durch Wachstum erfährt. Nun besteht einer der augenfälligsten Unterschiede der Geschlechter in den extremen Differenzen der Massenverhältnisse von Kern und Plasma in Samen- bezw. Eizelle. Und zwar ist in der Samenzelle durch fast völligen Schwund des Plasmas der Quotient $\frac{k}{p}$ extrem vergrößert, bei der Eizelle durch enormes Wachstum des Plasmas sehr verkleinert. Geschlechtsbestimmend müssen also die Faktoren wirken, welche die betreffende Kernplasmarelation herbeiführen bezw. verändern können. Bei Fröschen beispielsweise liefern frühreife Eier deshalb vorwiegend Männchen, weil bei ihnen das Protoplasma noch keine genügende Ausbildung erfahren hat, mithin eine männliche Kernplasmarelation besteht. Auf der Höhe der Laichperiode zeigen die Eier dagegen eine weibliche Relation, es entstehen dann vorzugsweise Weibchen. Mancherlei Experimente und Tatsachen sind des ferneren für oder gegen die Theorie verwertet worden, ein einigermaßen abschließendes Urteil über ihre Berechtigung läßt sich zurzeit noch kaum gewinnen.

7. Die Geschlechtsbestimmung bei Tieren mit Generationswechsel. Es handelt sich hier zum Schlusse um eine Reihe von Tierformen, bei denen in geschlossenen Zyklen rein parthenogenetisch sich fortpflanzende, also rein weibliche Generationen abwechseln mit zweigeschlechtlichen. Es tritt hier zu dem Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen noch hinzu die Frage nach der Entstehungsursache dieser Zyklen. Es sind besonders drei Formengruppen, welche in intensiver Weise auf diese Probleme hin bearbeitet worden sind, die Rädertiere, die Daphniden und die Blattläuse.

7a) Die Rädertiere (Rotatoria). Aus dem befruchteten Dauerei entsteht hier, wenn wir im besonderen die am genauesten erforschten Verhältnisse von Hydatina senta zugrunde legen, stets ein Weibchen, welches sich parthenogenetisch fortpflanzt und wiederum, nunmehr aus dünnschaligen Eiern hervorkommende Weibchen erzeugt. Die neue Generation von Weibchen kann sich entweder parthenogenetisch vermehren und aus dünnschaligen Eiern Weibchen und Männchen hervorbringen oder dickschalige Eier erzeugen, die der Befruchtung bedürfen und zu Dauereiern werden. Diese verschiedenen Fortpflanzungsweisen verteilen sich auf zwei Stämme von Weibchen: die einen liefern auf parthenogenetischem Wege wieder nur Weibchen, die anderen erzeugen dann, wenn die Begattung ausbleibt, stets Männchen, dann aber, wenn die Begattung frühzeitig erfolgt, befruchtete und dickschalige Dauereier, die zu Weibchen werden. Jedes Weibchen dieser beiden Stämme vermag aber stets nur eine einzige Art dieser verschiedenen Eier zu erzeugen. Ob Männchen oder Weibchen entstehen, darüber entscheidet nach dem Gesagten also allein Ausbleiben oder Eintritt der Befruchtung, ganz wie bei der Honigbiene.

Das Auftreten des zweiten Stammes, der durch seine zunächst natürlich aus-

schließliche Männchenerzeugung die zweigeschlechtliche Generation einleitet, scheint weniger von äußeren Ursachen abhängig zu sein, wie man wohl zunächst annehmen durfte, als vielmehr in erster Linie durch innere Ursachen bedingt zu sein. Und diese letzteren beruhen wieder auf erblichen Eigenschaften einzelner Rassen mit verschiedengradigen sexuellen Tendenzen. Immerhin vermögen äußere Faktoren diese Tendenzen bis zu einem gewissen Grade zu beeinflussen, wobei neben Temperatureinflüssen hauptsächlich die Wirkung im Wasser gelöster chemischer Substanzen in Betracht zu ziehen ist.

7b) Die Daphniden. Bei diesen Krebstierchen wird eine kürzere oder längere Folge parthenogenetisch sich fortpflanzender, also rein weiblicher Generationen abgelöst von einer zweigeschlechtlichen, die aus Männchen und Weibchen besteht und Dauereier produziert. Zunächst nahm man auch hier an, daß äußere Faktoren diesen Wechsel der Generationen beeinflussen würden, und zwar sollten reichliche oder ungenügende Ernährung, Wärme und Kälte, chemische Beschaffenheit des Wassers, Trockenlegung des nur zeitweise feuchten Milieus es sein, welche teils die parthenogenetische, teils die zweigeschlechtliche Vermehrungsart begünstigten. Demgegenüber vertrat Weismann als erster die Auffassung, daß innere Ursachen diese Zyklen regelten, worin ihm dann die neueren experimentellen Untersuchungen im wesentlichen recht gegeben haben. Sowie eine bestimmte Zahl von Generationen aufeinander gefolgt ist, oder aber, nach einer anderen Auffassung, sowie eine gewisse Zeit seit der Produktion des letzten befruchteten Dauereies verstrichen ist, tritt die Produktion von Geschlechtstieren ein. Erst sekundär können dann auch hier äußere Faktoren (Temperatur, Nahrungsverhältnisse) den Verlauf dieser primär auf inneren Ursachen beruhenden Zyklen modifizieren.

7c) Die Blattläuse (Aphiden). Bei den Blattläusen folgt in ganz ähnlicher Weise wie bei den Daphniden auf eine größere Zahl parthenogenetischer Generationen eine zweigeschlechtliche, befruchtete Dauereier produzierende Generation. Nur ist hier der Jahreszyklus außerordentlich genau gewahrt, insofern im Frühjahr und Sommer nur parthenogenetisch sich fortpflanzende Weibchen anzutreffen sind, gegen den Herbst hin dagegen Geschlechtsformen auftreten. Es lag daher hier die Annahme ganz besonders nahe, daß Einflüsse der Temperatur wie der Ernährung von ausschlaggebendem Einfluß wären, indessen scheint nach neueren Untersuchungen die Festlegung der Zyklen auch hier in erster Linie aus inneren Ursachen heraus zu erfolgen.

Literatur. **W. Bateson**, *Mendels principles of heredity. Cambridge 1909.* — **J. Beard**, *The determination of sex in animal development. Zool. Jahrb. (Anatomie), Bd.* 16, *1902.* — **W. E. Castle**, *The heredity of sex. Bull. Mus. Harvard Coll., vol.* 40, *1903.* — **C. Correns**, *Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. Berlin 1907.* — **C. Düsing**, *Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Jen. Zeitschr. Naturwiss., Bd.* 17, *1884.* — **A. Greil**, *Richtlinien des Entwickelungs- und Vererbungsproblems, 2. Teil. Jena 1912.* — **J. Gross**, *Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung bei Insekten. Zool. Jahrb. (Allg. Zoologie), Bd.* 32, *1912.* — **S. Gutherz**, *Ueber den gegenwärtigen Stand der Heterochromosomenforschung. Sitzber. Gesell. naturf. Fr. Berlin 1911.* — **R. Hertwig**, *Ueber das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1905.* — **Derselbe**, *Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Verh. Deutsch. Zool. Gesellschaft, 1906 und 1907.* — **Derselbe**, *Ueber den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. Biol. Centralbl., Bd.* 32, *1912.* — **M. v. Lenhossek**, *Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.* — **Th. H. Morgan**, *Experimentelle Zoologie. Leipzig-Berlin 1909.* — **A. Russo**, *Studien über die Bestimmung des weiblichen Geschlechts. Jena 1909.* — **W. Schleip**, *Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergebn. u. Fortschr. der Zool., Bd.* 3, *1912 (Sehr ausführliche Zusammenfassung mit umfangreichem Literaturverzeichnis).* — **R. Schmaltz**, *Das Geschlechtsleben der Haussäugetiere. In: Lehrbuch tierärztlicher Geburtshilfe (C. Harms). Berlin 1899.* — **O. Schultze**, *Zur Frage von den geschlechtsbestimmenden Ursachen. Arch. mikrosk. Anat., Bd.* 63, *1903.* — **E. B. Wilson**, *Studies on chromosomes. Journ. experim. Zool., vol.* 2, 3, 6, *1905 bis 1909. Journ. of Morph., vol.* 22, *1911.* — **Derselbe**, *The sex chromosomes. Arch. mikrosk. Anat., Bd.* 77, *1911.*

J. Meisenheimer.

Geschlechtsorgane der Tiere.

1. Einleitung. Die Verteilung der Geschlechtsorgane auf die Individuen der Art. 2. Einteilung der Geschlechtsorgane. Die keimbereitenden Organe: a) der Wirbellosen; b) der Wirbeltiere. c) Biologisches. 3. Die Leitungswege: a) die männlichen; b) die weiblichen. 4. Die Begattungsorgane: a) beim Männchen: α) primäre, β) akzessorische; b) beim Weibchen: α) äußere, β) innere, γ) gesonderte Begattungsgänge. 5. Allgemeine Betrachtungen.

1. Einleitung. Für eine vergleichende Besprechung der Geschlechtsorgane der Tiere kommen nur die Metazoen in Betracht, da

die Protozoen keine Organe besitzen, sondern nur Organellen. Unter Geschlechtsorganen verstehen wir alle Organe des Metazoenkörpers, die der Produktion von Geschlechtszellen, Spermien und Eiern, dienen und deren Leitung an den Ort ihrer Bestimmung besorgen, er sei im eigenen Körper des Tieres, in dem eines anderen Individuums der Species, oder endlich in der Außenwelt gelegen. Mit dieser Funktion der Leitung der Genitalzellen kann auch der ihrer Aufbewahrung bis zu einem bestimmten Termin verbunden sein. — Organe, die weibliche Keimzellen, Eier, produzieren und leiten, heißen weibliche, solche die Spermien, männliche Keimzellen, liefern und ausführen, männliche Geschlechtsorgane. Männliche und weibliche Organe können in einem einzigen Individuum vereinigt sein (Zwittertum, Hermaphroditismus), oder sie sind auf getrennte männliche und weibliche Individuen der Art verteilt. Bei stockbildenden Tieren können die einzelnen Tierstöcke (z. B. Polypenstöcke) aus lauter männlichen oder weiblichen Tieren zusammengesetzt sein (Monöcie) oder beide Geschlechter in sich vereinigen (Diöcie).

Die Verteilung der Geschlechter auf die Individuen einer Species. Wir finden im Tierreich fast ebenso häufig Hermaphroditismus wie Geschlechtertrennung (Gonochorismus). Für die Verteilung der Geschlechtsorgane innerhalb größerer Abteilungen des Tierreiches, Klassen und Ordnungen, läßt sich keine bestimmte Regel aufstellen. Wir finden ganze Stämme, in denen der Gonochorismus zur fast ausnahmslos geltenden Regel geworden ist. Dahin gehören die Echinodermen, Arthropoden und Vertebraten; wenige Holothurienarten, einige hermaphroditische Krebse und von Wirbeltieren die Myxinoiden und Serranusarten bilden hier die Ausnahmen. Umgekehrt haben wir bei anderen Tiergruppen ganz überwiegend Hermaphroditismus festzustellen, so bei den Plathelminthen, Hirudineen, Chätognathen und Tunicaten. Wieder andere Klassen, wie die der Mollusken, zeigen in scheinbar bunter Regellosigkeit neben hermaphroditischen Formen (Lungenschnecken, Hinterkiemer, Pteropoden) andere Ordnungen, die getrenntgeschlechtlich sind (Prosobranchier, Heteropoden, Cephalopoden, Scaphopoden immer, Muscheln meist). Eine phylogenetische Erklärung für diese oft scheinbar willkürliche Verteilung der beiden Zustände läßt sich häufig nicht geben. In vielen Fällen ist wohl sicher der Gonochorismus erst aus dem Hermaphroditismus entstanden, so bei den wenigen getrenntgeschlechtlichen Plathelminthen, wahrscheinlich auch bei den Vertebraten, deren Vorfahren (Enteropneusten, Tunicaten) zwitterig sind. In solchen Fällen ist die Eingeschlechtlichkeit durch Unterdrückung des männlichen oder des weiblichen Anteiles eines Genitalapparates entstanden zu denken. Schwerer zu verstehen sind die Fälle, in denen in einer Klasse mit getrennten Geschlechtern plötzlich eine Gruppe mit Hermaphroditismus auftaucht, wie unter den Krebsen die Cirrhipedien und die parasitischen Asseln der Gattung Cymothoë. Vielleicht noch schwieriger ist die Tatsache zu erklären, daß gerade bei diesen hermaphroditischen Cirrhipedien zuweilen außer den Zwittern noch kleine „suppeditäre“ Männchen vorkommen, die wahrscheinlich aus reduzierten Zwittern entstanden sind.

Tierspecies, bei denen nur ein Geschlecht — es könnte naturgemäß nur das weibliche sein — vorkäme, kennen wir nicht. Wohl aber bildet bei einigen zu den Orthopteren gehörigen Insekten (der Locustide Saga serrata und mehreren Phasmiden oder Stabheuschrecken) das Vorkommen von Männchen eine außerordentliche Seltenheit, so daß hier fast nur weibliche Individuen vorkommen. Viele Generationen pflanzen sich rein parthenogenetisch fort, ohne daß irgendeine Schädigung der Art ersichtlich wäre. Doch dürfte es, solange noch Männchen dieser Arten gefunden werden — und das ist, wenn auch sehr selten, der Fall —, verfrüht sein, wie es vorgeschlagen worden ist, von einer „obligaten Thelytokie“ zu sprechen, und es dürfte kaum angängig sein, anzunehmen, daß sich bei diesen Arten eine völlige Unterdrückung des männlichen Geschlechtes anbahne.

2. Einteilung der Geschlechtsorgane. Die bereits besprochenen Aufgaben der Geschlechtsorgane bedingen eine Differenzierungsmöglichkeit in keimbereitende und keimleitende Organe. Mit diesen können etwaige Organe zur Aufbewahrung von Genitalprodukten und zur Ueberleitung männlicher Geschlechtszellen in ein anderes Individuum, Begattungsorgane, vereinigt sein. Indessen sind absolut notwendige Bestandteile jedes Geschlechtsapparates nur die keimbereitenden Stätten. Besondere Leitungswege sind zwar außerordentlich weit verbreitet und können sich wieder in eine große Anzahl von Unterorganen differenzieren, aber sehr häufig fehlen sie völlig. Das ist bei den primitivsten Metazoenformen sogar regelmäßig der Fall.

Die keimbereitenden Organe. Man nennt die Stellen im Metazoenkörper, die befähigt sind, Keimzellen zu produzieren, ganz allgemein Gonaden, auch wohl mit einem nicht immer berechtigten, und deshalb in dieser verallgemeinerten Bedeutung zu vermeidenden Ausdruck Keimdrüsen. Männliche Gonaden, d. h. solche,

die Spermien (Spermatozoen) produzieren, heißen Hoden (Testis, Testiculus), solche, die Eier hervorbringen, Eierstöcke (Ovarium), solche endlich, in denen beide Arten von Keimdrüsen reifen, Zwitterdrüsen. Solche gemischten Gonaden sind verhältnismäßig selten, weit häufiger besitzen auch zwitterige Organismen getrennte männliche und weibliche Gonaden.

2a) Die keimbereitenden Organe der Wirbellosen. Die Bezeichnung „Hode" und „Eierstock" kann eigentlich nur dann mit Recht auf eine Gonade angewandt werden, wenn sie ein zirkumskriptes, von den Geweben der Umgebung wohldifferenziertes Organ darstellt, was keineswegs bei allen vielzelligen Tieren der Fall ist. So ist es für die niedrigst organisierten aller Metazoen, die Spongien (Schwämme) charakteristisch (Fig. 1), daß an den verschiedensten Stellen des Körpers, stets aber in der inneren Schicht des Mesoektoderms, Keimzellen entstehen können, und zwar innerhalb jedes Spongienkörpers meist nur entweder männliche oder weibliche. Man spricht in solchen Fällen von diffusen Gonaden, obwohl eigentlich von einer Gonade als Organ erst dann die Rede sein kann, wenn sie eben nicht diffus, sondern lokalisiert ist. Die diffuse Schwammgonade kann immerhin einige Komplikationen erfahren. So können die Mesodermzellen in der Umgebung der Eizellen besonders differenziert sein.

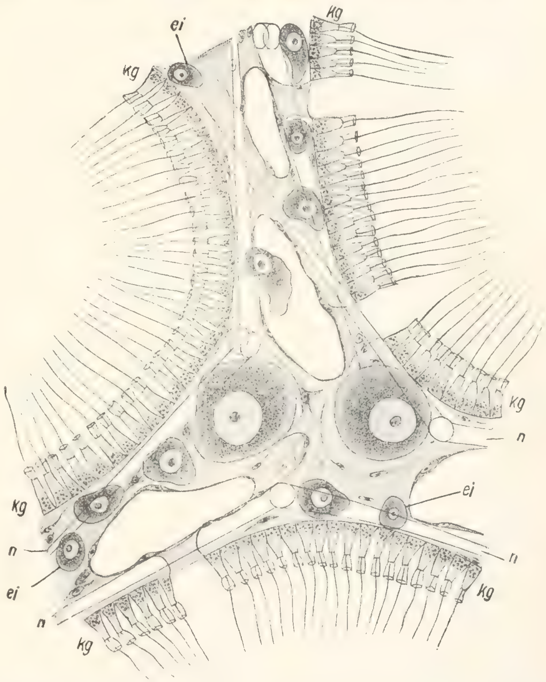


Fig. 1. Sycandra raphanus, Oocyten in verschiedenen Altersstufen. ei junge Oocyten, kg Kragengeißelzellen, n Nadeln. Nach F. E. Schulze. Aus Korschelt-Heider.

Phylogenetisch ist die diffuse wohl zweifellos als die Vorstufe der lokalisierten Gonade zu betrachten. Die Ausbildung einer solchen treffen wir in verschiedenen Graden bei den Hydrozoen unter den Cölenteraten an. Hier ist in sehr vielen Fällen das Vorkommen von Gonaden an die freischwimmenden Geschlechtstiere, die Hydromedusen, geknüpft. In zahlreichen anderen Fällen treten an deren Stelle die „sessilen Gonophoren" in den verschiedenen Graden ihrer Ausbildung, bei denen man oft verschiedener Meinung darüber sein kann, ob sie Vorstadien zu oder Rückbildungsstadien aus Medusen darstellen. In Hydra, dem nicht stockbildenden Süßwasserpolypen, haben wir eine Polypenform mit sehr einfach gebauten Gonaden in der Körperwand. Betrachten wir — gleichgültig, ob phylogenetisch mit Recht — Hydra hier als Ausgangspunkt, so haben wir ektodermale Gonaden, die in zwitteriger oder getrenntgeschlechtlicher Anordnung an einem Individuum vorkommen können.

Die Hoden sind brustwarzenartige Erhebungen in der Nähe des Mundpoles, unter deren Epitheldecke zahlreiche Spermien reifen (Fig. 2). Jedes Ovarium enthält nur ein zur Reife kommendes Ei, das — wie auch die Eier der Spongien — amöboid beweglich ist, und das durch Platzen der es überziehenden Epithelschicht frei wird. Die Ovarien sind regelmäßig mehr dem aboralen Körperpol genähert als die Hoden. — Zwei der eben angeführten Merkmale:

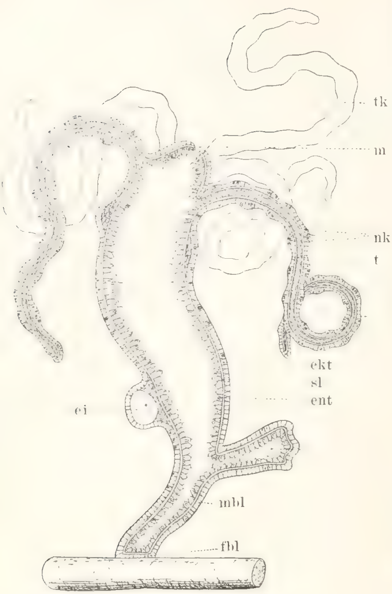


Fig. 2. Längsschnitt durch Hydra viridissima. ekt Ektoderm, ei Eizelle, ent Entoderm, fbl Fußblatt, m Mund, mbl Mauerblatt, nk Nesselkapseln, sl Stützlamelle, t Hode, tk Tentakel. Nach Kükenthal.

ektodermale Entstehung der Keimzellen und amöboide Beweglichkeit des Eies, finden sich auch bei anderen Hydrozoen, doch braucht hier, nach Weimanns Untersuchungen, der Ort der Ausreifung der Keimzellen nicht übereinzustimmen mit der Stelle ihrer ersten Entstehung. Das ist nur möglich durch eben jene amöboide Beweglichkeit der Eizellen, die ihnen Wanderungen durch den Tierkörper erlaubt. So kommt es, daß Eizellen von Hydrozoen sogar ins Entoderm gelangen können (Fig. 3). Diese Wanderungen werden auch von den männlichen Keimzellen in ihren Jugendstadien ausgeführt. Als der Ort, an dem die Gonaden der Hydromedusen oder der ihnen homologen Gonophoren liegen, haben wir die Außenwand des Magenstieles zu betrachten. Prinzipiell nach Art der Gonaden der Hydrozoen sind auch die der Siphonophoren gebaut, die ja nichts anderes als schwimmende Hydrozoenstaaten darstellen.

Schärfer lokalisiert, auf das Entoderm verlegt, sind die Gonaden der Scyphozoen, Anthozoen und Ctenophoren. Hier haben wir die Gonade bereits in einer Form ausgebildet, die uns auch bei den Bilateralien wieder begegnen wird, und die man als Flächengonade bezeichnen kann. Da die Gonaden entodermal sind, so müssen sie in der Wand des Gastrovaskularraumes liegen. Hier können sie, wie bei den Antho-

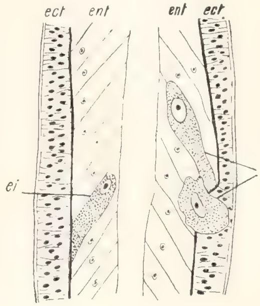


Fig. 3. Stück vom Stiel eines Seitenhydranthen von Eudendrium racemosum. Einwanderung der Keimzellen (ei) aus dem Ektoderm (ect) in das Entoderm (ent). Nach Weismann. Aus Korschelt-Heider.

zoen, in Form verdickter Stränge oder Bänder in die Darmhöhle hervorragen. Eine höhere Stufe der Ausbildung erlangen sie bei Scyphomedusen und bei Ctenophoren. Hier wird die flächenhafte Gonade durch konkave Einkrümmung ihrer keimerzeugenden Fläche zu einer Tasche, einem Sack mit einem Lumen, das von dem des Gastralraumes scharf abgekapselt wird. Bei den Ctenophoren sind es die Rippengefäße, deren Entodermauskleidung sich zu den sackförmigen Gonaden ausstülpt, von denen in dem hermaphroditischen Organismus die Hoden auf der einen, die Ovarien auf der anderen Seite jedes Rippengefäßes so angebracht sind, daß die Gonaden gleichen Geschlechtes einander zugekehrt sind. Bei den getrenntgeschlechtlichen Scyphozoen sind die großen Sackgonaden in der Vierzahl angeordnet, entsprechend der Vierstrahligkeit des Körpers.

Wenden wir uns der Besprechung der Gonaden der Bilateralien zu, so sind hier einige allgemeinere Bemerkungen vorauszuschicken: Die Gonaden sind immer lokalisiert, niemals diffus. Während bei den radiär gebauten höheren Cnidariern und bei Ctenophoren die Gonaden gleichfalls radiäre Anordnung aufweisen, ist bei den Bilateralien fast allgemein paariger Bau der Gonaden vorherrschend. Ausnahmen von dieser Regel können primär (Nematoden,

Akanthocephalen) oder sekundär (asymmetrische Gasteropoden, Echinodermen) entstanden sein. Bei den höchst entwickelten Formen verschiedener Stämme treffen wir oft ein Paar Gonaden an, doch sind sehr häufig auch mehrere Paare vorhanden, die bei metamer gebauten Tieren sich an dieser Metamerie beteiligen. Theoretisch besonders wichtig ist das multiple Auftreten paariger Gonaden bei Plathelminthen, deren Körper ungegliedert ist.

Bei den Plathelminthen (die Nemertinen sind hier nicht zu diesen gerechnet) stellen die Gonaden beiderlei Geschlechtes, die fast ausnahmslos in einem Individuum vereinigt sind, in der einfachsten Form bläschenförmige, hohle Gebilde dar, die in großer Zahl, symmetrisch angeordnet, durch das Körperparenchym verteilt sind. Diesen bläschenförmigen Charakter behalten insbesondere die Hoden bei, während die Ovarien meist weiteren Modifikationen unterliegen, von denen zum Teil später zu sprechen sein wird. Das, worauf es hier zunächst ankommt, ist die Tatsache, daß sich die Gonaden der Plathelminthen nicht ohne weiteres auf Flächengonaden zurückführen lassen, sondern als wohlumschriebener Typus sowohl von den Gonaden der Cölenteraten wie auch von denen der Anneliden wesentlich verschieden gebaut sind. Das ist deswegen wichtig, weil man gerade für die Platoden einen Anschluß an die beiden genannten Klassen gesucht hat, um so die Cölomtiere von Cölenteraten ableiten zu können. Nun finden sich bei den Ringelwürmern (Anneliden) echte Flächengonaden, die der epithelialen Auskleidung der Leibeshöhle, dem Peritoneum, aufsitzen. Es besteht eine theoretische Möglichkeit, sich die Flächengonaden der Anneliden aus Hohlgonaden von Plathelminthen entstanden zu denken; nimmt man an, daß in einer hohlen Gonade der größere Teil des die Wand bildenden Epithels die Fähigkeit verliert, zu Keimzellen zu werden, und wieder somatische Eigenschaften annimmt, so würde an Stelle der hohlen Gonade ein Körperhohlraum treten, der auf einem Teil seiner Epithelfläche Geschlechtszellen hervorbringt, der also eine Flächengonade tragen würde. Ein solcher Hohlraum könnte einem einzelnen Leibeshöhlensegment einer Körperseite bei einem Anneliden gleichgesetzt werden. Einen derartigen Standpunkt vertritt im wesentlichen die von Ed. Meyer, Lang u. a. verfochtene Gonocöltheorie, die also in der Leibeshöhle der Cölomaten ein Homologon des Gonadenhohlraumes der Platoden erblickt.

Die Gonaden der Plathelminthen weisen noch einige hier zu erörternde Besonderheiten auf. Zunächst können die zahlreichen verstreuten Gonadenbläschen beiderlei Geschlechts zu kompakten größeren Gonaden (die hier bereits den Namen „Keimdrüsen" verdienen) vereinigt werden. Eine zweite Eigentümlichkeit betrifft die weiblichen Gonaden. Schon bei den freilebenden Turbellarien beginnt innerhalb der Ovarien eine Differenzierung, die dahin gerichtet ist, daß von einem normalen, keimbereitenden Ova-

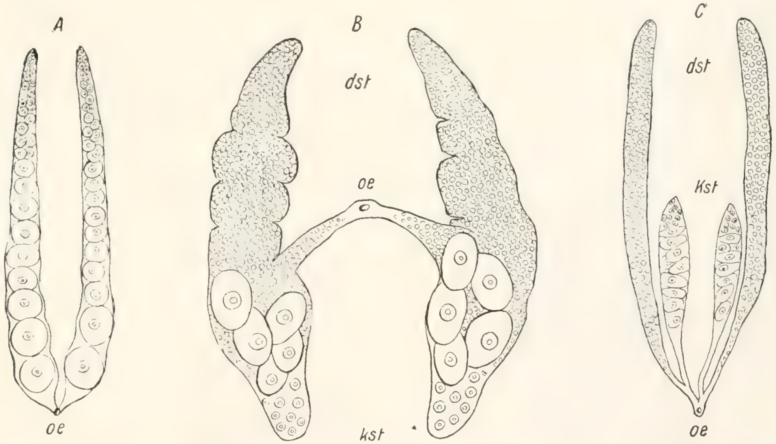


Fig. 4. Die weiblichen Geschlechtsorgane von Aphanostoma diversicolor (A), Cylindrostoma quadrioculatum (B) und Provortex balteus (C). A Ovarien, B Keimdotterstöcke, C Keim- und Dotterstöcke, dst Dotterstock, Kst Keimstock, oe Geschlechtsöffnung. Nach v. Graff. Aus Korschelt-Heider.

rialabschnitt ein zweiter abgeteilt wird, der abortive, mit Reservestoffen beladene Eizellen, die Dotterzellen, produziert, die den unverändert gebliebenen eigentlichen Eizellen während ihrer Entwickelung zur Ernährung dienen. Figur 4 zeigt uns drei Ovarien von Turbellarien, in denen sich schrittweise die Teilung in ein eigentliches Ovar, den Keimstock (Germarium) und den Dotterstock vollzieht.

Eine viel vorgeschrittenere Trennung zwischen beiden Organen findet sich bei den höchstentwickelten Turbellarien, dann aber besonders bei den parasitischen Platoden, den Trematoden und Cestoden, wo regelmäßig Keim- und Dotterstöcke sogar getrennte Ausführungsgänge erhalten. Dabei entfernt sich das Produkt der Dotterstöcke mehr und mehr von der Beschaffenheit normaler Eizellen, aus den stark dotterhaltigen Abortiveiern wird schließlich ein sekretartiges Dotterkonglomerat. Sowohl Keim- wie Dotterstöcke beider Körperseiten können zu einem unpaaren Gebilde verschmelzen.

Nicht wohl auf die Gonaden der Plathelminthen zurückführbar scheinen die der Rundwürmer oder Nematoden, die mit den Platoden den Mangel einer echten, epithelial ausgekleideten Leibeshöhle teilen. Hier haben wir einen wesentlich anderen Gonadentypus, den wir als den der Schlauch- oder Röhrengonade bezeichnen können. Der gesamte Genitalapparat besteht hier aus einem langen, in der Körperhöhle flottierenden, beim Männchen einfachen, beim Weibchen meist gegabelten Schlauch, dessen blinder Endabschnitt, der gegen die übrigen wenig scharf abgesetzt ist, als Gonade fungiert. Für die Gonaden beiderlei Geschlechts ist besonders charakteristisch ein axialer, syncytialer Strang, dem die heranreifenden Keimzellen ringsum angeheftet sind, und der ihnen als Ernährungsorgan dient, die Rhachis. Die gereiften Genitalprodukte werden frei und geraten in das Lumen des Genitalschlauches, der nun in seinen weiteren Abschnitten Leitungszwecken dient (Fig. 5).

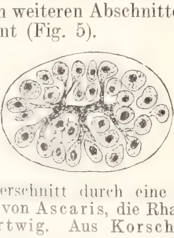


Fig. 5. Querschnitt durch eine der feinsten Hodenröhren von Ascaris, die Rhachis zeigend. Nach O. Hertwig. Aus Korschelt-Heider.

Ganz isoliert stehen die Gonaden der in manchen Punkten den Nematoden ähnelnden parasitischen Akanthocephalen dar, insbesondere bieten sie keine Anknüpfungspunkte an den eben besprochenen Typus. Vielmehr zeigen sowohl Hoden wie Ovarien große Eigentümlichkeiten. Die Hoden stellen ovale, zu zwei oder drei hintereinander in einem die Körperhöhle durchziehenden ligamentösen Strang gelegene drüsige Körper dar, die einen hohen Grad der Ausbildung aufweisen. Die Ovarien erleiden während ihrer Entwickelung insofern höchst eigenartige Veränderungen, als sie das erwähnte Ligament, den Ort ihrer Entstehung, verlassen und sich in einzelne frei in der Körperhöhle flottierende Ballen auflösen, die sogenannten fluktuierenden Ovarien. Jeder solche Ballen enthält neben reifenden oder reifen Eizellen indifferente, zum Teil vielleicht die Eier ernährende, somatische Zellen.

Wieder anders gestaltet sind die Gonaden der gleichfalls cölomlosen Nemertinen, die von vielen den Platoden zugezählt werden. Hier münden metamer angeordnete, in beiden Geschlechtern übereinstimmend gebaute, hohle Gonaden durch temporäre dorsale Oeffnungen ins Freie. Es ist fraglich, ob sich dieser Typus auf den der Platodengonade zurückführen läßt, zumal er eigentlich eine recht primitive Ausbildungsform darstellt.

Ausgesprochen sackförmige Gonaden finden sich bei den Rotatorien, wo sie beim Männchen immer, beim Weibchen meist unpaar sind, bei den wahrscheinlich zwitterigen Gastrotrichen und bei den Entoprokten. Für die phyletische Anschlußmöglichkeit dieser Formen fehlen bisher noch feste Anhaltspunkte, ebenso für das Verständnis der hier nur anhangsweise erwähnten, in einem Gegensatz zu den Gonaden aller sonstigen vielzelligen Tiere stehenden zentralen Genitalzellen der Orthonecetiden und Dicyemiden.

Nach einer bereits erwähnten Theorie würden die Gonaden der Tierformen, die in reinster Form ein echtes, gekammertes Cölom besitzen, der Anneliden, auf die Gonaden der Plathelminthen zurückführbar sein. In bestimmten Segmenten des Annelidenkörpers, den Geschlechtssegmenten, finden sich auf besonderen Stellen der Cölomwand Flächengonaden, die von einfachen Epithelverdickungen zu etwas komplizierteren Gebilden werden können, die aber eine prinzipielle große Einfachheit des Baues nie überschreiten, und die in beiden Geschlechtern den gleichen Bauplan aufweisen. Figur 6 zeigt ontogenetische Stadien in der Entwickelung der periodisch sich erneuernden Gonade eines Anneliden, die ebensogut vergleichend anatomische Bilder des Baues verschiedener Annelidengonaden sein könnten. Die gereiften Geschlechtszellen müssen hier in die Leibeshöhle fallen.

Die Größe des Raumes, den die Gonade innerhalb eines Genitalsegmentes auf dessen Leibeshöhlenwand beansprucht, kann schwanken. Wie die Figur zeigt, kann außerdem das somatische Cölomepithel zur Bildung einer Art von Kapsel der Gonade verwandt werden.

Wenn nun, wie es bei den Oligochäten der Fall ist, die Genitalorgane beim Erwerb

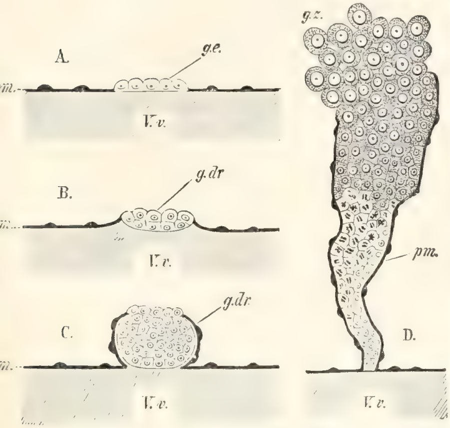


Fig. 6. Schema des Baues und der Entwickelung eines Ovariums von Amphitrite rubra. gdr Geschlechtsdrüse, ge Genitalepithel, gz in Loslösung begriffene Geschlechtszellen, pm Peritoneum, Vv Vas ventrale. Nach E. Meyer. Aus Korschelt-Heider.

terrestrischer Lebensweise (Lumbriciden) auf sehr wenige Segmente beschränkt, dabei aber mit komplizierten Leitungswegen versehen werden, so bleibt im wesentlichen ihr Bau unverändert. Andere Entwickelungswege schlagen die Gonaden der Hirudineen ein. Hier wird die Metamerie im höchsten Maße gewahrt, dagegen kapseln sich die Hohlräume der Gonaden vom völlig verengten eigentlichen Cölom vollständig ab und gewinnen ein kompliziertes System von Leitungswegen, wie es von dem gemeinen Blutegel her bekannt ist. Der Hermaphroditismus, der hier wie bei den Lumbriciden herrscht, trägt noch dazu bei, diese Kompliziertheit des Baues zu vergrößern.

In ganz anderer Weise durch Reduktion der Leibeshöhle beeinflußt sind die Gonaden der Mollusken. Bei allen anderen Annelidenabkömmlingen (Gephyreen, Prosopygier, Ektoprokten) läßt sich der echte Typus der Annelidengonade trotz eines Zusammenflusses der metameren Segmente deutlich erkennen. Bei den Mollusken ist diese Verschmelzung des Cöloms zu einem einheitlichen Ganzen, verbunden mit seiner Verkleinerung, noch viel weiter gegangen. Denken wir uns nun bei einer solchen Verkleinerung des Cöloms den fertilen Teil seiner Wand fast völlig von dem sterilen abgeschnürt, so bekommen wir eine hohle Gonade, die mit dem Cölom (im Falle der Mollusken dem Perikard) kommuniziert, und deren Genitalzellen noch immer das Cölom passieren können oder müssen, um ins Freie zu gelangen. Dieser theoretisch angenommene Fall findet sich bei den phyletischen Vorläufern der Mollusken, den Solenogastres, verwirklicht, er ist außerdem auch noch für einen Teil der Mollusken selbst bis zu einem gewissen Grade gültig. Bei der Mehrzahl dagegen verliert das fertile Cölom („der Hohlraum der Gonade") den Zusammenhang mit dem sterilen Teil der Leibeshöhle (der zum „Perikard" reduziert wird), und die Gonade muß nun selbständige Ausführungswege gewinnen. Die Gonaden der Mollusken sind wie die der Anneliden ursprünglich paarig, werden aber in vielen Fällen (die meisten Gasteropoden,, Cephalopoden) unpaar. Bei den zwitterigen Gastropoden ist die Gonade eine echte Zwitterdrüse, und zwar sind hier beiderlei Geschlechtsprodukte in ein und demselben Drüsenläppchen vereinigt. Zur Verhinderung von Selbstbefruchtung (die nur ganz vereinzelt bei Schnecken vorkommt) müssen die beiden Arten von Keimzellen zu verschiedenen Zeiten reif sein, und zwar sind es die Samenzellen zuerst (Fig. 7).

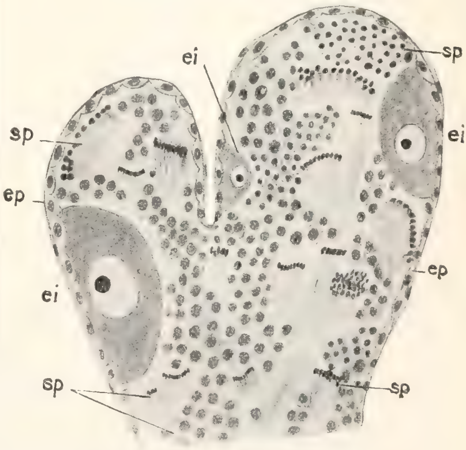


Fig. 7. Stück einer Zwitterdrüse von Helix. Im Durchschnitt. ei Oocyten, ep Keimepithel, sp verschiedene Reifungsstadien von Spermatozoen. Nach Korschelt-Heider.

Von der Gonade der Anneliden muß zweifellos die große Mannigfaltigkeit der Formen abzuleiten sein, die uns bei der der Arthropoden entgegentritt. Ueber das Wie dieser Ableitung vermögen wir indessen kaum Vermutungen aufzustellen. Ganz allgemein kann gesagt werden, daß die Gonaden der Arthropoden schlauch- oder röhrenförmig sind. Bei den Crustaceen ist meist ein Paar solcher Schläuche vorhanden, das an der Basis ganz bestimmter Extremitäten auszumünden pflegt. Diese Extremitäten gehören bei Männchen und Weibchen meist verschiedenen Paaren an. Die zwitterigen Cirrhipedien besitzen Hoden und Ovarien, ebenso die Cymothoiden, die protandrisch sind, unter den Asseln. Die Zahl der Gonadenschläuche kann auf jeder Körperseite vermehrt sein, so haben z. B. viele Asseln jederseits 6 Hodenschläuche.

Bei den Palaeostraken und Spinnentieren können die Gonaden, die an der Basis des Abdomens zu münden pflegen, ebenfalls als ein Paar verästelter Drüsenkörper auftreten, nur bei den ältesten terrestrischen Formen, bei denen die Metamerie des Körpers am meisten gewahrt ist, den Skorpionen, bilden die Gonaden ein weitverzweigtes Röhrenwerk. Hoden und Ovarien sind topographisch und anatomisch einander homolog. Bei Phalangiden kommt es zu einer Verschmelzung der Gonaden beider Körperseiten, auch ist hier die überraschende Tatsache festzustellen, daß in den Hoden der Männchen immer abortive Eier vorkommen (Anzeichen eines früher vorhandenen Hermaphroditismus?). Von denen der eigentlichen Spinnentiere abweichend gebaut sind die aus sehr langen Schläuchen bestehenden Gonaden der Linguatuliden, ferner auch die unpaaren Sackgonaden der wohl mit Unrecht oft in die Nähe der Spinnentiere gestellten Tardigraden. Bei den Pantopoden treffen wir lange, in die Extremitäten reichende Gonadenschläuche an.

Die Onychophoren besitzen ein Paar von Gonaden, während bei den Myriapoden, und zwar bei Diplopoden und Chilopoden, sehr häufig die Gonade in beiden Geschlechtern, oder nur beim Weibchen (Pauropoden) einen unpaaren Schlauch darstellt, der sich durch eine große Strecke des langen Körpers hinziehen kann.

Die Insekten endlich haben paarige Gonadenschläuche, die bei den Männchen zu einem äußerlich unpaaren Hoden verschmelzen können, aber auch dann bei der Präparation die paarige Anlage erkennen lassen. Charakteristisch für die Insektengonade ist ihre Verzweigung in mehrere, oft sehr viele, blindgeschlossene Röhren, besonders beim Ovarium, während jeder Hoden auch aus einem einzigen Blindschlauch bestehen kann. Oft sind die Hoden außerordentlich lebhaft bunt gefärbt und fallen dadurch bei der Präparation gleich in die Augen.

Bei den Echinodermen sind, wie bei allen Cölomtieren, die Gonaden mesodermaler Herkunft, und zwar ist es auch hier das Cölomepithel, das ihnen als erster Entstehungsort dient. Sie sind im allgemeinen radiär angeordnet, hängen durch das „Axialorgan“ noch bei mehreren Familien in erwachsenem Zustande mit dem Peritoneum zusammen, während bei anderen (Echinoiden, viele Crinoiden) dieser Zusammenhang gelöst ist. Bei den rein radiären, regulären Echinodermenformen sind auch die Genitalien radiär angeordnet, zu 5 Paaren. Doch wird mit dem strahligen Bau des gesamten Körpers auch der des Genitalsystems oft aufgegeben (Holothurien). Bei der Präparation imponieren die bei beiden Geschlechtern (die Echinodermen sind mit ganz wenigen Ausnahmen gonochoristisch) oft sehr ähnlichen Gonaden als traubige, drüsige Organe.

Einfache, weite, paarige Säcke oder Schläuche stellen die hermaphroditischen Gonaden der Chätognathen dar. In der Schwanzregion des Körpers liegen die Hoden, unmittelbar vor ihnen die Ovarien in je einem Paar. Entwickelungsgeschichtlich stammen die beiden Gonaden einer Körperhälfte aus einer Zelle, die, gleichzeitig mit den Mesodermanlagen, sich vom Grunde des Urdarmes sondert. — Die Enteropneusten besitzen metamer angeordnete Sackgonaden, die bei Balanoglossus und Cephalodiscus getrenntgeschlechtlich, bei Rhabdopleura zuweilen zwitterig angeordnet sind, Zwitterdrüsen kommen nicht vor.

Die ebenfalls nicht als Zwitterdrüsen ausgebildeten Gonaden der immer zwitterigen Tunicaten sind sackförmige Cölomderivate, die in der Magengegend liegen und drüsenartig, mit eigenen Ausführungsgängen, gestaltet sind. Sie sind stark verschieden von den Gonaden des Amphioxus (Fig. 8), die aus einem besonderen Abschnitt der Cölomwand, dem Gonotom, hervorgehen. Diese Stelle liegt im Ursegmentstiel, d. h. in dem später schwindenden Verbindungsstiel zwischen Myotom und Seitenplatte des Mesoderms. Die Gonaden von Amphioxus sind wie die von Balanoglossus metamer angeordnet, was im Hinblick auf die in nur einem Paar vorhandenen Gonaden der Tunicaten und cranioten Wirbeltiere bemerkenswert erscheint. Die bläschenförmigen einzelnen Gonaden entleeren periodisch ihre Produkte durch Platzen in den Peribranchialraum und zwar zunächst in

dessen dorsale, seitliche Ausbuchtungen. Die Tiere sind getrenntgeschlechtlich.

2b) Die keimbereitenden Organe der Wirbeltiere. Wesentlich anders gebaut sind die durch den Erwerb einheitlicher Leitungswege selbst einheitlich gewordenen, d. h. der Metamerie verlustig gegangenen Gonaden der eigentlichen Wirbeltiere. Ueberall

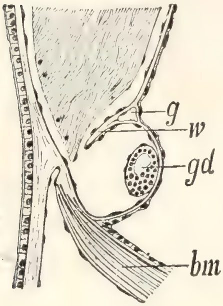


Fig. 8. Querschnitt der Gonade eines jungen Amphioxus. bm Ventraler Quermuskel, g Blutgefäß, gd Gonadenanlage, w Scheidewand zwischen Gono- und Nephrotomhöhle. Nach Boveri.

entstehen sie, wie bei Amphioxus, aus dem Gonotom des Mesoderms, und ihre ursprüngliche anatomische Lage im erwachsenen Tier ist beiderseits der Wirbelsäule auf dem parietalen Blatt des Bauchfelles, dicht vor dessen Uebergang in das viscerale Blatt. Insofern finden sich also bei den Vertebraten Uebereinstimmungen mit Wirbellosen (Anneliden), als bei beiden die Gonaden Wucherungen des Cölomepithels darstellen. In ganz verschiedener Weise aber gewinnen die Gonaden in beiden so weit voneinander entfernten Formkreisen Beziehungen zur Außenwelt. — Die Vertebraten sind fast durchweg getrenntgeschlechtlich. Nur bei Myxine unter den Cyclostomen kommt regelmäßig ein Hermaphroditismus mit Bildung einer Zwitterdrüse vor, der von den einen (Nansen) als Protandrie, von anderen (Schreiner) als Ueberwiegen des einen oder anderen Anteiles der Zwitterdrüse beim Männchen oder Weibchen aufgefaßt wird. Die Zwittergonade von Myxine ist in ihrem einen Abschnitt männlich, im anderen weiblich angelegt, außerdem kommen (ähnlich wie bei den Phalangiden unter den Spinnentieren) bei Amphibien und Fischen in normalen Hoden Eianlagen vor, die, außer bei den zu den Knochenfischen gehörigen Serranusarten, nicht zur Entwickelung kommen.

Die Gonade entsteht auf dem Peritoneum als Keimepithel, das bei Selachiern diffuser angelegt wird als bei den anderen Vertebraten. Es scheint erwiesen, daß bei vielen Wirbeltieren der definitive Ort der Gonade nur der Reifungsort, nicht der Sonderungsort der Keimzellen ist, die sich vielmehr schon viel früher von den somatischen Zellen differenzieren. Die Anlagen der Hoden und Ovarien sind im Anfang nicht zu unterscheiden, obwohl sie sich später in recht verschiedener Weise differenzieren. Die nächste Umgebung der Gonaden, das indifferente Bauchfellepithel, wird zur Bildung von Aufhängebändern der Gonaden herangezogen, die beim Männchen als Mesorchium, beim Weibchen als Mesovarium bezeichnet werden. Die Gonaden sind paarig, können aber durch Schwund auf einer Körperhälfte (Myxine, Ovarium der Vögel) oder durch Verwachsung (Petromyzon) unpaar werden. Im Hoden wie im Ovarium wachsen vom Keimepithel aus Stränge in die Tiefe der Gonade, die durch Wucherung ihrer bindegewebigen Unterlage ein festes Stroma erhält. Ursamenzellen und Ureizellen sind in den frühen Stadien der Strangbildung nicht zu unterscheiden, erst später differenzieren sie sich nach ihrer Eigenart. Ein frühes Stadium eines solchen Keimstranges im Ovarium eines Kaninchens zeigt Figur 9, ein entsprechendes Stadium im Hoden eines Selachiers Figur 10. Durch

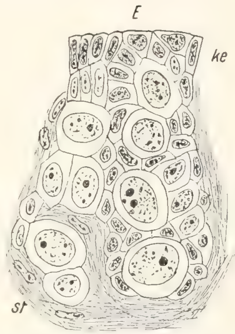


Fig. 9. Schnitt vom Ovarium eines neugeborenen Kaninchens. ke Keimepithel, st Stroma des Eierstocks. Nach Bühler. Aus Korschelt-Heider.

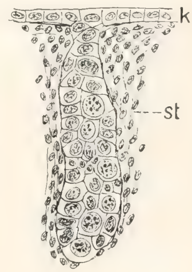


Fig. 10. Einwucherung des Keimepithels (ke) in das Stroma (st) des Hodens einer jungen Squatina. Nach Semper. Aus Korschelt-Heider.

das Auftreten bläschenförmiger Anschwellungen der Keimstränge im Ovarium können Eifollikel zustande kommen. Im Hoden werden aus den Keimsträngen die Tubuli seminiferi, die den Zweigen einer zusammengesetzten tubulösen Drüse entsprechen. Das Ovarium hat nie in dem Sinne drüsigen Bau wie der Hoden. Im einzelnen ist noch zu bemerken, daß bei den Cyclostomen die Gonaden durch langgestreckte Gestalt (hier sind noch Reste der verloren gegangenen Metamerie erkennbar) und durch ihr schon erwähntes Unpaarwerden ausgezeichnet sind. Der Cyclostomenhoden besitzt keine Ausführungsgänge, die Ovarien haben keine Follikel. Bei den Selachiern sind die Ovarien beider Körperseiten meist median am vorderen Ende verwachsen, bei einigen Rochenarten ist nur der linke Eierstock ausgebildet. Die Hoden dagegen sind immer paarig und stellen kompakte ovale Gebilde vor. Bei den Dipnoern ist die männliche Gonade auffallend gestreckt, bei den Ganoiden und Teleostiern sind es oft auch die Ovarien. Die der Knochenfische sind mit ihrer produzierenden Fläche nach innen konkav eingerollt, so daß ein relativ weites Lumen des Ovariums entsteht, durch das die Eier nach außen zur Genitalöffnung geleitet werden, ohne daß hier von der Bildung eines besonderen Leitungsorganes gesprochen werden könnte; höchstens ist das Peritoneum der Umgebung des Ovariums in Mitleidenschaft gezogen. Bei manchen Salmoniden dagegen sind die Ovarien massiv und besondere Leitungswege vorhanden. — Bei den Amphibien finden wir paarige, traubige Ovarien und bohnenförmige kompakte Hoden; beiderlei Gonaden schwellen zur Brunstzeit mächtig an, während sie sonst unscheinbar sind.

Die Reptilien haben paarige Genitalien, die sich in ihrer Gesamtform, wie übrigens auch die der Amphibien, stark nach der Körperform des Tieres richten. Während bei Schlangen und schlangenförmigen Eidechsen die Gonaden nicht nur außerordentlich langgestreckt, sondern auch in Anpassung an den ihnen zur Verfügung stehenden Raum so verschoben sind, daß eine Gonade vor der anderen liegen kann, sind bei den breiten, flachgedrückten Schildkröten die Gonaden gleichfalls in die Breite entwickelt und kompakter gebaut. Die Ovarien sind im Zustand der Reife durch das Anschwellen der dotterhaltigen Eier, die an die Oberfläche der Keimdrüse treten, traubenförmig gestaltet, die Hoden glatt, bohnenförmig bis zylindrisch. Bei der nahen Verwandtschaft der Vögel mit den übrigen Sauropsiden ist es nicht erstaunlich, daß auch die Vogelgonaden prinzipiell mit denen der Reptilien gleichgebaut sind. Doch ist im weiblichen Geschlecht auffallenderweise (es wird oft behauptet, in Anpassung an das Flugvermögen) regelmäßig nur der linke Eierstock vollkommen entwickelt, der andere zu einem unbedeutenden Rudiment geworden, das oft kaum mehr selbst als solches erkennbar ist. Die Hoden dagegen sind paarige, ovale am oralen Nierenpol liegende Körper. Außerordentlichen Schwankungen ist je nach dem Zustande der Ruhe oder Tätigkeit die Hodengröße unterworfen, in der Begattungszeit schwellen sie oft auf das zehnfache ihrer Größe im Ruhezustand an. Bei allen Sauropsiden sind die Gonaden an Aufhängebändern, Mesovarien und Mesorchien, an der Leibeshöhlenwand aufgehängt.

Bei den Säugetieren sind die stets paarigen Gonaden ursprünglich nach einem ähnlichen Plane, wie bei den Sauropsiden gebaut und an der Körperwand befestigt. Aber gerade bei dieser Klasse findet sich eine Reihe höchst auffälliger Besonderheiten an ihnen ausgebildet. Die niedersten Säugetiere, die Monotremen, zeigen darin eine eigentümliche Uebereinstimmung mit den bei Vögeln herrschenden Zuständen, daß beim Weibchen nur das linke Ovarium funktioniert, das rechte aber mehr oder minder verkümmert ist. Worin hier die Ursache für diese Erscheinung zu suchen ist, außer etwa in der bloßen Sauropsidenverwandtschaft, darüber lassen sich keine Vermutungen aufstellen. Bei allen anderen Säugern, den Beutlern und Placentaliern, sind beide Gonaden symmetrisch entwickelt. Die Ovarien sind bei Monotremen immer, bei Placentaliern selten traubig, in ihrer Oberfläche liegen die sprungreifen Graaffschen Follikel oder aber, nach deren Platzen, die Corpora lutea, von Blutgerinnseln oder Bindegewebe erfüllte Narben. Die Ovarien sind ursprünglich durch kurze Mesovarien an ihrer Entstehungsstätte, rechts und links der Wirbelsäule, angeheftet, rücken aber unter Verlängerung dieses Aufhängebandes im Embryonalleben mehr und mehr kaudalwärts, ein Vorgang, der als Descensus ovariorum bezeichnet wird. Er führt nie zu so tiefgreifenden Veränderungen in der topographischen Lage der Gonade, wie dies im männlichen Geschlecht bei den Säugern fast allgemein der Fall ist. Nur sehr wenige Säuger, wie die Monotremen und Elefanten, behalten die Hoden ungefähr an der ursprünglichen Lage (primäre Testicondie), bei anderen (Faultiere) machen die Hoden nur eine ähnlich geringe Wanderung durch wie die Ovarien der Weibchen. Bei der großen Mehrzahl der Säuger verlassen die Hoden die Bauchhöhle, um entweder temporär oder dauernd außerhalb ihrer in einer besonderen Tasche der Bauch-

haut, der paarigen Skrotaltasche zu liegen, in die mit dem Hoden noch eine Bauchfelltasche, Muskulatur der Bauchwand und ein Teil des sogenannten Leitbandes des Hodens, Gubernaculum testis s. hunteri eingestülpt werden. Wenn die beiden Skrotaltaschen gegen die Bauchhöhle völlig abgeschlossen werden, wobei ihr Verbindungsstiel mit dieser, der Processus vaginalis peritonei, obliteriert, so entsteht ein Skrotum, Hodensack, in dem ein abgekapseltes Stück der Peritonealhöhle mit parietalem und visceralem Blatt enthalten ist und das außen von einer Aussackung der allgemeinen Körperhaut überzogen ist. Figur 11

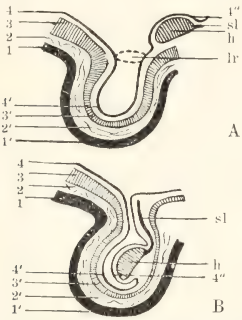


Fig. 11. Zwei Schemata zur Veranschaulichung des Descensus und der Bildung der Hüllen des Hodens. A. Der Hode in der Nähe des Leistenrings, B im Hodensack. 1 Bauchhaut, 1′ Scrotum, 2, 2′ Fascie, 3 Muskelschicht und Fascie, 3′ Tunica vaginalis communis Cremaster, 4 Bauchfell, 4′ parietales Blatt des Hodenbauchfelles, 4″ Bauchfellüberzug des Hodens, lr Leistenring, h Hode, sl Samenleiter. Nach O. Hertwig.

zeigt schematisch zwei Stadien des Eintritts des menschlichen Hodens in das Skrotum. Bei Huftieren, Raubtieren, Primaten ist ein Skrotum entwickelt, ebenso bei Beutlern, wo es vor der männlichen Geschlechtsöffnung liegt, dagegen zeigen viele Wassersäugetiere (Wale, Sirenen, Pinnipedier) die Erscheinung der sekundären Testicondie, d. h. die Hoden sind wieder in die Bauchhöhle zurückverlagert.

2c) Biologisches. In den Gonaden reifen die Geschlechtszellen als Epithelzellen der Keimdrüse. Die Spermien werden, da sie sehr kleine Elemente darstellen, nur sehr selten besonderer Ernährungsvorrichtungen bedürfen (Rhachis der Nematoden, Sertolische Zellen bei Säugetieren), während die großen, oft dotterreichen Eizellen häufig besondere Nährzellen zugeteilt bekommen. Solche Nährzellen können abortive Eizellen sein, wie solche nicht nur in den erwähnten Dotterstöcken der Platoden ausgebildet werden, sondern sich auch bei Krebsen, Insekten, Anneliden finden. Oder aber es werden indifferente, somatische Zellen aus der Umgebung der eigentlichen Eizellen zu Nährleistungen bei diesen herangezogen. Es können die Eizellen durch einen stielförmigen Fortsatz mit solchen Zellen verbunden sein, wie die Nematodenovogonien mit der Rhachis, oder es werden die Zellen der Eifollikel der Ovarien mit ernährenden Funktionen betraut. Bei den meisten Tieren ist die Tätigkeit der Gonaden an besondere Sexualperioden gebunden, außerhalb deren das Keimepithel unproduktiv, oft nicht von dem der Nachbarschaft zu unterscheiden ist, wenn die Gonade sonst keine zellulären Nebenapparate besitzt. Bei Tieren mit getrennten Geschlechtern hat die Gonade durch ihre bloße Anwesenheit im Körper einen wichtigen Einfluß auf dessen ganze Gestaltung, was experimentell durch den Eingriff der Kastration im Einzelfall kontrolliert werden kann. Der spezifisch männliche oder weibliche Habitus des Organismus wird durch die Anwesenheit der Keimdrüsen bedingt (vgl. im einzelnen Meisenheimer). Diese Tatsache beweist wiederum die bereits ausgesprochene Behauptung, daß die Gonaden den eigentlich essentiellen Teil des gesamten Geschlechtsapparates darstellen.

3. **Die Leitungswege.** Bei der Schilderung der einfachsten Gonaden niederer Metazoen mußte bereits darauf hingewiesen werden, daß hier oft die Gonade den ganzen Geschlechtsapparat darstellt, daß also Leitungswege vollkommen fehlen. So ist es bei den Hydrozoen unter den Cölenteraten. Aber schon bei manchen Spongien bleiben die befruchteten Eier (z. B. bei Oscarella lobularis) in erweiterten Abschnitten der Radialkanäle liegen und machen dort einen Teil ihrer Entwickelung durch. Damit werden diese Kanäle vorübergehend und nebenbei zu Leitungswegen und Aufbewahrungsorten für Geschlechtszellen. Auch bei den Cölenteraten, die entodermale Gonaden besitzen (Scypho-, Anthozoen, Ctenophoren) geraten die frei gewordenen Geschlechtsprodukte nicht gleich nach außen, sondern erst in den Gastralraum, der somit neben seiner sonstigen, verdauenden Tätigkeit auch die der Leitung der Sexualzellen versieht. Dazu kommt bei Actinien noch die Funktion der Aufbewahrung der Eier bis zur Ausbildung der Planulalarve. Einen ähnlichen, obwohl unter anderen morphologischen Bedingungen zustande gekommenen Fall zeigen uns viele Anneliden. Die Genitalzellen treten hier aus der peritonealen Flächengonade

aus und gelangen zunächst ins Cölom. Von da können sie (sowohl Eier wie Spermien) auf verschiedene Weise nach außen gelangen: im einfachsten Falle durch Platzen der Leibeswand, in anderen aber dadurch, daß die Exkretionsorgane (Nephridien) die für gewöhnlich die Funktion der Ausscheidung flüssiger Exkretstoffe haben, in den Genitalsegmenten temporär die Leitung der Geschlechtszellen übernehmen und somit aus reinen Nephrodukten zu Gononephrodukten werden, d. h. zu Wegen für Exkrete und Geschlechtszellen. Auf diese Art könnte man bereits bei Anneliden von einer Urogenitalverbindung reden, wie sie, bei viel größerer Komplikation der Leitungswege, für alle echten Vertebraten charakteristisch ist. Bei Amphioxus dagegen, dem Vorläufer dieses Tierstammes, ist es wieder ein ganz anderes Organ, nämlich der der Atmung dienende, mit dem Vorderdarm kommunizierende Peribranchialraum, der neben dem Atemwasser auch die Geschlechtszellen passieren läßt. Alle diese Beispiele zeigen, was für verschiedene Organe, die ursprünglich absolut nichts mit der Geschlechtsfunktion zu tun haben, doch sekundär mit ihr in Verbindung gebracht werden können. Wesentlich anders zu beurteilen sind Organe, die von vornherein ausschließlich zur Ausfuhr der Geschlechtsprodukte im Körper angelegt werden, wie z. B. die Geschlechtswege der Platoden, der Arthropoden und der meisten Mollusken.

Ganz allgemein werden weibliche Leitungswege als Eileiter oder Ovidukte, männliche als Samenleiter oder Vasa deferentia bezeichnet. An den Leitungswegen pflegen, sowie sie einen höheren Entwickelungsgrad erreichen, bestimmte Differenzierungen in einzelne Abschnitte aufzutreten, die, bei aller Verschiedenheit des morphologischen Ursprungs der Sexualwege, doch eine gewisse konvergente Uebereinstimmung ergeben. So kommt es, daß die Nomenklatur, die sich für die sexualen Leitungswege entwickelt hat, eine von der morphologischen Betrachtung unabhängige allgemeinere Bedeutung erlangt hat. Aus der Beschaffenheit der männlichen und weiblichen Sexualzellen ergibt sich, daß der Hode in viel höherem Maße für das Sperma einen unmittelbar an das Gonadenlumen anschließenden Leitungsweg nötig hat, als das Ovarium, wenigstens wenn es umfangreiche, stark dotterhaltige Eier produziert. So finden wir bei den meisten Wirbeltieren für das Sperma kontinuierliche Leitungswege, nicht aber für die Eier.

3a) Die männlichen Leitungswege. Das Vas deferens, der Leitungsweg für den Samen, kann paarig oder unpaar sein. Da wo aus zwei oder mehr Hoden Kanäle austreten, die sich dann zu einem gemeinsamen Leitungsweg für das Sperma vereinigen, bezeichnet man erst diesen als Vas deferens, die ersterwähnten paarigen Kanäle dagegen als Vasa efferentia. Ein Vas deferens fehlt völlig bei den Spongien, Cölenteraten, Nemertinen, polychäten Anneliden: Ueberraschend reich entwickelt sind die Leitungswege bei den Plathelminthen, wo der eben erwähnte Fall des Zusammenschlusses mehrerer Vasa efferentia zum Vas deferens eintritt. Bei den Arthropoden, Mollusken und Tunicaten ist ein Vas deferens vorhanden, bei den Gastropoden mit Zwitterdrüse wenigstens der periphere Teil der Leitungswege in Vas deferens und Ovidukt gespalten. Ganz besonders eigentümlich liegen die Dinge bei den Wirbeltieren: hier werden die Leitungswege für das Sperma in den allermeisten Fällen durch die sogenannte Urogenitalverbindung hergestellt. Mit der embryonalen männlichen Gonade treten Kanäle eines Exkretionsorganes, der Urniere, in Verbindung, die bei den niederen Wirbeltieren zeitlebens, bei den Amnioten dagegen nur während der Embryonalentwickelung funktioniert. Je nach der Dauer dieser Tätigkeit der Urniere wird entweder ein Teil von ihr (die Geschlechtsniere, z. B. der männlichen Amphibien) oder die gesamte Urniere (bei den Amnioten) zu dieser Sexualverbindung benutzt. Ebenso wird der Ausführungsgang der Urniere, der Urnieren- oder Wolffsche Gang, nur bei den Amnioten zum ausschließlichen Samenleiter, bei den Anamniern dient er gleichzeitig als Harnleiter. Die quer verlaufenden Urnierenkanälchen treten als Vasa efferentia mit den Samenkanälchen des Hodens in Verbindung und zwar findet diese Vereinigung im Corpus Highmori des Hodens (bei den höheren Formen) statt. Die Vasa efferentia fließen zum Vas deferens zusammen, das bei den meisten Vertebraten jederseits in den Enddarm, bei den höheren Säugern in einen besonderen Sinus urogenitalis masculinus mündet. Dabei wird das Endstück des Vas deferens, das auf dem Colliculus seminalis am Blasengrunde in den Sinus urogenitalis eintritt, als Ductus ejaculatorius bezeichnet, eine Benennung, die auch für das oft modifizierte, z. B. mit Muskulatur ausgestattete Ende des Vas deferens bei Wirbellosen (so bei Plathelminthen) angewandt wird. Da, wo sich bei Säugetieren ein Descensus testiculorum findet, muß das Vas deferens die Bauchdecken schräg durchsetzen. Auf seinem Wege vom Hoden bis zu dieser Durchbruchsstelle ist es von Muskeln, Blutgefäßen und Nerven umgeben; dieser gesamte Komplex wird als Funiculus

seminalis s. spermaticus, Samenstrang, bezeichnet.

Die Gesamtheit der Urnierenkanälchen, die die Verbindung zwischen dem Hoden und dem Vas deferens herstellen, wird als Nebenhoden, Epididymis bezeichnet. Auch dieser Name ist mit geringem Recht in die Anatomie der Wirbellosen übergegangen. Für manche Säugetiere (Beutler, v. d. Broek) wird übrigens der Ursprung der Nebenhodenkanäle aus der Urniere bestritten. Andere Urnierenkanälchen, die den Anschluß an den Hoden nicht erreichten, bleiben in rudimentärem Zustand als Giraldès'sches Organ, Paradidymis, und als gestielte Morgagnische Hydatide bestehen.

Das Vas deferens kann ohne besondere Komplikationen auf der Körperoberfläche eines Tieres, oder, wie bei den Wirbeltieren, in einen anderen Körperhohlraum münden, oder endlich durch Vermittelung besonderer Organe, der später zu besprechenden Begattungsorgane. In seinem Verlaufe erfährt es meist eine Ausstattung mit Nebenapparaten, die darauf beruht, daß das Sperma sehr häufig in dem Zustand, in dem es den Hoden verläßt, nicht geeignet ist, an seinen Bestimmungsort transportiert zu werden. Es bedarf vielmehr sehr oft einer Beimischung von Sekreten, die ein Medium liefern, in dem die Spermien lange lebensfähig bleiben, und das als „Sperma", Samenflüssigkeit, den männlichen Körper verläßt. Die Einrichtungen, die hierzu dienen, sind die akzessorischen Drüsen, deren Nomenklatur wiederum meist aus der Wirbeltieranatomie genommen ist. Betrachten wir die männlichen Geschlechtswege beim Menschen, so haben wir am Vas deferens Drüsenbildungen, die als Glandulae vesicales, Glandulae vasis deferentis, fälschlich auch als Vesiculae seminales bezeichnet werden. Es handelt sich bei ihnen keinesfalls, wie der letzte Name sagt, um Samenblasen, d. h. Behälter, in denen das Sperma bis zu seiner Ejakulation aufbewahrt würde, sondern um richtige Drüsen, deren Sekret bei vielen Nagern als besonderer gerinnender Pfropf, bouchon vaginal, ausgeschieden wird. Weiter ist von Drüsen die am Blasengrunde liegende Prostata, Vorsteherdrüse, auch Glandula prostatica, zu erwähnen, die ein sehr wesentliches Quantum der im ejakulierten Samen enthaltenen Flüssigkeit liefert. Es können noch von größeren Drüsen die Cowperschen Drüsen dazu kommen, die, wie auch die kleinen Littréschen Drüsen bereits zweifellos dem Sinus urogenitalis angehören. Von diesen Bezeichnungen ist der Ausdruck „Prostata" für allerlei unter sich recht verschiedenwertige Drüsenbildungen am Vas deferens bei Evertebraten übergegangen. Außerordentlich komplizierte drüsige Organe sind da vorhanden, wo das Sperma der Männchen nicht in flüssiger Form, sondern in Gestalt von Spermatophoren, d. h. von mehr oder weniger festen, geformten Körpern abgegeben wird. Während also bei vielen Tieren die akzessorischen männlichen Drüsen den Zweck der Verflüssigung des Spermas haben, bewirken die hier erwähnten das gerade Gegenteil. Die am vollkommensten organisierten Spermaphoren mit Spermabehältern, oft auch mit Austreibungsmechanismen, finden sich bei den Tritonen unter den Wirbeltieren, dann bei Cephalopoden, Onychophoren und Egeln (Fig. 12), außerdem unter den Insekten

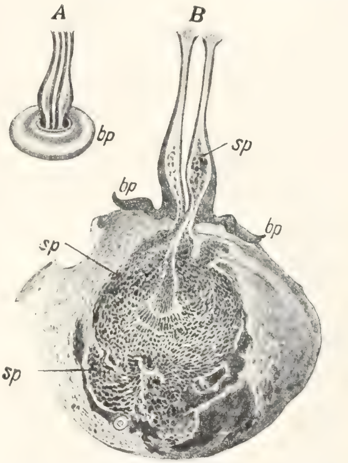


Fig. 12. Spermatophore von Nephelis. A isoliert, B dem Körper aufsitzend, bp Basalplatte, sp Sperma. Nach Brandes. Aus Korschelt-Heider.

bei Käfern (Dytiscus, Blunck), Grylliden und besonders bei Locustiden, bei denen vielleicht die voluminösesten Spermatophoren im Tierreich vorkommen, die seltsamerweise nach ihrer Entleerung ganz oder teilweise vom Weibchen gefressen werden. Einfacher gestaltet sind die Spermatophoren vieler anderer Insekten, auch die der meisten Crustaceen, sowie der Lungenschnecken.

3b) Die weiblichen Leitungswege. Die weiblichen Leitungswege werden ganz allgemein als Eileiter, Ovidukte, bezeichnet. Bei Cölenteraten, vielen Anneliden, Nemertinen usw. kann von eigentlichen Ovidukten nicht die Rede sein, außer da, wo Nephrodukte zu reinen Gonodukten umgewandelt sind. Bei Nematoden, Arthro-

poden, Mollusken und Tunicaten schließt sich der Leitungsweg für die Eier unmittelbar dem Gonadenlumen an, bei Wirbeltieren ist dies meist nicht der Fall, vielmehr findet sich nur in seltenen Fällen ein kontinuierlicher Leitungsweg für die Eier aus dem Ovarium heraus, wie bei den Knochenfischen, bei denen aber von einem eigentlichen Ovidukt morphologisch kaum gesprochen werden kann. Sonst wird das aus dem Ovarium in die Leibeshöhle ausgetretene Ei von einem besonderen Gang aufgenommen, der, im embryonalen Leben angelegt, nur bei dem Weibchen zu einem dauernd tätigen Gebilde wird. Es ist dies der Müllersche Gang, der parallel zum Urnierengang, nach einer Auffassung als eine Abspaltung von ihm entstanden, verläuft. Beim männlichen Tier schwindet der Müllersche Gang bis auf einen unbedeutenden Rest, die ungestielte Hydatide des Nebenhodens, völlig. Außerdem erhält sich als Rest der Müllerschen Gänge bei manchen Säugern, so dem Biber, dem Braunfisch (Phocaena) der Uterus masculinus (Vesicula prostatica), der in der Prostatagegend in den Sinus urogenitalis mündet. Ein gleichnamiges Gebilde beim Kaninchen wird neuerdings als drüsiges Organ (Rauther) aufgefaßt. Dafür fällt im weiblichen Geschlecht der Urnierengang und die Urniere einem fast völligen Schwunde anheim, und es erhalten sich nur als Urnierenrest der Nebeneierstock, Epoophoron oder Parovarium, und das Paroophoron, als Rest des Urnierenganges der Gartnersche Kanal im Peritonealüberzug der Geschlechtsorgane. Dafür treten die Müllerschen Gänge als paarige Eileiter in Funktion, und sie erleiden in ihrem Verlaufe besondere Differenzierungen, die sich, als reine Konvergenzerscheinung, auch bei anderen, wirbellosen Tieren in analoger Weise wiederfinden können, so daß auch hier die von der Wirbeltieranatomie abgeleitete Nomenklatur eine allgemeinere Verbreitung bekommen hat.

Diese Differenzierung kommt hauptsächlich dadurch zustande, daß sich innerhalb des Eileiters ein Raum besonders ausbildet, der das sich entwickelnde, oder auch das legereife Ei eine Zeitlang aufbewahrt. Solche Bildungen werden als Uterus bezeichnet, im Gegensatz zu dem Eileiter im engeren Sinne, der das Ei vom Ovarium zum Uterus führt. Außerdem kann, wie der männliche, so auch der weibliche Genitaltrakt mit drüsigen Apparaten ausgestattet sein, die hier naturgemäß einem wesentlich anderen Zweck dienen als dort, nämlich dem, das Ei mit verschiedenen, weichen oder festen Hüllen zu umgeben. An den als Uterus bezeichneten Teil schließt sich im allgemeinen die nach außen führende Scheide oder Vagina an, die meist eine zweifache Funktion hat: die, das Ei (oder das Junge) vom Uterus nach außen gelangen zu lassen und außerdem die, dem Sperma Eintritt zu gewähren. Die Anhangsgebilde der Vagina, die dieser zweiten Funktion ihre Entstehung verdanken, sollen bei den Begattungsorganen besprochen werden, hier ist nur von den Gebilden die Rede, die mit der Leitungsfunktion der Vagina etwas zu tun haben.

Es würden somit Ovidukt s. str., Uterus und Vagina die Differenzierungsgebiete des weiblichen Genitaltraktus darstellen. Die eigentlichen Eileiter werden naturgemäß da komplizierter, wo die Eierstöcke in Keim- und Dotterstöcke differenziert sind. Hier werden besondere Keim- und Dottergänge unterschieden, wie es bei der Mehrzahl der Plathelminthen der Fall ist. Ueberhaupt werden, ganz entsprechend der Vereinigung mehrerer Vasa efferentia zu einem Vas deferens, mehrere Gänge, die Eiergänge, sich zu einem einheitlichen Ovidukt, dem Eileiter, da vereinigen können, wo die Eierstöcke in einem oder mehreren Paaren auftreten. Andererseits können die Ovidukte paarig bleiben und getrennt in zwei Geschlechtsöffnungen nach außen münden. Die Eileiter stellen durchweg röhrenförmige Gebilde dar, über ihre allgemeine histologische Struktur läßt sich eigentlich nur sagen, daß sie immer epithelial ausgekleidet sind, zuweilen mit Flimmerepithel. Bei den Wirbeltieren wird im einfachsten Falle der bereits erwähnte Müllersche Gang in ganzer Länge zum Ovidukt oder der Tube (Tuba Fallopii s. uterina der Säugetieranatomie). Sein kraniales Ende bleibt offen zur Aufnahme des Eies, das aus dem Ovarium ins Cölom entleert wurde. Bei einigen Ganoiden (Amia) und bei manchen Säugetieren (Muriden, Lutra) ist der Peritonealüberzug der Tube, Mesosalpinx genannt, zu einer völlig geschlossenen Tasche um das Ovarium, Bursa ovarica, geworden, bei anderen Säugern (Caniden) ist die Abkapselung dieses Raumes nicht vollständig, und er kommuniziert noch mit der Bauchhöhle. Im einfachsten Falle stellen die Müllerschen Gänge zwei annähernd parallele Kanäle dar, die mit Mesenterialfalten an der Dorsalwand der Bauchhöhle beiderseits von der Wirbelsäule befestigt sind. Sie bleiben bei der Mehrzahl der Wirbeltiere unvereinigt, bei Selachiern verwachsen ihre offenen kranialen Enden, die Ostien der Müllerschen Gänge (bei Säugern Ostium abdominale tubae), zu einem einzigen Schlitz. Bei den lebendiggebärenden Haien ist ein auch bei den eierlegenden Selachiern schon vorhandener, dort zur Bildung des beschalten, legereifen Eies dienender, erweiterter Abschnitt des Eileiters als Uterus ausgebildet,

und in ihm findet während der Entwickelung des Eies eine ziemlich enge Verbindung zwischen kindlichen und mütterlichen Blutgefäßen statt. Die erwähnte Schale des Eies der oviparen Arten wird von einer besonderen Drüse, der Schalendrüse, geliefert. Bei Amphibien sind die Ovidukte im unteren Teil besonders bei den Anuren (Fröschen und Kröten) stark erweitert. Sie liegen hier stark gewunden (bei Schwanzlurchen gestreckter) in der Bauchhöhle, und zu ihren Ostien führen in der Brunstzeit besondere Streifen von Flimmerepithel, die die Eier in die Tuben hineinleiten. Bei Reptilien sind die paarigen Ovidukte, die getrennt in die Kloake münden, mit Eiweiß- und Schalendrüsen versehen, ebenso bei den Vögeln, wo aber nur der linke Ovidukt entwickelt ist, und wo er außerdem in seiner kaudalen Partie zu einem sogenannten Uterus erweitert ist, in dem das Ei völlig erhärtet bis zur Ablage. Bei den Monotremen unter den Säugern sind die Verhältnisse denen bei den Vögeln ziemlich gleich, nur ist hier der rechte Ovidukt, obwohl nicht funktionierend, vorhanden. Auch hier münden beide Ovidukte getrennt in die Kloake, ihr Endteil wird auch hier als Uterus bezeichnet. Doch tritt eine wesentliche Komplikation gegenüber den Sauropsiden ein. Hier wird nämlich den bisher beschriebenen Teilen des Genitaltraktes noch ein weiterer, distaler Abschnitt dadurch hinzugefügt, daß die beiden beim Männchen schon in ihren zentralen Teilen so innig verbundenen Systeme der Fortpflanzung und der Exkretion auch hier, in ihren distalen Partien, eine enge Vereinigung eingehen, die zur Bildung des weiblichen Sinus urogenitalis führt. Die Grenze des Sinus urogenitalis, der stets unpaar ist, gegen die zunächst paarigen Abschnitte der Müllerschen Gänge wird durch die Einmündung der Harnblase angegeben. Der Sinus urogenitalis kann mit dem Enddarm bei weiblichen Beutlern noch zu einer allerdings sehr oberflächlichen Kloake vereinigt sein. Bei allen Beutlern sind die distalen Partien der Müllerschen Gänge, die Scheiden, paarig (daher der Name Didelphia), doch können sie an der Grenze gegen die Uteri verschmolzen sein und von da aus einen unpaaren Scheidenblindsack kaudal entsenden, der bei einigen Känguruharten als „dritte Vagina" beim Geburtsakte in den Sinus urogenitalis durchbrechen kann. Die Uteri sind spindelförmige, muskulöse Anschwellungen, die scharf gegen die dünnen, oft geschlängelten, mit weitem Ostium mündenden Eileiter abgesetzt sind. Sehr ausgeprägt sind die bei den Monotremen und Walen fehlenden, das Ostium umgebenden Fransen, die Fimbriae tubae, von denen eine, die Fimbria ovarica, zum Eierstock hinzieht. Bei allen Säugetieren, die die Organisationshöhe der Beutler überschreiten, findet sich nicht nur der Sinus urogenitalis, sondern auch die Vagina als unpaarer Kanal, so daß also im Vaginalabschnitt eine völlige Verschmelzung der Müllerschen Gänge stattgefunden hat. Ist innerhalb dieses Abschnittes die Verschmelzung allgemein, so ist wenigstens eine Tendenz zu ihr auch in dem Uterusabschnitte der Müllerschen Gänge vorhanden, die im allgemeinen mit der Gesamtentwickelung der in Betracht kommenden Säugetiergruppe fortschreitet. So kommt es zu Uterusformen, die als Uterus duplex mit zwei getrennten Mündungen in die Vagina, als Uterus bipartitus, bicornis und schließlich, bei vollständiger Verschmelzung der beiden Uteri als Uterus simplex (bei Fledermäusen, manchen Edentaten, den katarrhinen Affen und dem Menschen) bekannt sind. Die Verwachsung beider Müllerschen Gänge hat kopfwärts eine ganz bestimmte, nie überschrittene Grenze, von der ab die Ovidukte immer paarig bleiben. Es ist dies die Abgangsstelle des runden Mutterbandes, Ligamentum uteri rotundum, das kaudal zur Leistengegend zieht. Der ganze Uterusapparat ist aufgehängt im Mesometrium, das beiderseits fortgesetzt ist zum Ligamentum latum der menschlichen Anatomie, in dem der Uterus mit seinen Adnexen liegt. Der Uterus ist durch Drüsen in seiner Schleimhaut, die Uterindrüsen, durch seine starke Muskulatur und, in ausgesprocheneren Fällen, durch eine scharf in das Lumen der Vagina vorspringende Mündung, das Os uteri (externum) ausgezeichnet, auch unterscheidet man in der menschlichen Anatomie ein Corpus von der kaudal gelegenen Cervix uteri. — Die Tube stellt jederseits einen sehr engen Kanal vor, der oft geschlängelt verläuft, dessen Peritonealüberzug als Mesosalpinx einen Teil des Ligamentum latum bildet. Im Innern ist die Tube bei Säugetieren mit Flimmerepithel ausgekleidet, dessen Bewegungen uterinwärts gerichtet sind. Die Weite des Ostium abdominale schwankt, wie auch die Anwesenheit von Fimbrien nicht konstant ist (Fig. 13).

Betrachten wir nun die entsprechenden Einrichtungen bei Evertebraten, so können wir auch da in den meisten Fällen feststellen, daß der weibliche Genitaltraktus in einen dem Ovarium mehr oder weniger eng angeschlossenen Ovidukt, in etwaige Uteruseinrichtungen und in einen distal ihm folgenden Vaginalabschnitt zerfällt. Die Eileiter sind dabei meist paarig, die Vagina ist fast immer unpaar. Diese Abschnitte können mehr oder weniger scharf voneinander abgegrenzt sein. Sehr wenig

sind sie es bei den Nematoden, wo ja selbst die Gonade nur durch ihre innere Struktur, nicht aber äußerlich vom Eileiter zu unterscheiden ist. Bei den Akanthocephalen

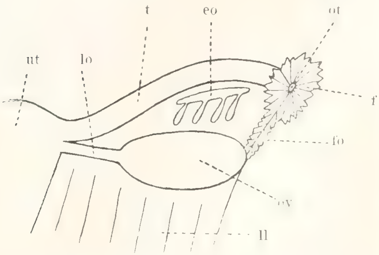


Fig. 13. Schema des Ovariums und der Tube der Primaten. ut Uterus, lo Ligamentum ovarii, t Tube, eo Epoophoron, ot Ostium tubae, f Fimbrien, fo Fimbria ovarica, ov Ovarium, ll Ligamentum latum. Unter Benutzung einer Figur aus Gegenbaur. Nach Gerhardt.

haben wir eine ganz besonders merkwürdige Gestaltung des Uterus, der hier mit einem besonderen, in den Körperhohlraum geöffneten Sortierapparat versehen ist, der nur völlig ausgereifte Eier in den eigentlichen Uterus passieren läßt, die „Uterusglocke". Hier wie bei vielen anderen Wirbellosen finden sich wohlentwickelte Drüsen, die auch an den Eileitern der Mollusken und Arthropoden in ausgebildetem Zustande vorhanden sind. Häufig auch (Tunicaten) sind die Eileiter glatte Schläuche ohne bemerkenswerte Differenzierung.

Uterusbildungen, d. h. Räume, in denen Eier oder Embryonen aufbewahrt werden, finden sich in besonderer Ausbildung bei Plathelminthen (s. unten), in großer Vollkommenheit bei den lebendiggebärenden Arten unter den Onychophoren (Peripatus). Im übrigen können die Funktion eines Uterus auch morphologisch nicht als solcher zu betrachtende Bildungen übernehmen, wie die Eiersäcke der Copepoden, die Hautausstülpungen darstellen, und die Bruträume in der Schale der Daphnien.

Ganz besonders kompliziert, mit einer Fülle von Nebenapparaten ausgestattet, sind die weiblichen Leitungswege der zwitterigen Plathelminthen. Bei den freilebenden acölen und rhabdocölen Turbellarien sind im wesentlichen, abgesehen von der Trennung von Keim- und Dottergängen, nur relativ geringe Komplikationen vorhanden, die aber bei den Dendrocölen bereits einen sehr viel höheren Grad erreichen können. Am weitesten ausgebildet ist der Reichtum an Nebenorganen bei den parasitischen Formen (Fig. 14).

Figur 14 zeigt uns die Genitalorgane von Distomum lanceolatum. Wir sehen Vas deferens und Vagina unmittelbar hintereinander münden (vd, v) wir sehen den durch den ganzen Körper sich erstreckenden, an den darin enthaltenen, dunklen, beschalten Eiern kenntlichen, geschlängelten Uterus (u), in den die Gänge aus dem unpaaren Keimstock ~~(kst)~~ (OV) und den paarigen Dotterstöcken (dst) einmünden. An dieser Stelle ist ein Raum für die Be-

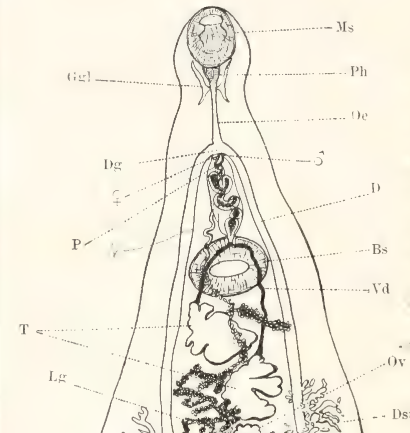


Fig. 14. Distomum lanceolatum. ♂ männliche, ♀ weibliche Geschlechtsöffnung, Bs Bauchsaugnapf, D Darm, Dg Darmgabelung, Dgg Dottergang, Dst Dotterstock, Ggl Ganglion, Lg Laurerscher Kanal, Ms Mundsaugnapf, Oe Oesophagus, Ov Eierstock, P Penis, Ph Pharynx, Sd Schalendrüse, T Hoden, U Uterus, Vd Vas deferens. Nach Kükenthal.

sehalung und Dotterversorgung des Eies (der Ootyp) vorhanden, ferner mündet hier eine besondere Schalendrüse. Außerdem zieht von dieser Stelle, die oft noch mit einer bei der Begattung fungierenden Samentasche versehen ist, ein Kanal quer durch das Körperparenchym dorsalwärts, auf der äußeren Haut ins Freie mündend, der Laurersche Kanal, der sicher kein Begattungskanal ist, dessen Funktion aber nicht ganz geklärt ist. Man nimmt an, er diene zur Ausfuhr überschüssiger Spermatozoen und Dotterzellen. Der Teil des Uterus, der von der Gegend des Ootyps nach vorn zur Geschlechtsöffnung zieht, wird seiner Funktion nach als Scheide, Vagina, seinem morphologischen Wert nach als Metraterm bezeichnet. Diese Anordnung gilt für die digenetischen Trematoden; bei den Monogenea ist kein Laurerscher Kanal vorhanden, dagegen ein vom Dottergang zum Darm ziehender Ductus vitello-intestinalis, der von manchen jenem homologisiert wird, wahrscheinlich aber eine selbständige Bildung ist, außerdem dient der Endabschnitt des Uterus nicht der Begattung, die durch besondere Vaginen geschieht, die vielleicht, wenigstens teilweise, dem Laurerschen Kanal entsprechen. Bei den Cestoden ist das Homologon des Laurerschen Kanals wahrscheinlich die Vagina, die lediglich Begattungszwecken dient. Der Uterus ist entweder (Bothriocephalus) wie bei Distomum ein gewundener Kanal mit eigener Oeffnung, oder aber blindgeschlossen (Tänien) und dann meist mit Aussackungen versehen. Hier wäre also kein Homologon des Metraterms vorhanden. Für die Cestoden ist die Multiplizität der Geschlechtsapparate charakteristisch, die nur den primitivsten Formen (Archigetes, Caryophyllaeus) fehlt, und die eine Gliederung des ganzen Wurmkörpers (außer bei Liguliden) bedingt. Innerhalb jedes Körpergliedes können noch die Genitalapparate in jedem Glied doppelt vorhanden sein (vgl. den Artikel „Plathelminthes").

Besondere Modifikationen des weiblichen Teiles der Leitungswege treten da auf, wo, wie bei den Pulmonaten und Opisthobranchiern unter den Schnecken, der gesamte Geschlechtsapparat zwitterig ist. Es wurde auf die unvollkommene Teilung mancher Partien der leitenden Gänge schon bei Besprechung der männlichen Wege hingewiesen. Bei der Weinbergschnecke, dem bekanntesten Vertreter der hierhergehörigen Formen, ist der zentral zwitterige Leitungsgang später unvollkommen in Eiergang und Vas deferens geteilt; hier mündet in den weiblichen Gang die Eiweißdrüse ein; an dem weiter peripher gelegenen, vom männlichen völlig abgespaltenen Eileiter finden sich noch einige Besonderheiten, wie der Pfeilsack und die fingerförmigen Drüsen. Im Endabschnitt sind die männlichen und weiblichen Organe wieder zu einem Genitalatrium oder einer Geschlechtskloake vereinigt, ähnlich wie sie sich auch bei Cestoden findet.

Die Umgebung der äußeren weiblichen Geschlechtsöffnung (Vulva) kann noch mit in den Dienst der Ableitung der Eier gezogen werden. Entweder kann die Wand der Geschlechtsöffnung selbst zu einer temporär vorhandenen Verlängerung ausgezogen sein (Bitterling) oder es können allerhand chitinöse, hornige Bildungen das zusammensetzen, was man als Legeröhre, Ovipositor, bezeichnet. Bei manchen Tieren (Phalangiden, manche Hymenopteren, Käfer) ist die Legeröhre in der Ruhe in den Körper eingezogen, bei anderen (Locustiden, Schlupfwespen) ragt sie dauernd über das Leibesende hinaus und stellt ein festes, weniger schutzbedürftiges Organ dar. Ihre größte Vollkommenheit erreichen die Legeröhrenbildungen bei den Insekten, wo sie noch mit vom Bienenstachel her allgemein bekannten Giftapparaten in Verbindung treten können (Wehrstachel), so daß das ganze Organ sekundär seiner ursprünglichen Aufgabe, der der Eileitung, völlig entfremdet werden kann.

4. Die Begattungsorgane. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß in vielen Fällen im Tierreich die weiblichen Leitungswege außer der Funktion, das Ei oder das, was aus ihm im Laufe der embryonalen Entwickelung geworden ist, nach außen zu transportieren, noch eine zweite Aufgabe haben: die männlichen Sexualzellen in den weiblichen Körper einzulassen. Das setzt natürlich eine Besamung der Eier im weiblichen Körper voraus, die in den allermeisten Fällen (Ausnahmen bilden die Chilopoden, und die Mehrzahl der Urodelen, die Chernetiden) mit einer eigentlichen Begattung verbunden ist. Wir würden beim Weibchen alle die Apparate als Begattungsorgane betrachten, die besondere Vorrichtungen zur Aufnahme des Samens, oder aber des samenübertragenden männlichen Organes bilden. — Beim Weibchen sind diese Organe der Natur der Sache nach rein passiv, beim Männchen dagegen sind die der Kopulation dienenden Apparate durchaus aktiv tätig.

4a) Die Begattungsorgane beim Männchen. Die männlichen Begattungsorgane können wieder in verschiedene Kategorien eingeteilt werden. Einmal können bei der Begattung Haftorgane verwandt werden, mit denen das Männchen das Weibchen ergreift, festhält usw. Solche Organe sind zum Teil zweifellos sekundäre Ge-

schlechtsmerkmale, aber keine Geschlechtsorgane. Dahin gehören die Haftantennen mancher Cepopoden, die Saugnäpfe der männlichen Schwimmkäfer usw. Andere Haftorgane dienen zur Fixierung der männlichen Geschlechtsöffnung in einer bestimmten Stellung zur weiblichen. Dahin gehören die Cerci mancher Insektenmännchen (Locustiden), die als Bursa copulatrix bezeichneten glockenförmigen Bildungen am Schwanzende von Nematoden und Akanthocephalen (da das Wort Bursa copulatrix bereits ein bei Insekten vorkommendes weibliches Begattungsorgan bezeichnet, so ist der Name in der eben erwähnten Bedeutung besser zu vermeiden).

Ferner gibt es auch Organe, die in die weiblichen Genitalien eingeführt werden, und hier ebenso zur Fixierung der männlichen Genitalien dienen, wie in den anderen Fällen die erwähnten äußeren Haftorgane. Dazu wären zu rechnen die Spicula der Nematodenmännchen, auch die Titilliatores mancher Orthopteren. Solchen Organen wird man ihre Bedeutung bei der Begattung nicht absprechen können, es kann aber doch fraglich sein, ob man sie als Begattungsorgane im engsten Sinne aufzufassen habe. Dabei kommt es auf den oft recht verschieden angewandten Sinn des Wortes „Begattungsorgan" an. Es wird zweckmäßig sein für unsere Betrachtung, das Wort nur für solche Organe zu gebrauchen, die die Einführung des Samens in die weiblichen Genitalorgane unmittelbar bewirken.

Auch unter diesen Organen sind zwei prinzipiell voneinander verschiedene, ja morphologisch miteinander nicht vergleichbare Kategorien zu unterscheiden: Erstens solche, die direkte Fortsetzungen der inneren Leitungswege des Samens bilden. Sie können entweder aus den umgeformten Endpartien der Genitalwege selbst bestehen, oder aber aus Gebilden aufgebaut sein, die in der unmittelbaren Umgebung der männlichen Geschlechtsöffnung liegen. Solche Bildungen nennen wir ganz allgemein primäre Kopulationsorgane im Gegensatz zu der zweiten Kategorie, die solche Gebilde umfaßt, die zwar physiologisch durchaus als Begattungsorgane im engsten Sinne wirken, die aber morphologisch ursprünglich mit dem Genitalapparat nicht das mindeste zu tun haben, die also erst durch einen Funktionswechsel in den Dienst der Geschlechtstätigkeit getreten sind. Sie nennen wir sekundäre oder akzessorische Kopulationsorgane. In der allergrößten Mehrzahl der Fälle sind es umgewandelte Extremitäten (Cephalopoden, Spinnen, Crustaceen) oder Teile von solchen (Selachier), die zu Begattungsorganen umgewandelt sind, in einem Falle (Libellen) Bildungen unerklärter Herkunft. Bei manchen Organen kann es zweifelhaft sein, ob man in ihnen primäre oder akzessorische Begattungsorgane zu erblicken hat (plagiotreme Reptilien, Gymnophionen).

α) Die primären Begattungsorgane beim Männchen. Primäre Kopulationsorgane werden ganz allgemein, ohne Rücksicht auf ihren morphologischen Aufbau, mit dem dem Vulgärlatein entstammenden, der menschlichen Anatomie entnommenen Ausdruck Penis bezeichnet. Alle derartigen Bildungen haben das eine gemeinsam, daß sie immer während ihrer Tätigkeit die Oberfläche des Körpers ihres Besitzers überragen. Verschieden verhalten sie sich dagegen während ihrer Ruheperiode, also außerhalb des Begattungsaktes. Es gibt Penisformen, die als stationäre Bildungen dauernd die Körperoberfläche überragen, sie sind verhältnismäßig nicht häufig. Dahin gehört der „Petiolus" der Wassermilbengattung Arrhenurus, ferner der Penis der Prosobranchier und Heteropoden unter den Schnecken. Hier liegt meist dicht hinter dem rechten Fühler (Fig. 15), seltener weiter von ihm entfernt (Heteropoden), noch seltener in ihm selbst (Paludina) ein lappenförmiges oder zylindrisches Gebilde, in das das Vas deferens entweder direkt einmündet oder unter Vermittelung einer auf der äußeren Haut entlang ziehenden Flimmerrinne. Bei den Heteropoden zeigt das Organ noch weitere Differenzierungen.

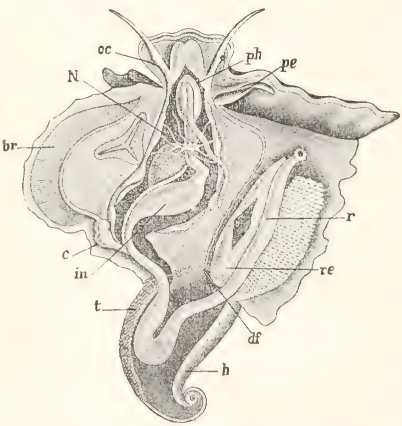


Fig. 15. Anatomie von Cypraea tigris. oc Auge, ph Pharynx, in Magen, r Enddarm, h Leber, re Niere, t Hoden, df Vas deferens, pe Penis, br Kieme, c Herz, N oberes Schlundganglion. Nach Quoy und Gaimard. Aus R. Hertwig.

Sehr viel häufiger ist das Kopulations-

organ im Ruhezustand zu seiner Schonung und zur Erhaltung seiner Reizbarkeit in eine Kavität des Körpers zurückgezogen, die von den Genitalwegen, oder aber auch von der äußeren Haut (Säugetiere), dem Enddarm (Krokodile, Schildkröten) gebildet werden kann. Diese Kavität kann sekundär durch Verlagerung so klein werden, daß, gleichfalls sekundär, der Penis wieder dauernd die Körperoberfläche überragt (Penis pendulus einiger Säuger und des Menschen). Der Unterschied in Form und Lage zwischen dem ruhenden und dem tätigen Zustand des Organes kann auf verschiedene Weise ausgeglichen werden. Der Penis ist ein in der Mehrzahl der Fälle unpaares, doch zuweilen auch paariges Gebilde, das, entsprechend seiner Funktion, bei der Begattung in ein rohrförmiges Lumen einzudringen, meist annähernd zylindrisch gestaltet ist. Ein solcher Zylinder kann im wesentlichen nach drei verschiedenen Methoden über das Niveau der Körperoberfläche gebracht werden: entweder 1. durch Umstülpung des Endteiles eines schlauch- oder rohrförmigen Leitungsweges. Wir finden diesen Modus bei Plathelminthen, Mollusken (Pulmonaten), mit gewissen Einschränkungen auch bei Wirbeltieren (Eidechsen, Schlangen, Vögel) angewandt. In diesem Falle muß bei dem Akt der Umstülpung das Epithel, das vorher ein Rohr (oder eine Rinne) innen auskleidete, nach außen zu liegen kommen. Oder aber es kann 2. ein starres Rohr, das aus dem Endstück des Vas deferens gebildet ist, in toto aus dem Körper hervorgeschoben werden, wobei allerdings eine Dehnbarkeit der zentral von ihm gelegenen Rohrstrecke Voraussetzung ist. Hier ist es die Tätigkeit von Muskeln, die die Hervorstreckung des Penis bewirkt. Schließlich kann 3. ein im Innern des Körpers liegendes Penisrohr durch Aufnahme von Flüssigkeit ins Innere seiner verdickten Wandung anschwellen und dadurch nach außen hervortreten. Diese Schwellung nennt man Erektion. sie kann durch Blut oder durch lymphatische Flüssigkeit hervorgerufen werden. Sie findet sich in größter Vollkommenheit bei Säugetieren entwickelt. Nun können diese drei verschiedenen Modi der Hervorstreckung des Penis untereinander kombiniert sein. So gibt es erektile Begattungsorgane, bei denen der Erektionsvorgang mehr eine Nebenerscheinung ist und die Hervorstreckung durch Muskeln in den Vordergrund tritt (Schildkröten und Krokodile), es gibt Vereinigungen von derartiger Hervorstreckung mit Umstülpung eines Blindschlauches (Vögel), auch bei Insekten sind die chitingestützten, hervorschiebbaren Kopulationsorgane in manchen Fällen erektil (Dytiscus).

Seiner Aufgabe, den Samen zu leiten, kann ein Penis sowohl als Rohr, wie als Rinne gerecht werden. Bei den Mollusken, Arthropoden und Vertebraten können in jeder Klasse Röhren oder auch Rinnen vorkommen.

Im einzelnen ist zu bemerken, daß bei Cölenteraten, Nemertinen, Anneliden, Bryozoen, Echinodermen, Chätognathen, Enteropneusten, Gephyreen, Tunicaten und Amphioxus keine Begattungsorgane vorhanden sind. Ferner fehlen primäre Kopulationsorgane den Muscheln und einigen kleineren Gruppen unter den Mollusken, den Krebsen, den meisten Spinnentieren (außer den Phalangiden und wenigen Milben) sowie unter den Wirbeltieren den Cyclostomen, Fischen, den Amphibien und den meisten Vögeln. Daraus ergibt sich, daß ihr Vorkommen sich hauptsächlich auf die Plathelminthen, Hirudineen, Schnecken unter den Mollusken, Insekten und Phalangiden unter den Arthropoden, sowie auf zahlreiche Wirbeltiere beschränkt, die zu den höheren Formen, den Amnioten gehören. Bei einigen Mollusken, Arthropoden und Wirbeltieren treten später zu besprechende akzessorische Bildungen an ihre Stelle.

Bei den Plathelminthen ist das regelmäßig vorhandene Begattungsorgan das modifizierte Ende des Vas deferens. Es kann im ganzen vorstreckbar sein (manche Turbellarien), meist ist es aber umstülpbar und wird in diesem Falle als Cirrhus bezeichnet, der in einem besonderen, muskulösen, kontraktilen Hohlraum, dem Cirrhusbeutel liegt. Bei den digenetischen Trematoden und den Cestoden mündet der Cirrhus unmittelbar neben oder hinter der weiblichen Geschlechtsöffnung, bei den Tänien wird sogar ein echtes Atrium genitale von einem gemeinsamen Muskelwall umschlossen, das nach außen mit dem Porus genitalis mündet. Hier ist in vielen Fällen Selbstbefruchtung einer Proglottis, bei Distomeen einmal auch die eines Individuums beobachtet worden. Bemerkenswert ist, daß bei einigen auf niedriger Entwickelungsstufe stehenden Turbellarien zwar Gonaden und Kopulationsorgane, nicht aber eigentliche Leitungswege für die Geschlechtsprodukte vorhanden sind, die sich also ihren Weg durch das Körperparenchym suchen müssen. Bei den Kieferegeln unter den Hirudineen ist der Penis das umgestülpte, muskulöse Ende des Vas deferens, bei Rüsselegeln wird ein Begattungsorgan gewissermaßen durch die „Injektionskanülen“ der Spermatophore ersetzt. Unter den Mollusken haben die gonochoristischen Schnecken den bereits erwähnten, dauernd die Körperoberfläche überragenden Penis, bei den Zwitterschnecken ist es wiederum das umstülpbare Ende des Vas deferens,

das zur (meist wechselseitigen) Begattung hervorgestreckt wird. Bei den Landpulmonaten ist eine Geschlechtskloake vorhanden, hier hängt bei den Arten, die eine lange Spermatophore bilden, ein besonderer geißelförmiger, hohler Anhang, das Flagellum, mit dem Penislumen zusammen. Bei den Süßwasserschnecken mündet der Penis weit entfernt von der weiblichen Genitalöffnung, so daß keine gegenseitige Begattung möglich ist. Wie bei den Prosobranchiern und Heteropoden kommen auch bei manchen nackten Pulmonaten noch besondere Flimmerrinnen für die Leitung des Sperma zum Begattungsapparat hinzu.

Unter den Arthropoden sind nur wenige Arachnoiden, dagegen wohl fast alle männlichen Insekten mit primären Begattungswerkzeugen versehen. Von Spinnentieren sind es, außer einigen parasitären Milben (Sarcoptes) besonders die Phalangiden, die ein echtes, vorstreckbares, chitinöses, in der Ruhe in einer Tasche liegendes Kopulationsorgan besitzen, das in ausgestrecktem Zustande aus einem stärkeren basalen und einem feinen Spitzenteil besteht. Bei den Insekten haben wir eine außerordentliche Mannigfaltigkeit von Begattungsapparaten, von denen aber zu sagen ist, daß nur ein Teil von ihnen eigentliche Kopulationsorgane nach unserer Definition sind, also in die weiblichen Organe einzuführende Gebilde, die das Sperma übertragen. Die Haftapparate, die während der Begattung den männlichen Hinterleib am weiblichen fixieren, sind gerade bei den Insekten in unendlichen Variationen ausgebildet. Ein echter Penis ist aber meist vorhanden, auch er schwankt außerordentlich in seiner Form und Größe. Zur Verstärkung seiner Wände werden außerdem sehr häufig chitinöse Bestandteile der letzten Hinterleibssegmente mit verwendet (Parameren der Käfer), so daß zwischen diesen Skeletteilen und dem eigentlichen vom Vas deferens gelieferten Penis wiederum zu unterscheiden ist.

Bei den männlichen Wirbeltieren treffen wir natürlich nur da Begattungsorgane an, wo eine innerliche Befruchtung stattfindet, aber auch dann (Glaridichthys unter den Knochenfischen, Philippi), können zwar Hilfsorgane für diese Befruchtung vorhanden sein, ohne daß von eigentlichen Begattungsorganen gesprochen werden kann. Bei den meisten Schwanzlurchen nimmt, wie bei den Chilopoden unter den Tausendfüßlern, das Weibchen das vom Männchen abgesetzte Sperma aktiv auf. Bei den Selachiern finden wir zweifellos akzessorische Organe; für die Gymnophionen mag es zweifelhaft sein, ob man die dem Männchen eigentümliche, umstülpbare, der Begattung dienende Kloake als primäres oder sekundäres Kopulationsorgan betrachten soll.

Echte primäre Kopulationsorgane kommen bei den meisten Amnioten vor. Doch ist für die paarigen, in der Ruhe hinter der queren Kloakenspalte gelegenen umstülpbaren, mit einer Samenrinne versehenen Kopulationsschläuche der Eidechsen und Schlangen von einer Seite die Annahme gemacht worden, sie seien aus Drüsen entstanden, hätten also den Wert sekundär zu Begattungsorganen umgewandelter Bildungen. Von anderer Seite dagegen sind diese Organe, ihrer Entstehungsgeschichte wegen, als primäre Kopulationsorgane in Anspruch genommen worden. Völlig ohne Kopulationsorgane ist Hatteria. Zweifellos primär sind die unpaaren Begattungsorgane (Phallus) der Schildkröten und Krokodile, die als medianer, rinnentragender Vorsprung der ventralen Kloakenwand aufsitzen (Fig. 16). Die beigefügte Figur zeigt auf den Querschnitten die wichtigsten Struktureigentümlichkeiten dieses für das Verständnis des Säugetierpenis wichtigen Organes: Ein starker fibröser Körper (Corpus fibrosum), der hier kaum erektil ist (f), trägt in seiner dorsalen rinnenförmigen Längsvertiefung einen Belag von stark erektilem Gewebe, das Corpus spongiosum

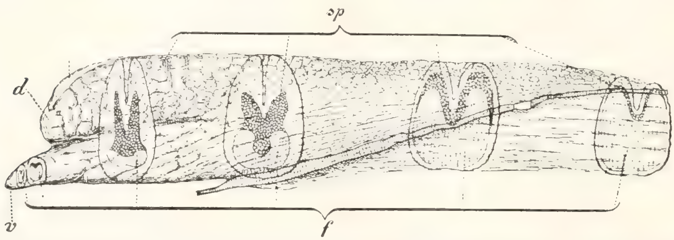


Fig. 16. Schema des Baues des Penis von Thalassochelys corticata. f Corpus fibrosum, sp Corpus spongiosum, d dorsale-, v ventrale Endpartie des Penis. Nach Gerhardt.

sp das die von Schleimhaut überzogene Samenrinne r auskleidet.

Unter den Vögeln besitzt eine diesem Typus ähnliche Penisform der Strauß (Fig. 17), bei dem aber noch ein besonderer

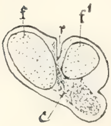


Fig. 17. Querschnitt durch den Penis von Struthio. f, f¹, Corpus fibrosum, c Corpus elasticum, r Samenrinne. Nach Boas.

elastischer Körper auf der ventralen Penisfläche entlangzieht. Außerdem findet sich hier eine Anhäufung spongiösen Gewebes an der Penisspitze, die vielleicht der Eichel vieler Säugetiere homolog ist. Bei Apteryx und Tinamus ist der Penis mit seinem Corpus fibrosum und seiner Rinne spitz und von oben gesehen fast dreieckig, etwas nach links gedreht wie jeder Vogelpenis (wahrscheinlich in Anpassung an das Fehlen des rechten weiblichen Eileiters). Bei allen übrigen Ratiten (Dromaeus, Rhea, Casuarius) bei allen Entenvögeln und beim Hokko (Crax) kommt zu den beschriebenen Bestandteilen des Penis noch ein neuer hinzu, nämlich ein umstülpbarer, in die Spitze des Penis mündender Blindschlauch, der auf seiner in der Ruhe ventral, im ausgestülpten Zustand dorsal gelegenen Fläche eine Fortsetzung der Samenrinne trägt (Fig. 18). Bei den Entenvögeln übertrifft dieser Blindschlauch den sehr derben, aber kurzen festen Teil des Penis bedeutend an Länge. Die übrigen Vögel außer den genannten besitzen keinen Penis, und es kann wohl kein Zweifel sein, daß dieser Mangel sekundär entstanden ist. Dafür sprechen auch embryologische Befunde (Fleischmann). Bei einigen Störchen, Raubvögeln und anderen großen Vögeln ist ein zungenförmiges Penisrudiment beschrieben worden.

Der Penis der Säugetiere besteht wie der der Schildkröten, Krokodile und Vögel immer aus einem fibrösen und einem spongiösen Körper. Nur ist ein wesentlicher Unterschied gegenüber den bisher besprochenen Formen aufzuführen. Die Samenrinne ist zum Rohr geschlossen und dementsprechend auch ihre Auskleidung, das Corpus spongiosum, zylindrisch geworden. Das Corpus fibrosum ist bald unpaar, bald paarig, in diesem Falle durch ein

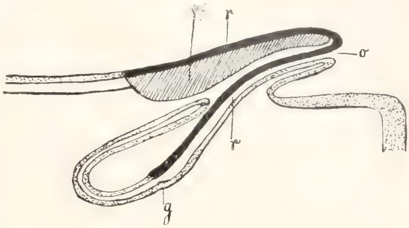
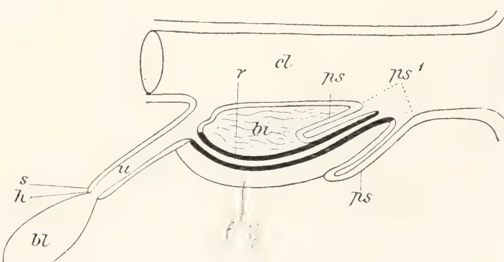


Fig. 18. Schematischer Längsschnitt des Penis von Rhea, Blindschlauch eingestülpt. f Corpus fibrosum, g Grenze der beiden Abschnitte des Blindschlauches, o dessen Oeffnung an der Penisspitze, r Samenrinne. Nach Boas.

Septum corporis fibrosi in seine beiden Längshälften geteilt. Bei den Monotremen (Fig. 19) dient der Penis nur dem Samen, nicht dem Harn als Abflußrohr, bei allen anderen Säugern ist sein Lumen zum Sinus urogenitalis masculinus, der sogenannten männlichen Harnröhre geworden. Das Corpus fibrosum ist in den meisten Fällen mit seinen beiden Ursprungsschenkeln (Crura corporis fibrosi) an den Schambeinen des Beckens befestigt, das Corpus spongiosum verläuft in einer ursprünglich dorsalen Längsfurche des fibrösen Körpers, die aber bei einer Verlagerung des Penis (Umbiegung in ventraler und oraler Richtung) auf die Ventralfläche zu liegen kommt. Der Penis, der ursprünglich in der Kloake liegt, entfernt sich mit deren Schwinden bei den Beutlern und noch mehr bei den Monodelphen immer weiter von der Mündung des Enddarmes. Dabei behält er

Fig. 19. Schematischer Längsschnitt des Monotremenpenis in eingestülptem Zustande. bi Bindegewebe, bl Harnblase, cl Kloake, f Corpus fibrosum, h Harnleiter, ps Penisscheide, ps′ deren Oeffnung, r Samenröhre, s Samenleiter, u Urogenitalkanal. Nach Boas.



die Umkleidung mit einer besonderen, ihn in der Ruhe schützenden Tasche, der Penistasche, Präputialtasche, bei. Diese Tasche ist zunächst eine Aussackung der ektodermalen Kloakenwand, sie wird aber mehr und mehr zu einer Vertiefung der äußeren Haut, bis sie schließlich bei der Ausbildung des Penis pendulus, wie er sich bei fliegenden (Chiropteren) und aufrecht gehenden (Mensch) Säugern findet, zu einer sehr unbedeutenden Hauttasche wird, oder sogar (bei einigen Fledermäusen) ganz schwinden kann. Beim Menschen kommt durch diese Reduktion der Penistasche die Hautfalte zustande, die als Praeputium, Vorhaut, bezeichnet wird, und die die allgemeinere Anwendung des Namens Präputialtasche veranlaßt hat. Daß bei den Affen der alten Welt die Reduktion des Präputialraumes noch nicht so weit gediehen ist wie bei dem Menschen, zeigt Figur 20.

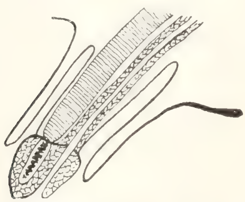


Fig. 20. Schematischer Längsschnitt des Penis der katarrhinen Affen. Corpus fibrosum quer gestrichelt, Glans und C. spongiosum genetzt, Knochen punktiert. Nach Gerhardt.

Im Innern des Säugerpenis können einige Neueinrichtungen auftreten. So können akzessorische Schwellkörper, außer dem Corpus spongiosum, vorkommen. Bei vielen Säugern bildet sich ein kutaner Schwellkörper an der Penisspitze aus, der eine gewisse Selbständigkeit gewinnt und mit dem Corpus spongiosum in Beziehung treten kann. Dies ist die Glans penis, Eichel, die in der äußeren Form stark variiert. Andere akzessorische Schwellkörper kommen bei Edentaten und Chiropteren vor. Das Corpus fibrosum wird selbst erektil. Das Septum corporis fibrosi behält aber seinen fibrösen Charakter stets bei, und das Corpus kann distalwärts einen verknorpelnden (Beutler, v. d. Broek) oder verknöchernden Fortsatz entsenden, der im zweiten Fall als Penisknochen, Os penis, Os priapi, bezeichnet wird. Er fehlt unter den Placentaliern den Huftieren, Sirenen und Walen, dem Menschen, sonst ist er, auch in dem Primatenstamme weit verbreitet. Erwähnt sei, daß in der menschlichen Anatomie das Corpus fibrosum als Corpus cavernosum penis, das Corpus spongiosum als Corpus cavernosum urethrae bezeichnet wird.

Die Penisoberfläche ist auf der von äußerer Haut überzogenen Fläche innerhalb des Präputiums von zwei Hautblättern umgeben, einem parietalen und einem visceralen Blatt. Das viscerale ist glatt, meist drüsenlos, das parietale mit oft besonders modifizierten Hautdrüsen, beim Moschusochsen (nach Garrod) sogar mit Haaren ausgestattet. Das freie Penisende trägt regelmäßig sensible Nervenendigungen mit besonderen Endapparaten, den Genital- oder Wollustkörperchen.

β) Die akzessorischen Begattungsorgane beim Männchen. Ueber die akzessorischen Begattungsorgane ist noch einiges zu bemerken. Sie begegnen uns unter den Mollusken bei den Cephalopoden in Form eines oder mehrerer von den anderen abweichend gebauter Fangarme. Beim männlichen Nautilus ist eine Anzahl Arme zum Spadix verschmolzen, bei den dibranchiaten Cephalopoden ist beim Männchen entweder ein Arm einer Seite, oder auch jeder Arm eines Paares durch irgendwelche Besonderheiten ausgezeichnet. Er dient dazu, bei der Kopulation die Spermatophoren in die Mantelhöhle des Weibchens, in die Nähe der weiblichen Geschlechtsöffnung, einzubringen. Bei den Philonexiden unter den Oktopoden (z. B. bei Argonauta) ist dieser Arm besonders entwickelt, sehr viel länger als die anderen, und imstande, nach seinem regelmäßig erfolgenden Abreißen bei der Begattung in der weiblichen Mantelhöhle noch einige Zeitlang am Leben zu bleiben und gewissermaßen selbständig die Befruchtung auszuüben. Wegen dieser Eigentümlichkeit wurde dieser Arm lange Zeit als selbständiger Organismus, Hectocotylus argonautae, beschrieben (Fig. 21).

Unter den Arthropoden sind akzessorische Kopulationsorgane relativ am weitesten verbreitet. So sind die Begattungsorgane der Crustaceen, selbst die „Ruten" der Krabben, eigentlich umgewandelte Füße oder Fußteile. In diese Kategorie gehören auch die Kopulationsfüße (gleichfalls oft als „Ruten" bezeichnet) der Diplopodenmännchen; es sind hohle Chitingebilde, die von der Geschlechtsöffnung aus erst mit Sperma gefüllt werden müssen. Bei Argulus unter den Crustaceen und bei Curvipes unter den Wassermilben entleert das Männchen sein Sperma erst in zwei Taschen der Bauchhaut, aus denen es dann erst mit einem bestimmten Fußpaar herausgeholt und in die weiblichen Genitalien eingebracht wird. Unter den Spinnentieren benutzen nach Heymons die männlichen Solifugen (Walzenspinnen) ihre Freßzangen, Cheliceren, neben-

bei als Uebertragungsorgane für das auf den Boden ejakulierte, zähflüssige Sperma. Hier ist es also ein Paar von Freßextremitäten, das in den Dienst der Begattung getreten ist.

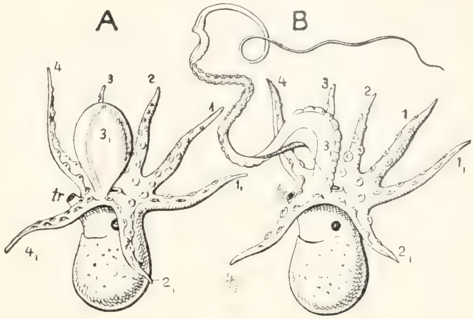


Fig. 21. Männchen von Argonauta argo. tr Trichter. Die Ziffern bezeichnen die Zahlen der Armpaare. A mit noch in der Hülle eingeschlossenem, B mit ausgestülptem Hectocotylus. Nach H. Müller. Aus R. Hertwig.

Ein anderes Paar von Mundextremitäten, das der Kiefertaster, ist es, das bei den Webspinnen zu Kopulationsorganen umgeformt ist. Diese Taster männlicher Spinnen enthalten einen Behälter für das Sperma, das aus der am Bauche gelegenen Geschlechtsöffnung auf ein Gespinst entleert und mit den Tastern aufgenommen wird. Außerdem sind an diesem Behälter nicht nur Uebertragungsorgane für das Sperma, also eigentliche einzuführende „Begattungsorgane“ sekundärer Herkunft, sondern auch Haft- und Klammerorgane vorhanden, die den Taster an der weiblichen Geschlechtsöffnung fixieren. Das Relief der Taster ist für die Arten konstant und ein vielverwertetes systematisches Merkmal (Fig. 22).

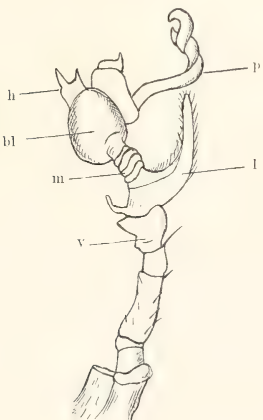


Fig. 22. Taster von Epeira quadrata. v Verbindungsstück zwischen Tasterstiel und Kopulationsapparat. l löffelförmige Schuppe, m muskulöser Strang, bl Tasterblase, h hakenförmige Anhänge, p eigentliches Begattungsorgan. Etwas verändert nach Herman. Nach Gerhardt.

Unter den Insekten sind es die männlichen Libellen, die ein ganz eigenartiges akzessorisches Kopulationsorgan besitzen, das an der Bauchseite, am zweiten Hinterleibssegment liegt, und das aus einem Spermabehälter und einem einzuführenden „Penis“ besteht. Vor der Begattung muß es durch Krümmung des Hinterleibes von der am 9. Segment gelegenen Mündung der Genitalgänge aus gefüllt werden. Durch diese Anordnung, die als Hilfsapparat besonders gestaltete hakenförmige Cerci am Hinterleibsende verlangt, wird die seltsame schleifenförmige Haltung sich begattender Libellenpaare bewirkt. Eine morphologische Zurückführung des Organes auf andere, etwa auf rudimentäre Abdominalextremitäten, ist bisher nicht gelungen.

Daß unter den Wirbeltieren die Kopulationsorgane der Gymnophionen und der plagiotremen Reptilien als akzessorisch aufgefaßt werden können, wurde schon erörtert. Ohne Zweifel als solche anzusprechen sind die paarigen Pterygopodien oder Myxipterygien der Selachier. Es sind dies die bei den Männchen selbständig gewordenen medianen Strahlen der Bauchflossen, deren jede mit einem besonders ausgebildeten Knorpelskelett, einer Rinne und einem drüsigen Apparate ausgestattet ist. Bei der Kopulation wird nach Bolau nur eines dieser Organe in die Kloake des Weibchens eingeführt.

4b) Die weiblichen Begattungsorgane. Beim weiblichen Tier sind als Begattungsorgane alle Einrichtungen zu betrachten, die an dem Genitaltraktus angebracht sind, und deren Funktion nicht mit der

Leitung des Eies oder Embryos nach außen, sondern mit der der Beförderung des Samens nach innen und mit seiner Aufbewahrung zu tun hat. Es kann die äußere weibliche Geschlechtsöffnung und der distale Abschnitt des weiblichen Genitaltraktus besondere Vorrichtungen aufweisen, um den Penis aufzunehmen, zu fixieren u. dgl., ja es können für diesen Zweck sogar besondere Nebenräume des Genitalkanales vorhanden sein. Sodann können weiter nach innen eigene Behälter für das bei der Begattung injizierte Sperma existieren, die sich bei Wirbellosen einer weiten Verbreitung erfreuen. Außerdem gibt es Tierformen, bei denen der Genitalkanal zwei oder sogar mehr Oeffnungen besitzt, von denen dann nur eine der Ableitung der Geschlechtsprodukte dient. Auch solche Apparate finden sich nur bei Wirbellosen.

α) Außere Begattungsorgane beim Weibchen. Was zunächst die Ausgestaltung der äußeren weiblichen Geschlechtsöffnung (Vulva) betrifft, so kann der weibliche Porus genitalis, ohne irgendwelche bemerkenswerten Gebilde in seiner Umgebung, einfach eine enge Oeffnung darstellen, wie z. B. bei den Spulwürmern. Bei vielen zwitterigen Tieren gehört das Atrium genitale gewissermaßen mit zur äußeren Umgebung der weiblichen Geschlechtsöffnung. Bei manchen Cestoden umschließt die Muskulatur des Porus genitalis während der Begattung den in die benachbarte Vagina eingesenkten Cirrhus; bei der Weinbergschnecke wird die weibliche Geschlechtsöffnung erst sichtbar, wenn bei geschlechtlicher Erregung das Genitalatrium ausgestülpt ist. Sehr mannigfach ist die Ausstattung der Insektenvulva mit chitinösen Gebilden, die in jedem Falle zu den entsprechend mannigfach ausgestalteten männlichen Organen passen.

Besonders genau bekannt und mit einer ausgebildeten Nomenklatur belegt sind die äußeren weiblichen Begattungsorgane der in Betracht kommenden Wirbeltiere und speziell der Säugetiere. In der menschlichen Anatomie bezeichnet man die eine sagittale Spalte darstellende weibliche Geschlechtsöffnung als Vulva, Rima vulvae, Scham. Sie wird beiderseits umschlossen von den kleinen Schamlippen, Labia minora, die mit kavernösem Gewebe, den Bulbi vestibuli, ausgestattet sind. Bei ihrer Erektion, deren diese Körper wie die Schwellkörper des Penis fähig sind, umfassen sie den eindringenden Penis fest und gewährleisten so den nötigen engen Kontakt der männlichen und weiblichen Organe. Nach außen von den kleinen liegen die großen Schamlippen, Labia majora, nach Klaatsch die Homologa des Skrotums der Männchen. Sie fehlen der Mehrzahl der Säuger, auch einigen anthropoiden Affen, in ihrem Innern liegen niemals Schwellkörper. Dagegen ist, wenigstens bei Säugetieren, in hohem Maße erektil das den Amnioten eigentümliche verkleinerte Homologon des Penis, die Clitoris oder der Kitzler. Bei den Säugetieren ist das Gebilde mit Schwellkörpern versehen,[1]) die dem Corpus fibrosum der Männchen entsprechen, die aber durch einen bei der Erektion nicht aufgehobenen, geknickten Verlauf dann die Clitoris senkrecht zur Rima vulvae aus dieser hervor oder in sie hineinragen lassen (Fig. 23). Damit stellt

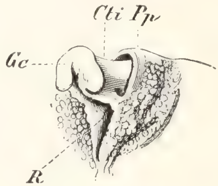


Fig. 23. Clitoris von Cebus capucinus. Cli Clitoris, Gc Glans clitoridis, Pp Praeputium clitoritis, R Rinne an der Ventralfläche der Clitoris. Nach Wiedersheim.

sich die erigierte Clitoris dem Penis gewissermaßen in den Weg und dient, mit Nervenkörperchen besonders reichlich ausgestattet, als „passives Wollustorgan" (Kobelt). Die Figur zeigt, daß auch ein besonderes Praeputium clitoridis vorhanden ist, ferner kann die Clitoris die verschiedenen Formeigentümlichkeiten des Penis einer Art oder Gruppe wiederholen. So hat sie oft bei Formen, deren Männchen einen Penisknochen besitzen, gleichfalls ein kleines Os clitoridis (Musteliden, Anthropoiden), beim Schwein ist sie wie der Penis des Ebers gewunden, bei der Hündin besitzt sie einen besonderen Schwellknoten usw. Bei den Vögeln und den Reptilien, die einen unpaaren Penis besitzen, ist die Clitoris vorhanden, bei Schildkröten oft sehr groß, bei Struthio klein und vielleicht nicht erektil. Ihre Funktion ist hier nicht bekannt, doch ist anzunehmen, daß sie der der Säugerclitoris ähnlich ist. Auch für die paarigen Kopulationsschläuche der Eidechsen und Schlangen sind im weiblichen Geschlecht Homologa vorhanden, die im embryonalen Leben, während dessen sie wie die Penes nach außen umgestülpt sind, sogar diesen an Größe fast gleichkommen können. Das Vorkommen der Clitoris bei den Amniotenweibchen bildet ein interessantes Beispiel der Uebertragung eines Organes von einem Geschlecht auf das andere, wenn man eine solche anerkennen und nicht die verschiedene Ent-

[1]) Bei Ateles, dem amerikanischen Spinnenaffen, ist die Clitoris sehr groß, aber nicht erektil.

wickelung eines indifferenten Organes bei beiden Geschlechtern annehmen will.

Zu den äußeren Begattungsorganen wird in der menschlichen Anatomie der sehr flache Scheidenvorhof, Vestibulum vaginae, gerechnet. Er ist das verkürzte Aequivalent für ein bei den meisten Säugetieren sehr viel längeres Organ, den Sinus urogenitalis des Weibchens. Es gibt allerdings auch weibliche Säugetiere (Lemuriden), bei denen ein Sinus urogenitalis deshalb fehlt, weil hier die aus der Blase kommende Harnröhre die Clitoris durchbohrt und von der Vulva getrennt mündet. Beim Menschen führt die Vulva unmittelbar in das Vestibulum, das mit besonderen Drüsen, den Vorhofs- oder Bartholinschen Drüsen ausgestattet ist, und das von der Vagina durch ein in seiner Bedeutung nicht ganz aufgeklärtes Gebilde, den Hymen oder das Jungfernhäutchen, bei virginellen Individuen teilweise geschieden ist. Der Hymen stellt eine meist halbmondförmige, in das Lumen des Sinus urogenitalis in der Gegend der Einmündung der Harnröhre vorspringende Schleimhautfalte dar. Es findet sich beim Gorilla, bei einigen Huftieren, fehlt aber den meisten Säugetieren; doch treten bei anderen Arten anders gestaltete, aber topographisch ihm vergleichbare Bildungen an seine Stelle. Ueber die phylogenetische Entstehungsweise dieses Organes, dessen forensische Bedeutung beim Menschen bekannt ist, lassen sich kaum Vermutungen aufstellen.

β) Innere Begattungsorgane beim Weibchen. Der als Vagina, Scheide, bezeichnete Teil des weiblichen Genitalkanales dient zwar zweifellos biologisch, wenigstens zeitweise, als Begattungsorgan, und der Funktion, den Penis aufzunehmen, verdankt er seinen Namen. Aber in morphologischer Beziehung finden sich an der Vagina kaum besondere Vorrichtungen, außer daß sie immer so gestaltet sein muß, daß sie ihrer eben besprochenen Funktion gerecht werden kann. Sie darf also in keinem Mißverhältnis zur Größe und Gestalt des Penis stehen. — Proximal von der Vagina hören die Teile des eigentlichen weiblichen Geschlechtskanales im allgemeinen auf, Begattungsorgane zu sein. Beim Schwein ist allerdings der Cervikalteil des Uterus zur Aufnahme des gewundenen Penisendes eingerichtet, dieser Fall ist aber als eine interessante Ausnahme zu betrachten. Erwähnt soll noch sein, daß bei manchen Säugetieren die Blase so weit proximal in den Genitalkanal mündet, daß es fraglich ist, ob eine Vagina existiert, und ob es sich nicht nur um einen Uterus und einen Sinus urogenitalis handelt (Edentaten), der in diesem Fall als Begattungskanal dient, ferner, daß bei manchen Nagern (Cavia, Mus) die Vagina samt Vestibulum nur in der Brunst wegsam ist, sonst aber durch epitheliale Verklebung ihrer Wände kein Lumen besitzt.

Unbedingt als Begattungsorgane anzusprechen sind bestimmte Anhangsorgane des weiblichen Genitaltraktes, die ganz allgemein mit dem Namen Samentasche, Receptaculum seminis, bezeichnet werden, und die, wie so viele besprochene Bildungen, unter sich morphologisch durchaus nicht gleichwertig sind. Es kommt häufig im Tierreiche vor, daß das Sperma, das in einen weiblichen Körper eingebracht wurde, dort nicht sofort zur Befruchtung der Eier verwendet wird, sondern eine Zeitlang an einer Stelle des weiblichen Genitaltraktus aufbewahrt wird. Ohne besondere Vorrichtung ist das der Fall bei Fledermäusen, wo, wenigstens in unserem Klima, während des Winterschlafes das in den Uterus injizierte Sperma dort aufbewahrt wird und erst im nächsten Frühjahr in den Eileiter wandert, der bei Säugetieren der Ort der Befruchtung der Eier ist. Hier dient also der Uterus temporär als Receptaculum seminis. Bei einem Fisch mit innerer Befruchtung, der eine Art von äußerer Begattung vorhergeht, Glaridichthys, können Spermatozoen in den Falten der Eileiterschleimhaut lebensfähig aufbewahrt bleiben und mehrere Serien von Eiern befruchten.[1]) Dieser Fall leitet zu den häufigen über, in denen es besondere Aussackungen des Eileiters sind, die ausschließlich die Funktion eines Receptaculum, nicht nur nebenbei, wie in den angeführten Fällen, ausüben. Für das Zustandekommen eines solchen Organes kann von biologischen Gesichtspunkten aus in zweierlei Richtung ein Bedürfnis vorliegen: entweder wird ein gewisses Quantum Sperma für eine größere Anzahl von Eiergelegen gebraucht, so daß von einem Samenreservoir aus beim jedesmaligen Legeakt Eier befruchtet werden. Oder aber es kommt bei Hermaphroditen mit Zwitterdrüse darauf an, eine Selbstbefruchtung zu vermeiden. Dieser Fall ist z. B. bei den Lungenschnecken verwirklicht, bei denen das früher als die Eier reife Sperma in das Receptaculum seminis eines anderen Individuums bei der Begattung eindringt. Dort muß es so lange aufbewahrt werden, bis die Eier des empfangenden Tieres reif und befruchtungsfähig geworden sind.

Receptacula als Anhänge des weiblichen Genitaltraktus finden sich bei Plathelminthen, Mollusken und Arthropoden. Auffallend ist, daß das Receptaculum auch bei paarigem Genitalapparat meist unpaar ist. Seine Lage ist durch seine Funktion ziem-

[1]) Mündliche Mitteilung von E. Philippi †.

lich sicher von vornherein bestimmt: Einmal muß es von dem Begattungswege aus zugänglich sein, andererseits von den Eiern während ihres Weges aus dem Ovarium nach außen so passiert werden können, daß das in der Samentasche aufbewahrte Sperma zu den Eiern Zutritt hat. Somit pflegt das Receptakulum bei paarigen Gonaden an der Vereinigungsstelle der Eileiter zu liegen. Bei den digenetischen Trematoden liegt es ungefähr an der Stelle der Vereinigung der Dotter- und Eiergänge, des Ootyps und der Einmündung der Schalendrüse. Eigentümlich ist die Tatsache, daß hier das Receptakulum als ein blindsackartiger Anhang des Laurerschen Kanals auftritt. Diese Tatsache spricht dafür, daß dieser Kanal auf phylogenetischen Vorstadien als Begattungskanal gedient hat, während er jetzt diese Funktion an das Metraterm abgegeben hat. Ferner spricht für diese Auffassung der Umstand, daß bei den Tänien das Receptakulum eine spindelförmige Anschwellung des Begattungskanales, der Vagina, bildet, die wohl mit Sicherheit dem Laurerschen Kanal der digenetischen Trematoden zu homologisieren ist (Fig. 24). Bei den Bothriaden unter

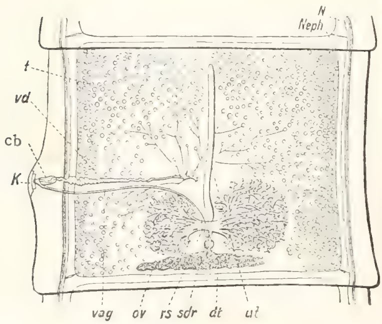


Fig. 24. Geschlechtsapparat einer reifenden Proglottis von Taenia saginata. N Nervenstrang, Neph Wassergefäß, t Hoden, vd Vas deferens, cb Cirrhusbeutel, K Porus genitalis, vag Vagina, ov Ovar, rs Receptaculum seminis. sdr Schalendrüse, dt Eiweißdrüse, ut Uterus. Nach Sommer. Aus Kükenthal.

den Tänien fehlt ein Receptakulum seminis, bei den Turbellarien ist es meist vorhanden.

Außerordentlich verbreitet ist ein Receptaculum seminis bei den Insekten, wo es zu einer ständigen Einrichtung geworden ist und sehr selten fehlt. Sein Mangel ist besonders bemerkenswert bei den parthenogenetischen Weibchen der Pflanzenläuse, die nicht befruchtungsbedürftig und, durch diesen Mangel, auch nicht befruchtungsfähig sind. Das Receptakulum spielt in dem Leben der weiblichen Insekten eine große Rolle. Hier ist, wie nirgends sonst im Tierreich, die nur einmalige Begattung im Leben beider Geschlechter zur freilich nicht ausnahmslosen Regel geworden. Bei dieser Begattung wird das Receptaculum seminis mit Sperma gefüllt, und dies bleibt, meist unter der Einwirkung besonderer, in die Samentasche mündender Drüsen längere Zeit lebensfähig, bis die Eiablage erfolgt. Das kann sehr bald nach der Befruchtung geschehen, kann aber auch erst Tage, ja Monate hinterher vor sich gehen. Schließlich kommt es bei den Weibchen staatenbildender Hymenopteren (das allbekannte Beispiel hierfür ist die Bienenkönigin) zu der Tatsache, daß nicht nur das Weibchen durch eine einzige Begattung auf Jahre hinaus befruchtet wird und das Sperma des längst gestorbenen Männchens immer wieder neuen Eierserien zusetzen kann, sondern daß auch, durch einen besonderen, von Breßlau eingehend studierten Muskelapparat der Samentaschenmündung das Weibchen imstande ist, das Receptakulum gegen vorbeigleitende Eier abzusperren. Dann bleiben die Eier unbefruchtet, und in dem Falle der Honigbiene entstehen nun aus diesen Eiern nur Männchen. Sehr häufig sind es bei den Insekten Spermatophoren, die in das Receptakulum eingeführt werden, oder aber es dringt aus in die Vagina eingebrachten Spermatophoren (einige Orthopterenfamilien) Sperma aktiv in die Samentasche ein.

Am häufigsten ist das Vorkommen nur eines Receptakulums, doch existieren auch Fälle, in denen mehrere Receptacula vorhanden sind (Fig. 25b). Wir sehen in der Figur 25a die weiblichen Genitalorgane



Fig. 25a. Weibliche Geschlechtsorgane von Hydrobius fuscipes. o Eiröhren, ov Ovidukt, gl Drüsen, rs Receptaculum seminis mit Anhangsdrüse, v Vagina, bc Bursa copulatrix. Nach Stein. Aus R. Hertwig.

eines Wasserkäfers. Das Receptakulum (rs) nimmt eine Art von zentraler Stellung in dem gesamten Apparat ein. Deutlich erkennbar ist auch die lange, ihm aufsitzende Anhangsdrüse, die ein Sekret zur Konservierung des Spermas liefert. Das Receptakulum mündet hier nicht direkt in die Vagina, sondern durch Vermittelung eines später zu besprechenden Nebenorganes (bc). Figur 25b zeigt die weiblichen inneren

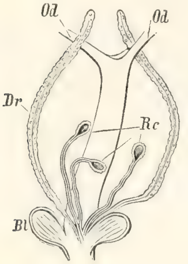


Fig. 25b. Ausführender Abschnitt der weiblichen Geschlechtsorgane von Musca domestica. Od Ovidukt, Rc die drei Receptacula seminis, Dr Anhangsdrüse der Vagina, Bl Blindsäcke. Nach Stein. Aus Claus-Grobben.

Geschlechtsorgane einer Stubenfliege. Hier sehen wir drei lange, schlauchförmige Receptacula, die mit einigen drüsigen Gebilden zusammen unmittelbar in die Vagina einmünden. Bei Insekten mit häufiger Begattung, z. B. der Feldgrille, bildet das Receptakulum des befruchteten Weibchens einen dicken, bis 4 mm im Durchmesser haltenden kugeligen weißen Körper, der bei der Präparation der Genitalorgane sofort auffällt.

Ein Receptaculum seminis findet sich unter den Mollusken bei Gasteropoden, und zwar nur selten bei den gonochoristischen, dagegen regelmäßig bei den zwitterigen Formen. Figur 26 zeigt die Geschlechtsorgane von Helix pomatia, der Weinbergsschnecke, und man erkennt deutlich das durch einen langen Gang in die Scheide mündende, fast kugelige Receptakulum (rebl.). Der lange Stiel zeigt noch einen gegen das Receptakulum hin gerichteten kleinen Blindsack. Hier haben die Spermatozoen also einen langen Weg zum und vom Receptakulum zurückzulegen. Die Länge des Receptakulumstieles hängt zusammen mit der gleichfalls sehr bedeutenden Länge der Spermatophore, des „Capreolus". Bei Arten mit kurzem Capreolus (Arion empiricorum) besitzt auch das Receptakulum einen wesentlich kürzeren Stiel.

Anhangsweise sei hier noch erwähnt, daß bei manchen Tierformen eine Art von Samentaschen vorkommt — die auch als solche bezeichnet wird —, die nichts mit den bisher beschriebenen Organen zu tun hat, die vielmehr Anhangsgebilde der Vagina darstellt. Es sind dies die von der äußeren Haut gebildeten Samenbehälter, die bei den zwitterigen Regenwürmern während der gegenseitigen Begattung das Sperma des Partners aufzunehmen haben.



Fig. 26. Geschlechtsorgane von Helix pomatia. atr Atrium, bft Befruchtungstasche, eiw Eiweißdrüse, fd fingerförmige Drüsen, fl Flagellum, ovid Ovidukt, p Penis, pfs Liebespfeilsack, rebl Endblase des Receptakulum, ret Retractor penis, rst Stiel des Receptakulum, vd, vd′ Vas deferens, zd Zwitterdrüse, zg Zwittergang. Nach Meisenheimer.

Bei Besprechung der Figur 25a wurde bereits kurz darauf hingewiesen, daß hier das Receptakulum nicht direkt, sondern unter Vermittelung eines besonderen Organes in die Vagina münde. Dies Organ ist die Begattungstasche, Bursa copulatrix[1]), die im wesentlichen eine Besonderheit der Weibchen einiger Insektenarten bildet (ein Gebilde gleichen Namens kommt aber auch bei Turbellarien vor). Unter einer Bursa copulatrix verstehen wir eine besonders differenzierte, erweiterte Partie des Endweges des weiblichen Geschlechtstractus, die lediglich zur Aufnahme des Penis während der Begattung bestimmt ist. Sie kommuniziert naturgemäß einmal mit dem Ort der Aufbewahrung des Samens, andererseits mit der Begattungsöffnung. So sehen wir auf der Figur 25a die Bursa gewissermaßen als sehr stark erweiterten Stiel oder Hals des Receptaculum seminis. Man kann im allgemeinen sagen, daß eine Bursa copulatrix bei Insekten nur da vorkommt, wo ein besonders voluminöses Begattungsorgan vorhanden ist, wie es z. B. bei Käfern der Fall

[1]) Es wurde bereits oben (S. 1014) darauf hingewiesen, daß der Name Bursa copulatrix auch für einen äußeren Haftapparat am Schwanzende männlicher Nematoden und Akanthocephalen angewandt wird.

ist. Bei den Schmetterlingen ist die Bursa von dem Receptakulum ziemlich weit entfernt gelegen, besitzt eine eigene Oeffnung nach außen und einen inneren Leitungsweg zur Samentasche. Die Bursa fehlt bei Apterygoten und Orthopteren, also den ältesten Insektenordnungen, und muß als eine Neuerwerbung höher differenzierter Gruppen betrachtet werden. Ihr Vorkommen ist im wesentlichen beschränkt auf die Schmetterlinge und viele Käfer. Bei den Hymenopteren, die ein großes Receptakulum besitzen, fehlt sie.

γ) Gesonderte Begattungsgänge. Es wurde bereits erwähnt, daß die Bursa copulatrix der Schmetterlinge eine besondere Ausmündung besitzt. Wir haben also hier einen Fall, der sich öfters im Tierreiche findet, daß der weibliche Genitalapparat zwei verschiedene Oeffnungen nach außen besitzt, von denen die eine nur zur Aufnahme des Spermas (oder des Penis), die andere lediglich als Lege- oder Geburtsöffnung dient. Es ist hiermit ein höherer Differenzierungsgrad erreicht gegenüber den Formen mit einfacher weiblicher Oeffnung, der aber keineswegs in Einklang zu stehen braucht mit der Gesamthöhe der Organisation des Trägers dieser Organe.

Gesonderte Begattungsöffnungen und -wege treffen wir bei einigen Plathelminthen an. Einige Turbellarien besitzen Begattungskanäle, ferner die monogenetischen Trematoden, bei denen wiederum unterschieden wird zwischen einer eigentlichen, dem Laurerschen Kanal der Digenea homologen Vagina und oft paarig auftretenden Ductus vaginales. Auch die Bothriaden unter den Cestoden haben eine von dem Uterus gesonderte Vagina, die ausschließlich der Begattung dient, während die Eiablage durch eine selbständige Mündung des Uterus nach außen erfolgt. Bei manchen Zwitterschnecken (triauler Typus der Geschlechtsmündungen) löst sich der Zwittergang in seinen Endpartien in drei Gänge auf, einen männlichen, einen ableitenden weiblichen und einen Begattungsgang. Bei manchen Insekten sind Begattungsöffnungen vorhanden, die in den Hauptleitungsweg für die Eier münden. So legen Locustiden und Grylliden ihre Eier durch die Legeröhre, während die Spermatophore in eine gesonderte, an der Legröhrenbasis angebrachte Oeffnung eingebracht wird. Bei den Wirbeltieren wird das Sperma immer durch die eileitenden Wege eingeführt.

Erwähnt sei noch, daß bei manchen Crustaceen (Phyllopoden) zwar eine Befruchtung der Eier im weiblichen Körper stattfindet, aber nicht innerhalb eines zu den Genitalien gehörigen Raumes. Da der in Frage kommende Prozeß gewöhnlich als „Begattung" bezeichnet wird, muß hier auf den Gegenstand kurz eingegangen werden. Der Brutraum der weiblichen Wasserflöhe liegt streng genommen nicht einmal innerhalb des eigentlichen Rumpfes dieser Tiere, sondern nur zwischen den beiden Schalenklappen, aber außerhalb der Körpermasse. Von der weiblichen Genitalöffnung aus gelangen die Eier in diesen Schalenraum, und in ihn bringt das Männchen bei der Begattung seine außerordentlich großen und in auffallend geringer Zahl vorhandenen Spermatozoen ein. Diesen Prozeß stellt die Weismann entnommene Figur 27 dar.

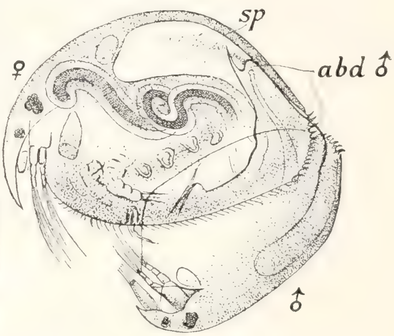


Fig. 27. Begattung bei Daphniden (Lynceiden). Entleerung des Samens sp in den Brutraum des Weibchens ♀. abd ♂ Hinterleib des Männchens. Nach Weismann.

5. Allgemeine Betrachtungen. Ueberblicken wir die große Formenfülle der tierischen Geschlechtsorgane noch einmal im Zusammenhange, so können wir im ganzen keine absolut stetig fortschreitende Entwickelungsreihe vom Niedrigen zum Höheren, vom Einfacheren zum Differenzierteren feststellen. Zunächst fehlt uns bei tierischen Organismen eine direkte Verbindung zwischen Proto- und Metazoen, wenn uns auch in dieser Beziehung durch das Vorhandensein pflanzlicher Uebergangsstufen zwischen Ein- und Mehrzelligen die Vorstellung nicht schwer gemacht wird, die wir uns von dem Zustandekommen von Geschlechtsorganen, von Gonaden, machen können. Nehmen wir an, die Metazoen seien aus Protozoenkolonien entstanden — und diese Vorstellung wird sich nicht umgehen lassen —, so können wir uns eine Kolonie von Protozoen denken, die sich ähnlich verhält, wie Volvox unter den Flagellaten (Fig. 28), bei dem innerhalb eines schwimmenden Stockes von Geißlern bereits somatische, d. h. nicht fortpflanzungsfähige Zellen von Geschlechts-Zellindividuum gesondert sind. Bei höher entwickelten Tierformen, also bei denen, die wir Metazoen nennen, ist der Gegensatz zwischen somatischen und Keim- oder Geschlechtszellen größer geworden, die

Körperzellen haben sich zu Schichten, zu Keimblättern, geweblich und morphologisch gesondert, und an bestimmten Stellen dieser Körperschichten entstehen Keimzellen. Die primitivsten „Gonaden" verdienen diesen Namen nicht; bei den Cölenteraten tritt eine Lokalisierung der Geschlechtszellen in einem bestimmten Keimblatt und auch eine räum-

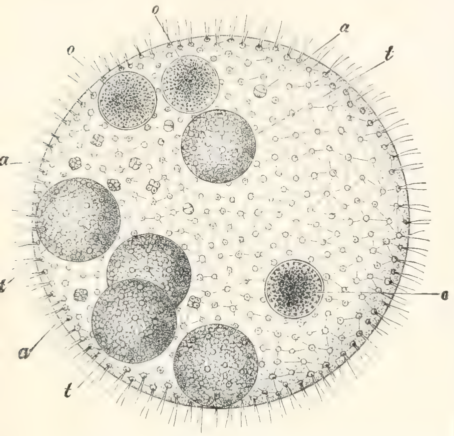


Fig. 28. Volvox aureus. t große, parthenogenetische Eizellen, o befruchtete Eizellen, a männliche Keimzellen in der Entwickelung. Nach Klein und Schenk. Aus Weismann.

liche Konzentration gegenüber den somatischen Zellen der Umgebung auf. Bei den Bilateraltieren ist es fast ausnahmslos das Mesoderm, also genau genommen die Schicht zwischen den Keimblättern, das den Gonaden zum Ort ihres ersten Auftretens dient. Nun erhebt sich eine Frage, die neuerdings oft erörtert worden ist. Sind die Keimzellen und auch die ganzen Gonaden umgewandelte somatische Zellen, oder stehen sie in einem prinzipiellen Gegensatz zu diesen? Die Geschlechtszellen müssen nach der oben erörterten Vorstellung schon existiert haben, ehe es Keimblätter gab. Die Frage läßt sich also auch so fassen: entstehen die Keimzellen unabhängig von den somatischen Keimblättern? Hier kann nur kurz erwähnt werden, daß die Befunde sich mehren, die für eine bejahende Antwort auf diese Frage sprechen, so besonders die von Boveri entdeckte Tatsache, daß beim Pferdespulwurm, Ascaris megalocephala, die Stammzelle für die Keimzellen, kenntlich an ihrem vollen, unverminderten Chromatingehalt, bereits eine der beiden ersten Furchungszellen des Eies ist. Auch anderswo im Tierreich hat man gefunden, daß viel früher als man sonst angenommen hatte, oft schon mit oder vor der Sonderung der Keimblätter, die Vorläufer der Geschlechtszellen erkennbar sind. Das läßt darauf schließen, daß die definitive Gonade zwar der Ort der Ausreifung für die Geschlechtszellen ist, nicht aber mit Notwendigkeit auch ihr erster Entstehungsort zu sein braucht.

Was die Ausbildung der Gesamtform des Geschlechtsapparates betrifft, so können wir die Beobachtung machen, daß er sich im allgemeinen der des Organismus selbst anpaßt. Radiärer Bau bedingt radiäre Anordnung der Geschlechtsorgane, bilateraler Bau paarige, Asymmetrie des Körpers einseitige Ausbildung der Genitalien. Komplizierte Leitungswege fehlen im allgemeinen da, wo die Leistungen der Genitalapparate einfach sind, wo weder Begattung noch eine Aufbewahrung der Eier im weiblichen Organismus statthat, wo beiderlei Genitalprodukte ins umgebende Wasser entleert werden. Wo aber eine Begattung vorkommt — und das ist in recht bunter Auswahl bei weit voneinander entfernten Tierstämmen der Fall —, pflegt sich der Genitalapparat in seinen Leitungswegen gleich wesentlich zu komplizieren. Das zeigt uns am besten eine Vergleichung zwischen den höchst differenzierten Cölenteraten und den primitivsten Bilaterien, zwischen den Ctenophoren und Plathelminthen. Beide sind hermaphroditisch, aber diese hermaphroditischen Gonaden bedingen bei den Ctenophoren keinen besonderen Leitungsmechanismus, während unter den Plathelminthen, besonders bei parasitischen Formen, eine solche Komplikation der leitenden Wege vorhanden ist, wie wir sie vielleicht nur noch bei zwitterigen Mollusken antreffen. Somit öffnet sich in dem Differenzierungsgrade des gesamten Genitalapparates eine weite Kluft zwischen Cölenteraten und Bilateraltieren, die bisher wohl noch nicht in befriedigender Weise überbrückt ist.

Die verschiedenen Stämme der Bilateralien haben recht verschiedene Wege in der Entwickelung ihrer Genitalien eingeschlagen. Die einfachste Methode der Besamung der Eier durch Entleerung der Genitalprodukte ins Wasser findet sich bei wasserlebenden Tieren in weitester Verbreitung, auch bei solchen, deren Organisation keineswegs auf tiefer Stufe steht. Nemertinen, Anneliden, Muscheln, Echinodermen, Tunicaten, Amphioxus und die Mehrzahl der Anamnier unter den Wirbeltieren, also Angehörige der verschiedensten Stämme, stimmen in dieser Methode der Eibesamung überein, die sie mit den primitivsten Cölenteraten teilen. Es ist schwer zu entscheiden, was im Einzelfalle das Auftreten der Besamung des Eies im weiblichen

Körper veranlaßt hat, kein Zweifel aber ist, daß wir in dieser Art der Besamung einen Fortschritt zu erblicken haben. Das geht vor allem aus der erwähnten Differenzierung der Genitalapparate solcher Tiere hervor, die z. B. bei einem Leberegel einen höheren Grad erreicht hat als bei Amphioxus. Wir können sagen, daß überall, wo Tiere eine völlig terrestrische Lebensweise angenommen haben, die innere Besamung und entsprechende Ausgestaltung des Geschlechtsapparates stattfinden mußte. Weshalb aber auch viele Wassertiere, wie Schnecken, Cephalopoden, Selachier, die innere Besamung und mit ihr die Begattung angenommen haben, ist schwerer aus einer zwingenden äußeren Notwendigkeit abzuleiten.

Bei Gelegenheit der Besprechung der Genitalwege der Anneliden (S. 1008) wurde schon darauf hingewiesen, daß bei ihnen Exkretionsorgane in den Dienst der Keimzellenleitung treten können. Wenn man nun Anneliden und Vertebraten noch so wenig als Verwandte betrachten kann, so ist es doch eine auffallende und interessante Tatsache, daß auch bei den Wirbeltieren eine enge Verbindung zwischen Exkretions- und Genitalsystem auftritt, und zwar bei den höchstentwickelten Formen, den Säugetieren, an zwei verschiedenen Stellen, einer (nur beim Männchen ausgebildeten) zentralen und einer distalen im Sinus urogenitalis. Damit ist aufs neue Gelegenheit zu einer Komplikation gegeben, die bei den Amphibien, Sauropsiden und Monotremen durch eine andere ersetzt wird, durch die Verbindung zwischen Urogenitalsystem und Enddarm. So kommt es, daß bei den Wirbeltieren, auch bei solchen Formen, die einen primitiven Besamungsmodus haben (z. B. den Froschlurchen), das gesamte Leitungssystem für die Geschlechtsprodukte einen hohen Grad von Differenzierung und eine komplizierte Zusammensetzung zeigt.

Wenn gesagt wurde, die Gonaden entstünden bei Bilaterien aus der Körperschicht, die wir als Mesoderm bezeichnen, so kann hinzugefügt werden, daß auch die Leitungswege in ihren inneren Teilen meist mesodermaler Herkunft sind, daß dagegen zur Ausbildung der Organe, die an der Körperoberfläche liegen, sehr häufig das Ektoderm mit herangezogen wird. Als Beispiel mögen wieder die höheren Vertebraten dienen: Hier entstehen Gonaden und Hauptleitungswege (Müllersche und Wolffsche Gänge) aus dem Mesoderm. Beim Aufbau der Begattungsorgane ist in erster Linie das Ektoderm, bei dem des Sinus urogenitalis das Entoderm beteiligt.

So sehen wir in den verschiedenen Ausbildungsgraden der Genitalapparate eine, längst nicht immer durch die Funktion für uns hinlänglich erklärbare Fülle von Formen, die sogar zu großen Bauverschiedenheiten zwischen eng verwandten Familien, ja sogar Arten führen kann. Es gibt nahe verwandte Insektenspecies, die wegen der Verschiedenheit ihrer Begattungsorgane keine Kreuzung eingehen können, und man hat in dieser Verschiedenheit der Geschlechtsorgane das Hauptmittel zur Reinerhaltung der Art erblickt. Immer aber ist innerhalb der großen Tierstämme die Einheitlichkeit des Gesamtbaues gewahrt, und alle die zahllosen Modifikationen können immer nur Variationen eines für jede Klasse, Ordnung usw. gültigen Hauptplanes darstellen.

Mehr als andere Organe des Körpers sind die Geschlechtsorgane periodischen Schwankungen ihrer Gestaltung unterworfen. Es ist fraglich, ob es Tierformen gibt, die ihr ganzes Leben, von einem einmal erlangten Reifezustand an, gleichmäßig sexuell tätig sind. In der erdrückenden Mehrheit der Fälle trifft dies nicht zu, und dieser sexuelle Rhythmus, der sich, wie schon kurz erwähnt, zunächst an den Gonaden äußert, kann auch an den peripheren Teilen Erscheinungen verursachen. Die Verklebung der Scheide mancher Nager während der Brunst, das periodische Auftreten der Legeröhre des Bitterlingweibchens, das Schwellen der Kloakenlippen der weiblichen Tritonen während der Geschlechtstätigkeit gehören hierher.

Das zeigt uns wieder, wie die Gonade das in morphologischer wie in biologischer Beziehung eigentliche Zentrum des ganzen Geschlechtsapparates ist, deren Anwesenheit im Körper (vielleicht durch eine Art innerer Sekretion) so starke Wirkungen auf den Gesamtorganismus hervorruft, und die auf die ganzen einfachen oder komplizierten Apparate, die immer nur ihre Hilfsorgane darstellen, eine regulierende Funktion ausübt. Dabei ist es gleichgültig, ob sie einem männlichen, weiblichen oder zwitterigen Organismus angehört und ob sie selbst in diesem zweiten Fall ein Hode, ein Ovarium oder eine Zwitterdrüse ist.

Literatur. ***Bergmann und Leuckart,*** *Anatomisch-physiologische Uebersicht des Tierreiches. Stuttgart 1882.* — ***H. Blunck,*** *Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis. I. Teil: Die Begattung. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd.* **102**, *1912, S. 169.* — ***J. E. V. Boas,*** *Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbeltiere. Morphol. Jahrb., Bd.* **17**, *1891, S. 271.* — ***E. Bresslau,*** *Der Samenblasengang der Bienenkönigin. Zool. Anz., Bd.* **29**, *1905, S. 299.* — ***Claus-Grobben,*** *Lehrbuch der Zoologie, 2. Aufl. Marburg i. H. 1910.* — ***A. Fleischmann,*** *Das allgemeine Resultat meiner Phallusstudien. Sitzungsber. phys.-med. Soziet. Erlangen, Bd.* **38**, *1906, S. 357.* — ***H. Gadow,*** *Remarks on the cloaca and the copulatory organs of Amniota.*

Phil. Transact. Roy. Soc. London, Vol. 178 B, 1889, p. 5. — **C. Gegenbaur,** *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd.* 2. *Leipzig 1901.* — **U. Gerhardt,** *Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den Kopulationsorganen der Wirbeltiere, insbesondere der Amnioten. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool., Bd.* 1, *1909, S. 307.* — **R. Hertwig,** *Lehrbuch der Zoologie, 10. Aufl. Jena 1912.* — **E. Korschelt und K. Heider,** *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Allg. Teil,* I. *Bd. Jena 1902.* — **A. Lang,** *Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jenaische Ztschr., Bd.* 38, *1904, S. 1.* — **R. Leuckart,** *Die Parasiten des Menschen, Bd.* 1. *Leipzig 1880.* — **J. Meisenheimer,** *Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorganges und der Eiablage von Helix pomatia. Zool. Jahrb., (Systematik), Bd.* 25, *1907, S. 46.* — **Derselbe,** *Ueber die Beziehungen zwischen primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Schmetterlingen. Naturw. Wochenschr., N. F., Bd.* 35, *1909, S. 1.* — **E. Philippi,** *„Spermatophoren" bei Fischen. Verhandl. Deutsch. Zoolog. Ges. 1907, S. 105.* — **W. Schimkewitsch,** *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Stuttgart 1910.* — **H. Simroth,** *Abriß der Biologie der Tiere. Bd.* 2. *Leipzig ~~1901~~.* — **R. Wiedersheim,** *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 7. Aufl. Jena 1909.*

U. Gerhardt.

Geschmack.

1. Topographie. 2. Unbedingte Reflexe. 3. Schmeckstoffe. 4. Die vier Modalitäten. 5. Minima perceptibilia. 6. Elektrischer Geschmack. 7. Reaktionszeit. 8. Toxische Abänderung. 9. Kompensation und Kontrast.

1. Topographie. Das Geschmacksorgan ist in der ganzen Wirbeltierreihe in der Mundhöhle und ihrer Umgebung (nur bei den Fischen sehr viel weiter verbreitet) lokalisiert. Beim Menschen ist es im kindlichen Alter auch noch über die ganze Mundschleimhaut verbreitet. Später schränkt es sich jedoch mehr und mehr ein; die Zungenmitte, die Innenfläche der Wange, die Uvula und der harte Gaumen entbehren bei Erwachsenen der ursprünglichen Geschmacksfunktion völlig. Bei näherer Untersuchung findet man hingegen die Hinterfläche der Epiglottis und den weichen Gaumen mit einem schwachen Geschmackssinn ausgestattet.

Anatomisch enthalten alle diese Gegenden die sogenannten Schmeckbecher, in den weniger mit Geschmack versehenen Teilen als sporadisch eingestreute Gebilde, in den speziellen Geschmacksterritorien auf Papillen zu kleinen Systemen zusammengeordnet. Innerhalb der Schmeckbecher befinden sich, neben den Stützzellen, die epithelialen Schmeckzellen, denen zahlreiche Nervenenden sich anschmiegen. Die Schmeckzellen liegen zentral, jede Zelle in einer kleinen Spitze auslaufend, die in einem Porus zusammentreffen und der Diffusion der gelösten Schmeckstoffe zugänglich sind. Je eine der 8 bis 15 Papillae circumvallatae der Zungenbasis enthält in den Wänden des sie umgebenden Grabens 150 bis 200 solcher Schmeckbecher, während eine kleinere Zahl über die oberen Flächen der ungefähr 200 Papillae fungiformes der Zungenspitze und der Zungenränder zerstreut liegt.

Die Regio gustatoria entnimmt ihre Nerven mehreren Hauptstämmen, dem 5., 9. und 10. Hirnnerven und es erleichtert den Ueberblick sehr, wenn man hierin eine segmentale Anordnung sieht. Dann fehlt auch das „overlapping" (das Uebereinanderschieben) der Territorien, sowohl der genannten Stammgebiete unter sich, als der symmetrischen rechts und links, nicht.

Die vorderen zwei Drittel der Zunge werden durch Vermittlung des Nervus lingualis vom 5 Hirnnerven, das hintere Drittel vom Nervus glossopharyngeus, die Umgebung des Foramen coecum und der Kehldeckel durch Vermittlung des Nervus laryngeus superior vom 10. Hirnnerven versorgt.

Ueber den intermediären Verlauf, den die Fasern nehmen, herrscht einige Meinungsdifferenz. Was jene der vorderen zwei Drittel der Zunge angeht, so steht jedenfalls fest, daß die Mehrzahl ihren Weg zentralwärts durch die Chorda Tympani nimmt. Das geht aus den Befunden bei Patienten mit chronischer Otorrhöe hervor. Manchmal kann man dann die Chorda mit einer Sonde berühren, was eine Geschmacksempfindung hervorruft, während andererseits, wenn die Chorda nicht zu finden oder nicht reizbar ist, ein Verlust des Geschmackes über die vorderen zwei Drittel der Zunge festgestellt werden kann. Die Ausdehnung und Intensität dieser Ageusie schwankt jedoch individuell, weil wahrscheinlich durch die Paukenhöhlenerkrankung nur ein Teil der im Nervus lingualis verlaufenden Geschmacksfasern zerstört wird. Die meisten Autoren lassen die Chordafasern in ihrem weiteren Verlauf in den Trigeminus übergehen und mit diesem in die Medulla oblongata eintreten.

Das hintere Drittel der Zunge wird vom Glossopharyngeus innerviert, wie mit großer Wahrscheinlichkeit aus einer ganzen Reihe von Durchschneidungsversuchen mit nachfolgender Atrophie der Schmeckbecher der Papilla foliata (beim Menschen verkümmert), oder der Papillae circumvallatae, hervorgeht. Die Möglichkeit existiert jedoch, daß die Glossopharyngeusfasern bald wieder den Stamm dieses Nerven verlassen, um durch

den Plexus tympanicus hindurch zu gehen und später entweder im Trigeminus oder aufs neue im Glossopharyngeus aufgefunden zu werden. Dieser Umweg erklärt die Ageusie des hinteren Teils der Zunge nach der Stackeschen Radikaloperation des Mittelohrs. Alle diese Meinungen finden Stützen in klinischen Beobachtungen. Unter letzteren treten besonders die chirurgischen Fälle, wo wegen heftiger Trigeminusneuralgien das Ganglion Gasseri exstirpiert wurde, in den Vordergrund. Bald wurden noch vollständiger Trigeminusdurchschneidung die vorderen zwei Drittel, bald die ganze Zunge an der operierten Seite geschmacksunfähig gefunden. Vereinzelt war jedoch auch, obgleich die Operation vollständig gelungen war, der Geschmack erhalten geblieben. Krause, dem wir eine Monographie über die Trigeminusneuralgie verdanken, schließt aus seinen Befunden, daß große individuelle Verschiedenheiten vorkommen und die Geschmacksinnervation gelegentlich vom Glossopharyngeus aus, meistens aber von beiden Nerven besorgt wird.

2. Unbedingte Reflexe. Alle diese Bahnen führen zur Medulla oblongata und lösen hier für die Verdauung außerordentlich wichtige sogenannte unbedingte Reflexe aus. Die Tätigkeit der Speichel- und Magendrüsen wird größtenteils durch diesen wundervollen Mechanismus reguliert und darin liegt ohne Frage die Hauptbedeutung des Geschmacks. Ihr gegenüber verschwindet gewiß jeder kulinarische Genuß. Das Unbewußte ist auf diesem Gebiet ungleich wichtiger als jenes, was bewußt wird. Hiermit steht es wahrscheinlich im Zusammenhang, daß es bis jetzt noch nicht gelungen ist, der kortikalen Lokalisation der Geschmacksfunktion auf die Spur zu kommen. Bechterew verlegt sie experimentell in das Operculum.

3. Schmeckstoffe. In der Natur gibt es eine gewisse Zahl Stoffe, die in den Mund genommen, sich geschmacklos zeigen, d. h. weder einen Reflex noch eine Geschmacksempfindung auslösen. Manche andere jedoch schmecken. Sind sie in ihrem chemischen Charakter vollständig oder einigermaßen bekannt, so nennt man sie Schmeckstoffe in engerem Sinne. Die Zahl der Schmeckstoffe ist sehr groß und umfaßt die verschiedensten chemischen Körper.

Wenn ein Schmeckstoff im Mund eine Empfindung hervorrufen soll, haben nacheinander drei Vorgänge stattzufinden: 1. eine Auflösung in dem Mundspeichel, 2. eine Diffusion des Schmeckstoffes in den Porus des Schmeckbechers hinein, 3. ein Eindringen in die Schmeckzellen, wo die die Geschmacksempfindung hervorrufende chemische Reaktion sich abspielt.

Der erste Prozeß fällt bei dem Schmecken von Lösungen fort; er wird darin durch die Vermischung der beiden in Betracht kommenden Flüssigkeiten (schmeckende Lösung und Speichel) ersetzt. Die Diffusion findet immer statt und verursacht vielleicht öfters eine Trennung der chemischen Bestandteile des Schmeckstoffes, wenn mehrere Komponenten darin vorhanden sind. Auch das Eindringen in die Zellen kann in verschiedenem Grade und mit sehr differenter Geschwindigkeit zustande kommen. Aus allen diesen Gründen ist es möglich, daß Bestandteile, die sich im Schmeckstoff nebeneinander finden, in die Zellen erst nacheinander eindringen. Im allgemeinen werden bloß in Wasser lösliche Stoffe schmackhaft sein. Der kolloidale Zustand scheint, da er wahre, molekulare Löslichkeit des im Sol dispersierten Stoffes nur in sehr beschränktem Maße neben sich zuläßt, den Geschmack auszuschließen.

4. Die vier Modalitäten. Meistens sind die Schmeckstoffe verhältnismäßig einfache chemische Verbindungen; chemischen Körpern mit hohem Molekulargewicht geht gewöhnlich der Geschmack ab (Haycraft). Sinnesphysiologisch lassen sie sich in vier Gruppen ordnen:

Amara (Bitterstoffe)	Dulcia (Süßstoffe)
Glykoside	die Zuckerarten
Alkaloide	Glycerin
viele Amide	Glykol
Magnesiumsalze	Glykokoll
Cholate	Saccharin
Ureum	Dulcin
Aetherdampf	Asparaginsäure (die rechtsdrehende)
	Berylliumsalze
	Bleisalze
	Chloroformdampf

Salsa (Salze)	Acida (saure Stoffe)
die Chloride von Kalium, Natrium, Lithium, Calcium, Ammonium, manche Nitrate und Sulfate	alle anorganischen und organischen Säuren.

Manche Stoffe besitzen neben ihrem Hauptgeschmack auch noch einen Beigeschmack, welcher oft, aber nicht immer auf leichte Verunreinigungen zurückzuführen ist. Es gibt sogar eine gewisse Anzahl Stoffe, denen eine Doppelqualität zukommt, insofern als sie an der Spitze, den Rändern oder der Wurzel der Zunge verschieden schmecken (z. B. Kaliumchlorat, d-Mannose usw.). Endlich haben viele Stoffe außer einem Geschmack noch einen Geruch. Dieser läßt

sich dadurch beseitigen, daß man den betreffenden Stoff bei verschlossener Nase in den Mund nimmt und nicht schluckt. Jener Nebengeruch kann sogar von sekundärer Zersetzung des Mundepitheliums herrühren. v. Frey fand, daß der Geschmack der Lauge auf diese Ursache zurückzuführen sei. Auch für den Metallgeschmack läßt sich ähnliches behaupten (Herlitzka).

Namentlich aus theoretischen Gründen, anfänglich anschließend an die Valenzlehre, später an die Dissoziationstheorie, hat man sich in der Neuzeit vielfach bemüht, die Intensität, mit welcher bestimmte Schmeckstoffe einen Geschmack auslösen, messend zu verfolgen. Gewöhnlich geschah dies nach der Methode der Schwellenbestimmung in der Voraussetzung, daß die Schmeckintensität einer Substanz der Verdünnung, in welcher sie eine Geschmacksempfindung hervorzurufen imstande ist, umgekehrt proportional sei. Dabei wurde der betreffende Stoff in Wasser von nahezu 24° C. gelöst und eine Probe der Lösung, meistens 1 ccm, in den Mund genommen und gekostet. Zwischen den Versuchen muß der Mund selbstverständlich sorgfältig mit Wasser ausgespült oder etwas indifferent schmeckendes Brot genossen werden. Es zeigte sich, daß, wenn man einige unter sich äquimolekulare Säurelösungen ihrer Schwellenwerten nach vergleicht, denjenigen, welche am vollständigsten dissoziiert sind, der kleinste Schwellenwert, also der kräftigste Geschmack zukommt (Corin). Auch die Intensität des salzigen Geschmacks wird von der Zahl der freien Ionen, namentlich der Anionen beherrscht. Dabei ist für den Geschmack der chemische Charakter, dagegen nicht die Ladung der Ionen, bestimmend, denn von den in Salzlösungen vorkommenden positiv geladenen Ionen geben einige einen salzigen (Kochsalz), andere einen bitteren (Magnesiumsalze), ganz vereinzelte einen süßen Geschmack (Berylliumsalze). Nach Herlitzka wäre hierbei die präzipitierende Wirkung der Ionen auf die Kolloide der Schmeckzellen entscheidend.

Den Acidis und Salsis, deren Geschmack von den freien Ionen herrührt, hat man die beiden anderen Gruppen, die Dulcia und Amara gegenüberzustellen, in welchen das undissoziierte Molekül den Geschmack verursacht. Gänzlich ohne Bedeutung ist das nicht dissoziierte Molekül auch bei den Repräsentanten der Ionenschmeckstoffe nicht.

Unter den rein molekularen Schmeckstoffen findet man eine bunte Reihe der verschiedensten chemischen Körper. Die Zuckerarten und das Saccharin haben gewiß unter sich nicht die geringste chemische Verwandtschaft und dennoch kommt ihnen ein täuschend ähnlicher Geschmack zu. Sternberg will letzteres einer gewissen Harmonie sapiphorer Atomengruppen im Molekül zuschreiben.

5. Minima perceptibilia. Wenn man zur integralen Geschmacksprüfung mit im voraus sorgfältig bereiteten, in einem Thermostaten auf die erforderliche Temperatur gebrachten Lösungen arbeitet, und diese aus kleinen Bechergläschen auf die Zunge bringt, findet man in der Norm folgende Mittelwerte:

Minima perceptibilia.

Chininum muriaticum	0,004	mg pro ccm
Saccharin	0,001	,, ,, ,,
Chlornatrium	1	,, ,, ,,
Salzsäure	0,01	,, ,, ,,

Die gleiche Methode läßt sich anwenden, wenn man nicht den Schwellenwert des normalen Geschmackssinnes für irgendeinen Stoff kennen zu lernen beabsichtigt, sondern mit Hilfe des bekannten normalen Schwellenwertes die pathologisch modifizierten bei einem Patienten bestimmen will (Gustometrie). In einem solchen Fall verwendet man jedoch besser eine Reihe in Tropffläschchen bereit gehaltener Lösungen ansteigender Konzentration (Toulouse und Vaschide). Für die bittere Empfindung nimmt man eine Chinin-dibromhydrat- oder Chinin-sulfo-chlorhydratlösung 1:100000, 1:10000, 1:1000, 1:100, 1:10. Als Süßstoff kommt Zucker zur Verwendung und zwar in Lösungen von 1:10000, 1:1000, 1:100, 1:10. Für den salzigen Geschmack ist eine weit ausgedehntere Reihe angegeben, nicht weniger als 31 Fläschchen von einer Lösung 1:1000000 bis zur völligen Sättigung. Alle enthalten Chlornatrium. Die sauren Lösungen sind mit Zitronensäure hergestellt und zwar in Konzentrationen von 1:100000, 1:1000, 1:100, 1:10. Zu Vexierversuchen steht destilliertes Wasser bereit. Die einzige Schwierigkeit, welche diese hübsche Methode darbietet, ist der Umstand, daß die Lösungen, auch wenn sie unter Lichtabschluß aufbewahrt werden, alle 14 Tage erneuert werden müssen.

Wenn man den Patienten nicht integral zu prüfen wünscht, sondern auch den regionären Geschmack der verschiedenen Zungenbezirke bestimmen will, hat man die Lösung aus dem Tropffläschchen auf einen Pinsel zu tropfen und mit letzterem die Zunge zu berühren. Normaliter ist die Geschmacksschärfe für Süß am ausgesprochensten auf der Spitze der Zunge, am geringsten auf der Zungenwurzel. Die Empfindung des Bitteren ist maximal an der Basis, minimal an der Spitze. Die Sinnesschärfe für das Sauere ist an den Zungenrändern am größten, jene für das Salzige an der Spitze und an den Rändern (Kiesow, Haenig).

Theoretisch außerordentlich wichtig ist die Pinselmethode in den Händen

Oehrwalls geworden. Dieser entdeckte 1891 damit die disparate Verteilung der Geschmacksempfindung über die 125 unter den Bedingungen des Versuchs für ihn sichtbaren und für die Pinsel bequem erreichbaren fungiformen Papillen der Zungenoberfläche. 98 zeigten sich geschmacksempfindlich, aber nicht im gleichen Maße und auch nicht in derselben Weise. Als Schmeckstoffe zur Tränkung der 2 cm langen und 0,5 cm dicken zugespitzten Pinsel dienten vier Flüssigkeiten: 2% wässerige Lösung von Chininum muriaticum, 40% wässerige Zuckerlösung, 20% wässerige Chlornatriumlösung und 2% Weinsteinsäure in Wasser. Von den geschmacksempfindlichen Papillen waren 60 für Bitter, Süß und Sauer zugänglich, 64 für Bitter und Süß, 67 für Süß und Sauer, einige für nur eine Geschmacksempfindung mit Ausschluß der anderen, und zwar 3 für Süß und 12 für Sauer. Im ganzen fand Oehrwall 71 Papillen reizbar durch Chinin, 79 durch Zucker und 91 durch Weinsteinsäure. Eine Wiederholung der Untersuchung durch Kiesow gab ähnliche Ergebnisse, während sowohl Oehrwall als später Goldscheider die Mucosa zwischen den Papillen unbedingt geschmacksunempfindlich fand.

Für die Lehre der spezifischen Energien ist der Oehrwallsche Befund besonders günstig. Offenbar ist es der beschränkten Zahl der Schmeckzellen auf jeder Papille zuzuschreiben, daß die Empfindlichkeit der einzelnen Papillen unter sich so verschieden ist und auch qualitativ so weit auseinander geht. Denn bloß bei unendlich großer Zahl der Schmeckzellen würde die Möglichkeit einer vollkommen gleichmäßigen Verteilung über die 120 Papillen gegeben sein. Da es sich um verhältnismäßig wenig Schmeckbecher und eine nur wenige Male größere Zahl Schmeckzellen handelt, ist die Gruppenbildung dem Zufall gemäß notwendig ungleichartig. Man muß also in den individuellen Befunden auf die größten Verschiedenheiten in der regionären Empfindlichkeit gefaßt sein. Die klinisch regionäre Untersuchung hat sich daher nicht auf einen Schmeckstoff zu beschränken, sondern immer die vier Kategorien durchzuführen.

Will man nicht bloß die Papillae fungiformes, sondern auch mehr abgebogene Punkte der Zungenbasis oder sogar noch tiefere Teile des Pharynx und des Larynx untersuchen, so hat es seine Schwierigkeiten mit Pinseln zu arbeiten. In solchen Fällen hat Quix im Institut des Referenten stumpf endigende, abgebogene Glasröhren in Verwendung gebracht, die mit einem schmeckenden Hydrogel gefüllt wurden. Nachdem die Röhren unter Spiegelbeleuchtung eingeführt waren und die Oberfläche fast berührten, wurde das Gel mittels der Pistonwirkung einer Injektionsspritze vorgeschoben, so daß er mit der Schleimhaut Kontakt machte. Der Schmeckstoff verteilte sich dann in der die Schleimhaut bedeckenden Flüssigkeit und eine Empfindung wurde ausgelöst. Da die Zufügung von Gelatine zu einer Lösung ihre Geschmackswirkung herabsetzt, und auch sonst, wenn man umschriebene Reizung beabsichtigt, müssen möglichst große Konzentrationen genommen werden. Zweckmäßig erweisen sich 0,4% Chininum muriaticum, 40% Zucker, 20% Chlornatrium, 2% Salzsäure. Ein paar Tröpfchen Formaldehyd oder auch die Einwirkung von Formaldehyddampf macht die Gallerte sehr lange haltbar.

6. Elektrischer Geschmack. Es ist jedem Techniker bekannt, daß man eine Geschmacksempfindung bekommt, wenn die Elektroden einer Schwachstromkette auf die Zunge gebracht werden. Die Empfindung hält an, solange der Strom durchgeht. Stellt man eine der Elektroden irgendwo anders auf die Körperoberfläche und macht die differente Elektrode auf der Zunge zur Anode, so ist die Empfindung deutlich sauer. Umgekehrt entsteht der sogenannte alkalische Geschmack, der nach v. Frey eigentlich ein Geruch ist, wenn man die Zungenelektrode zur Kathode macht. Dann spürt man jedoch nachher einen schwachen, sauren Nachgeschmack und nebenbei ebenfalls etwas Prickeln und Brennen.

Das Minimum der Stromstärke, das diese Erscheinungen hervorruft, liegt bei 0,004 Milliampère.

Aus neueren Untersuchungen darf man die Schlußfolgerung ziehen, daß der elektrische Geschmack auf elektrolytischer Dissoziation des Speichels beruht. Letzteres enthält K.Na.Ca neben SO_4, Cl, PO_4 und CO_3. Durch den Strom wandern die Ionen zur Anode respektive zur Kathode. Während sie sich entladen und mit den OH, respektive H des Wassers verbinden, verursachen sie den alkalischen, respektive den saueren Geschmack. Zu gleicher Zeit reizt der Strom die zahlreichen, taktilen Elemente der Zunge, was der Grund ist der brennenden, prickelnden Nebensensation. Der Gegenstand erfuhr eine neue Bearbeitung durch von Zeynek. Er führte dabei die Nernstsche Theorie der Zersetzungsspannung ein, ausgehend von dem Gedanken, daß wenn der elektrische Geschmack als elektrolytische Stromwirkung zu deuten sei, die Geschmacksempfindung sich notwendig mit der Spannung des durch die Zunge geschickten Stromes ändern müsse, und wirklich stellt sich heraus, daß an der negativen Elektrode bei 0,7 Volt eine nicht charakterisierbare Empfindung, bei 1,5 Volt eine schwach alkalische, bei 2,0 Volt

ein deutlich laugenhafter Geschmack bemerkbar wird. An der positiven Elektrode erscheint bei 1,0 Volt ein leichtes Prickeln, bei 1,2 Volt ein stark säuerlicher, bei 1,5 Volt ein tintenhafter Geschmack.

7. **Reaktionszeit.** Die Reaktionszeit des Geschmacks, d. h. die Zeit zwischen dem Moment des Reizes und jenem der Empfindung ist außerordentlich lang. Bei festen Schmeckstoffen, wie einem aus Gentianwurzel geschnittenen Stift ist sie sogar mit einer gewöhnlichen Stopuhr bestimmbar, weil sie dann das Fazit aus Lösungszeit, Diffusionszeit und Reaktionszeit bildet. Aber auch wenn man Lösungen benützt, die man unmittelbar aus einer Pipette auf die Zunge tröpft, dauert es ziemlich lange, bevor die Empfindung folgt. Camerer und v. Vintschgau fanden an der Zungenspitze 0,160 bis 0,222 Sek., an der Zungenwurzel 0,502 bis 0,543 Sek.

8. **Toxische Abänderung.** Der Geschmack läßt sich in charakteristischer Weise durch mehrere Stoffe beeinflussen. Das Kokain z. B. hebt auffallenderweise den Geschmack viel rascher auf als die Tast- und Schmerzempfindungen. Auch die Qualitäten verhalten sich nicht gleich. Die Qualität, deren Wahrnehmung am frühesten und am ausgiebigsten durch Kokainisierung beeinträchtigt wird, ist das Bittere. Eine einmalige Pinselung der Zunge mit 2% Kokain genügt bereits, um den Geschmack von Chininum sulphuricum gänzlich aufzuheben. Die übrigen Qualitäten sind dann, wenn auch abgeschwächt, noch erhalten; erst durch wiederholte Pinselungen lassen sich alle Geschmacksempfindungen zum Verschwinden bringen (Kiesow). Ein anderer Stoff, dem eine noch deutlichere qualitative Auswahl der toxischen Wirkung zukommt, ist die Gymnemasäure (aus den Blättern des Gymnema Sylvestre, einer in Indien wachsenden Asklepiacee). Shore benützte eine 2% wässerige Lösung des Natriumsalzes und fand, daß eine Bepinselung der Zunge mit derselben den Geschmack für Süß völlig und auf längere Zeit tilgt. Es zeigte sich, das Zucker wie Sand und Chinin wie Kreide schmeckt. Die taktile Empfindung und das Schmerzgefühl bleibt unbeeinträchtigt und auch der salzige und der saure Geschmack bleibt so gut wie ganz erhalten. Sternberg benutzt gelegentlich, um eine Ageusie für Bitter auf einige Zeit hervorzurufen, eigens dazu angefertigte Gymnemasäuretabletten.

9. **Kompensation und Kontrast.** In absichtlich darauf gerichteten Versuchen, wie sie in der Neuzeit vielfach angestellt worden sind, ist man immer wieder zu der nämlichen Unterscheidung von 4 Qualitäten und nicht mehr gelangt, welche wir an unserer jetzigen Darstellung zugrunde gelegt haben. Diese 4 Modalitäten: Süß, Bitter, Sauer, Salzig werden von allen Autoren mit Sicherheit und ohne Uebergänge unterschieden. Ob sie Mischempfindungen zulassen, ist fraglich. Manche verneinen es. Andere, wie Kiesow, beschreiben sie mit so vielen Worten.

Der Mischgeschmack ist nach diesem nicht nur gleich einer Summe zweier an sich unvergleichlicher Qualitäten, sondern es resultiert daraus zugleich ein qualitativ Neues, das in die erzeugte Mischung als Grundgeschmack eingeht, aus dem man dann die denselben verursachenden Einzelempfindungen je nach der verwandten Lösungsstufe der letzteren herauserkennt. Dieser resultierende Grundgeschmack ist bei den Mischungen von Salzig und Süß, sowie bei denjenigen von Salzig und Sauer und Sauer und Bitter von so eigenartig qualitativer Färbung, daß man dafür gar keine Bezeichnung finden kann. Andererseits hat Kiesow auch Kompensationen beobachtet. In diesen Fällen entsteht kein Mischgeschmack, sondern die beiden Reizungen schwächen sich gegenseitig ab. Durch vorsichtige Mischung z. B. von Kakao und Zucker ist es sogar möglich, das Bittere des Kakao und das Süße des Zuckers bis zum völligen Verschwinden gegenseitig aufzuheben. Man ist dann der Indifferenzstufe sehr nahe. Freilich bleibt der Geruchskomponent, von dem man abstrahieren muß oder den man durch Zuhalten der Nase und Unterlassen jeder Schluckbewegung möglichst ausschließt. Sehr leicht jedoch überschreitet man die Indifferenzstufe, so daß wieder der eine oder andere Geschmack aus der Mischung hervortritt. Eine ähnliche Abschwächung bis zur fast völligen Indifferenz kann man bei Salzig und Sauer, sowie bei Sauer und Bitter bekommen, am besten immer durch schwache Konzentrationen der betreffenden Lösungen. Bei Süß und Salzig gelingt es wieder, die Indifferenzstufe völlig zu erreichen, so daß beide Geschmacksqualitäten einander aufheben. Auch G. Heymans hat wichtige Beobachtungen angestellt über die abschwächende Wirkung, welche die Gegenwart von anderen Schmeckstoffen für die Lösung, mit welcher geprüft wird, zustande bringt. Die einfache Reizschwelle Chininum muriaticum gegenüber betrage z. B. 0,0004%, so steigt sie durch die Anwesenheit von Salzsäure auf 0,026%, durch die Anwesenheit von Kochsalz auf 0,001%, während sie durch die Anwesenheit von Zucker nicht nennenswert geändert wird. Die einfache Reizschwelle Zucker gegenüber sei 0,58%, so steigt sie auf ungefähr die sechsfache Höhe bei Gegenwart von Salzsäure oder durch Chinin, während Kochsalz sie nahezu unver-

ändert läßt. Die einfache Reizschwelle für Kochsalz sei 0,25 %, dann steigt dieselbe bei Gegenwart von Salzsäure oder Chinin auf 1,7 %. Die einfache Reizschwelle für Salzsäure sei 0,035 %, dann steigt dieselbe bis zur zwölffachen Höhe bei Gegenwart von Chinin. Im allgemeinen kann man sagen, daß auch für diesen Sinn eine wirkliche Kompensation intensiv schmeckender Stoffe um so schwieriger ist, in je konzentrierterer Form dieselben gereicht werden. Wahrscheinlich spielt dabei die ungleiche Verteilung der mit den spezifischen Empfindlichkeiten ausgestatteten Geschmackszellen innerhalb der Mundhöhle eine Rolle. Beim Hin- und Herbewegen der Flüssigkeit durch die Mundhöhle ergibt sich eine große Verschiedenheit der resultierenden Empfindung und daher ist die Chance, die Indifferenzstufe zu überschreiten, weit größer als bei schwächeren Lösungen, deren resultierender Eindruck eher unter der Schwelle bleibt.

Auch Geschmackskontraste sind oft beobachtet. Das Kauen einer Kalmuswurzel, sagt Johannes Müller, macht die Kaffeemilch süßer erscheinen, die Hinzufügung einer 0,1-prozentigen Kochsalzlösung süßt eine 12-prozentige Zuckerlösung (Zuntz), durch das Ausspülen des Mundes mit einer 1-prozentigen Lösung von Kaliumchlorat erscheint ein nachträglich genommenes reines Wasser deutlich süß usw. Kiesow hat versucht, die Kontraste in einem Schema zu ordnen, auf welches verwiesen sei.

Zum Schluß ist es wichtig, noch ausdrücklich hervorzuheben, daß sich den Geschmacksempfindungen im täglichen Leben fast immer sowohl Geruchsempfindungen als Tast- und Temperaturempfindungen zugesellen. Es ist oft schwer, sie hiervon zu sondern. Im Experiment wendet man zu diesem Zweck, was den begleitenden Geruch angeht, ein abwechselndes Kosten mit offener und geschlossener Nase an, von der komplizierenden Temperaturempfindung befreit man sich durch vorhergehende sorgfältige Erwärmung der Flüssigkeit und von der vom einfachen Kontakt herrührenden Tastempfindung durch Auftropfen oder Aufgießen unmittelbar auf die Zunge. Die von der prickelnden Wirkung des Schmeckstoffes herrührende taktile Empfindung ist selbstverständlich bloß durch umsichtige Verdünnung der Lösung zu beseitigen.

Literatur. **Von Vintschgau**, *Der Geschmack in Hermanns Handb. d. Physiologie, Bd.* **2**, *S. 197, 1880.* — **Haycraft**, *Taste, Brain Vol.* **10**, *1887, p. 145.* — **Corin**, *Arch. de biologie, t.* **8**, *p. 121, 1888.* — **Oehrwall**, *Skand. Arch. f. Physiol., Bd.* **2**, *S. [illegible], 1891.* — **D. T. Haenig**, *Zur Psychophysik des Geschmackssinnes. Diss. Leipzig 1901.* — **H. Zwaardemaker**, *Ergebn. d. Physiol., Bd.* **2**, *1903, S. 699.* — **L. Marchand**, *Le goût. Paris 1903.* — **Kiesow**, *Wundts philosophische Studien, Bd.* **9**, **10**, **12**. — **N. Vaschide** *in Richets Dict. de Physiol, t.* **7**, *p. 619.* — **W. Sternberg**, *Geschmack und Geruch. Berlin 1906.* — **Derselbe**, *Kochkunst und ärztliche Kunst. Stuttgart 1907.* — **J. Larguier du Boucels**, *Le goût et l'odorat. Paris 1912.*

H. Zwaardemaker.

Gesichtssinn.

1. Anatomisches. Der dioptrische Apparat des Auges. 2. Akkommodation. Anomalien der Refraktion. Sehschärfe. 3. Raumsinn, Binokulares Sehen. 4. Störungen der Augenbewegungen. Schielen. 5. Lichtsinn und Farbensinn. 6. Farbenblindheit. 7. Theorien des Licht- und Farbensinnes.

1. Anatomisches. Der dioptrische Apparat des Auges. Vom optischen Standpunkte läßt sich das Auge als eine photographische Kammer betrachten, bei welcher das Objektiv durch das brechende System von Hornhaut und Linse (vgl. Fig. 1) gebildet wird, während der Mattscheibe des Apparates die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut im menschlichen Auge entspricht. Die angenähert kugelige Gestalt des letzteren wird der dreifachen Anforderung leichter Beweglichkeit und großen Gesichtsfeldes bei möglichster Raumersparnis gerecht.

Den wichtigsten Teil des Auges bildet die Netzhaut, die wir entwickelungsgeschichtlich als einen vorgeschobenen und entsprechend ausgebildeten Teil des Gehirnes betrachten können, auf welchem durch den brechenden Apparat reelle, umgekehrte, stark verkleinerte Bilder der Außenwelt entworfen werden. Die Netzhaut (Fig. 2) stellt sich als zartes, noch nicht $^1/_2$ mm dickes, im Leben fast durchsichtiges Häutchen dar, das der inneren Oberfläche der Aderhaut a glatt anliegt; von letzterer ist sie nur durch eine dünne Lage sechseckiger, mit dunklen Pigmentkörnchen gefüllter Zellen („Pigmentepithel" p) getrennt, welchen neben der optischen Funktion der Absorption des durch die Netzhaut gegangenen Lichtes offenbar noch eine wesentliche nutritive Rolle bei Aufnahme und Uebermittelung des vom Aderhautblute gelieferten Nährmaterials an die Stäbchen und Zapfen der Nezthaut oder bei der Bildung eines solchen zukommt.

Ueber die anatomischen Eigentümlichkeiten der Netzhaut orientieren die Abbildungen 2, 3 und 4. Figur 2 zeigt das Aussehen einer mit den gewöhnlichen Härtungs- und Färbungsmethoden behandelten Netzhaut; die etwas schematisierte Figur 3 zeigt die 10 Schichten, die man an ihr zu

unterscheiden pflegt: Am weitesten nach außen (aderhautwärts) liegt die Pigmentepithelschicht (I); nach innen folgt (II) die Schicht der Stäbchen und Zapfen, weiter (III) ein feines Grenzhäutchen („Limitans externa“), darauf (IV) die äußere Körnerschicht, (V) die äußere retikulierte Schicht, (VI) die innere Körnerschicht, (VII) die innere retikulierte Schicht, (VIII) die Schicht der Ganglienzellen, (IX) die Nervenfaserschicht und (X) das innere Grenzhäutchen. Ueber den Zusammenhang der einzelnen Schichten bezw. ihrer nervösen Elemente untereinander sind wir wesentlich durch Untersuchungen von Ramon y Cajal aufgeklärt. Die von Golgi in die Histologie

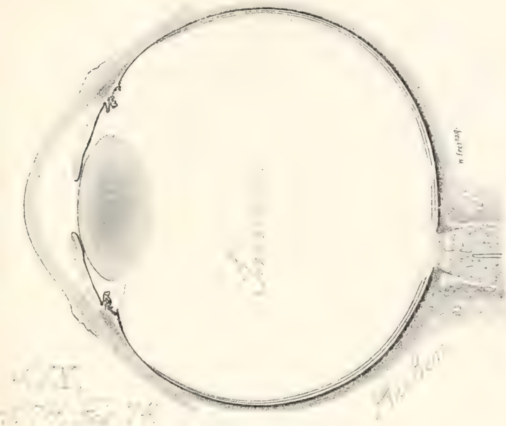


Fig. 1.

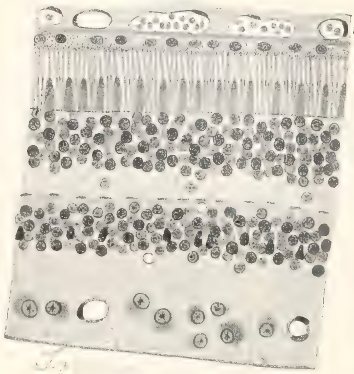


Fig. 2.

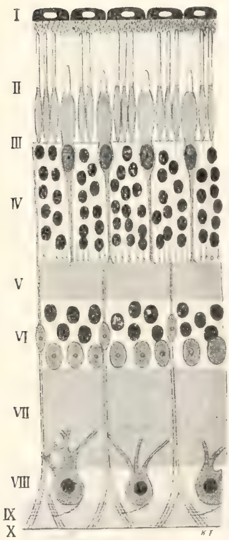


Fig. 3.

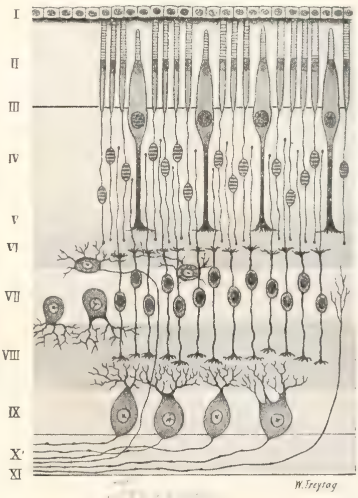


Fig. 4.

eingeführten Methoden der Silberbehandlung führen im wesentlichen zu Bildern, wie sie in Figur 4 wiedergegeben sind.

Ohne auf Einzelheiten einzugehen, sei nur hervorgehoben, daß die unter der Wirkung des Lichtes in einem Stäbchenaußengliede aufgetretenen Regungen zunächst bis zu dem knötchenförmigen inneren Ende der „Stäbchenfaser" fortgeleitet werden; hier wird die Regung von einem zweiten nervösen Elemente aufgenommen, das man als bipolare Zelle bezeichnet; die äußeren Fortsätze dieser Zellen umspinnen die Knötchen der Stäbchenfasern mit vielen feinen Fäserchen, während die inneren Endverzweigungen der gleichen Zellen sich auf die Ganglienzellen auflegen. In etwas anderer Weise verbinden sich die bipolaren Fasern, welche zur Weiterleitung der in den Zapfen entstandenen Regungen dienen, mit den entsprechenden Elementen (vgl. Fig. 4).

Wir fassen seit His und Waldeyer die einzelnen Nervenzellen des Zentralorgans mit ihren zugehörigen Fasern als elementare, mehr oder weniger selbständige Lebewesen auf, die man als Neurone bezeichnet hat. Die Vermittelung der in den Stäbchen und Zapfen unter der Wirkung des Lichtes ausgelösten Regungen zum Zentralorgan erfolgt somit nicht in einer einzigen ununterbrochenen Bahn, vielmehr haben wir in der Netzhaut 3 Neurone zu unterscheiden, welche durch die eben erwähnten feinen Verästelungen in innige Berührung miteinander treten. Das erste Neuron bilden die Neuroepithelzellen (Stäbchen und Zapfen), das zweite die Bipolaren, das dritte die Ganglienzellen mit den zugehörigen Nervenfasern.

Daß wirklich die Schicht der Stäbchen und Zapfen den optischen Empfangsapparat bildet, läßt sich unter anderem durch Beobachtung der sogenannten Gefäßschattenfigur dartun: In den mittleren Netzhautschichten breitet sich ein ziemlich reiches, der Ernährung der Netzhaut dienendes Gefäßnetz aus; fallen Strahlen von vorn ins Auge, so werfen diese Gefäße auf die hinter ihnen gelegenen Netzhautteile ihre Schatten. Unter gewöhnlichen Verhältnissen nehmen wir von letzteren nichts wahr infolge eines physiologischen Vorganges im perzipierenden Apparate, den wir nach Hering als lokale Adaptation bezeichnen (s. u.). Bedient man sich aber einer passenden punktförmigen Lichtquelle, indem man etwa durch ein feines Loch in einem dicht vor das Auge gehaltenen schwarzen Karton gegen den hellen Himmel blickt, und bewegt diese Lichtquelle rasch vor dem Pupillargebiete seines Auges, so ändert sich jetzt die Lage der Gefäßschatten auf der Neuroepithelschicht beständig und infolgedessen werden die Gefäßverästelungen mit überraschender Deutlichkeit sichtbar. Auch wenn man die Strahlen einer seitlich aufgestellten Lichtquelle mittels Konvexlinse auf der Oberfläche der Lederhaut sammelt und nun kleine Bewegungen mit der Linse ausführt, während das Auge auf eine passende dunkle Fläche gerichtet ist, kann man auf dieser insbesondere die größeren Netzhautgefäße sehr deutlich wahrnehmen. Kennt man das Ausmaß der Bewegungen der Lichtquelle und die Größe der scheinbaren Bewegungen der „entoptisch" gesehenen Netzhautgefäße auf der schwarzen Fläche, so läßt sich daraus der Ort der lichtempfindlichen Schicht berechnen. Er entspricht angenähert dem Orte der Stäbchen und Zapfen.

Durch vergleichende Untersuchungen über das Sehen der Tagvögel (s. u.) konnte ich die viel erörterte Frage, welcher Teil der Neuroepithelzellen, Innenglied oder Außenglied, als optischer Empfänger fungiert, dahin entscheiden, daß letzterer in den Außengliedern zu suchen ist.

Damit eine Lichtwahrnehmung zustande kommt, ist, wie wir sahen, die Reizung von Stäbchen und Zapfen erforderlich. Sehnervenfasern und Sehnervenstamm sind nicht durch Licht erregbar, daher vermag in jedem Auge jene etwas nach innen vom hinteren Pole gelegene Stelle der Netzhaut, die dem Eintritte des Sehnerven ins Auge entspricht (s. Fig. 1), kein Licht wahrzunehmen; man nennt sie den blinden oder (nach dem ersten Beobachter der einschlägigen Erscheinungen) Mariotteschen Fleck. Die perzipierenden Elemente vermitteln Lichtwahrnehmungen nicht nur bei Reizung durch Licht, sondern auch bei mechanischer oder elektrischer Reizung. Die bekannten Lichterscheinungen, die man wahrnimmt, wenn man mit dem Finger einen leichten Druck auf das Auge ausübt, wenn man nießt oder hustet, oder wenn man stärkere zuckende Augenbewegungen macht, sind durch solche mechanische Reizung des Neuroepithels bedingt. Geht ein galvanischer Strom durch das Auge, so erhält man eigenartige Lichterscheinungen, die je nach der Stromrichtung in charakteristischer Weise verschieden sind.

Die ältere Physiologie nahm an, daß auch mechanische Reizung des Sehnervenstammes Lichtempfindung hervorrufe; neuere Untersuchungen haben die Irrigkeit dieser Annahme dargetan. Durchschneidung gesunder Sehnerven, wie sie von Augenärzten gelegentlich vorgenommen werden muß, ruft keine Lichtempfindung hervor (die Durchschneidung ist sehr schmerzhaft, da die Hüllen des Sehnervenstammes reichlich mit sensiblen Nerven versehen sind).

Die Stäbchen und Zapfen (deren grob anatomisches Verhalten z. B. aus Figur 3 zu entnehmen ist) sind nicht gleichmäßig

über die Netzhaut verteilt; im menschlichen Auge sind die Stäbchen weitaus in der Ueberzahl: man zählt deren schätzungsweise 130 Millionen gegenüber nur etwa 7 Millionen Zapfen; letztere finden sich vorwiegend in den mittleren Netzhautpartien, in unmittelbarer Nähe der Stelle des direkten Sehens („Fovea centralis“) begegnen wir in einem kleinen Bezirke ausschließlich Zapfen und zwar solchen mit besonders langen, fast fadenförmigen Außengliedern; der Durchmesser der letzteren beträgt etwa 0,004 bis 0,005 mm (über die Frage der funktionellen Verschiedenheit von Stäbchen und Zapfen siehe weiter unten). Dieses „foveale Gebiet“ unterscheidet sich von der übrigen Netzhaut dadurch, daß in ihm die Netzhaut beträchtlich verdünnt und nur etwa 0,1 mm dick ist; sie ist hier durch Einlagerung eines diffusen Farbstoffes in mehr oder weniger großer Ausdehnung gelb gefärbt, daher wird die betreffende Partie als gelber Fleck oder Macula lutea bezeichnet. Diese Gelbfärbung ist bei verschiedenen Menschen verschieden stark und nimmt außerhalb des fovealen Gebietes an Intensität ziemlich rasch ab.

Eine wesentliche Verschiedenheit des chemischen Verhaltens von Stäbchen- und Zapfenaußengliedern ist in folgendem erkennbar: Die Netzhaut eines lange dunkel gehaltenen Säugetier- oder Froschauges erscheint, rasch ans Helle gebracht, schön purpurrot; die rote Farbe bleicht im Tageslichte in wenigen Sekunden aus; sie ist bedingt durch die Ansammlung eines äußerst lichtempfindlichen roten Farbstoffes („Sehpurpur“, Boll, Kühne, 1877) in den Außengliedern der Stäbchen. Dagegen hat man bis jetzt in den Außengliedern der Zapfen keinen Purpur nachweisen können; auch in den Netzhäuten der vorwiegend oder ausschließlich Zapfen führenden Augen verschiedener Tagvögel und Reptilien ist Sehpurpur bisher nicht gefunden worden. Es ist wahrscheinlich, daß die Ansammlung des Sehpurpurs im Dunkeln das Auge besonders geeignet macht, bei schwacher Beleuchtung zu sehen (vgl. auch S. 1050).

Verbindung des Auges mit dem Zentralorgan. Die Regungen, die das Licht im optischen Empfangsapparate, also in den Außengliedern der Stäbchen und Zapfen der Netzhaut hervorruft, werden durch die Fasern des Sehnerven dem Zentralorgan zugeleitet. Diese Fasern, die mit den Ganglienzellen der innersten Netzhautschicht in kontinuierlichem Zusammenhange stehen, gehen an einer als Chiasma bezeichneten Stelle an der Basis des Gehirns eine partielle Kreuzung ein, derart, daß die den beiden schläfenwärts gelegenen Netzhauthälften zugehörigen Fasern jedes Sehnerven ungekreuzt zum Gehirn ziehen, während die den nasenwärts gelegenen Netzhauthälften zugehörigen Fasern sich im Chiasma kreuzen und somit zur gegenüberliegenden Hirnhälfte verlaufen. Daher müssen, wenn zentralwärts von diesem Kreuzungspunkte die Leitungsbahn an irgendeiner Stelle, z. B. in der rechten Hirnhälfte, durch einen krankhaften Prozeß unterbrochen ist, die beiden rechten Netzhauthälften beider Augen funktionsunfähig sein, d. h. es fallen bei solchen Kranken für beide Augen die linken Gesichtsfeldhälften aus („homonyme Hemianopsie“).

Indem man eine genügend große Zahl von Gehirnen anatomisch untersuchte, die von solchen mit Hemianopsie behafteten Kranken herrührten, konnte man den Verlauf der Sehfasern im Zentralorgan ziemlich genau verfolgen und feststellen, daß das „Sehzentrum“, d. i. jene Gruppe von Ganglienzellen der Großhirnrinde, bis zu welchen die Sehfasern verfolgt werden können, an einer bestimmten Stelle des Hinterhauptlappens des Gehirnes gelegen ist, die von der Hirnanatomie als Cuneus bezeichnet wird. Auch Zerstörung dieser Stelle hat halbseitige Blindheit zur Folge.

Wird das Chiasma in seiner Mitte in der Richtung von vorn nach hinten durchtrennt, was z. B. infolge schwerer Verletzungen oder durch den Druck von Geschwülsten zustande kommen kann, die sich unter dem Chiasma entwickeln, so werden die beiden nasalen Netzhauthälften, also die beiden seitlich gelegenen Gesichtsfeldhälften funktionsunfähig. Man bezeichnet die so bedingte Störung als bitemporale oder Scheuklappenhemianopsie. Das Gesagte zeigt, in welcher Weise bestimmte Anomalien des Gesichtsfeldes für die Lokalisation von Krankheitsherden im Gehirne verwertet werden können.

Die Aderhaut (a, Fig. 2) dient wesentlich der Ernährung der lichtempfindlichen Netzhautpartien und stellt sich dementsprechend in der Hauptsache als ein außerordentlich gefäßreiches Kapillarnetz dar, das die genügende Zufuhr von Nährmaterial zu jenen garantiert. Der Glaskörper ist nur als ein durchsichtiges Füllmaterial für den zur Erzeugung geeigneter Bilder auf der Netzhaut erforderlichen Zwischenraum zwischen letzterer und der Linse zu betrachten, die Lederhaut bildet die feste Hülle, die den ganzen, so empfindlichen Apparat zusammenhält und schützt.

Der Eintritt der Strahlen ins Auge wird dadurch ermöglicht, daß an der Vorderseite der Lederhaut eine angenähert kreisförmige Partie von ca. 12 mm Durchmesser durch das nahezu durchsichtige Gewebe der Hornhaut ersetzt ist.

Zwischen Hornhaut und Linse ist die Iris oder Regenbogenhaut in den optischen Apparat eingeschaltet; die von ihr umschlossene runde Pupille dient wesentlich dazu, die Menge des in das Auge einfallenden Lichtes einigermaßen zu regulieren, indem sie sich bei zunehmender Helligkeit verengt, im Dunkeln erweitert. Außerdem hat sie die Aufgabe, die peripheren Partien von Hornhaut und Linse in ihrer optischen Wirkung auszuschalten; diese sind im allgemeinen wesentlich weniger regelmäßig gewölbt als die mittleren, daher wird ein durch letztere allein entworfenes Netzhautbild im allgemeinen schärfer sein als ein solches, an dessen Zustandekommen auch die peripheren Hornhaut- und Linsenpartien beteiligt wären.

Damit das vom brechenden Apparate entworfene Bild an der richtigen Stelle, d. i. in der Ebene der Stäbchen und Zapfen zustande kommt, ist erforderlich, daß den Krümmungen der brechenden Medien sowie ihren gegenseitigen Abständen bestimmte Werte zukommen. Die für die Dioptrik des normalen Auges wichtigsten einschlägigen Zahlen sind folgende:

	mm
Der Krümmungsradius der mittleren Hornhautteile beträgt im Mittel	ca. 7,8
Der Krümmungsradius der vorderen Linsenfläche im ruhenden Auge	10,00
Der Krümmungsradius der hinteren Linsenfläche	6,00
Die Dicke der Hornhaut in deren Scheitel etwas weniger als	1,00
Die Tiefe der vorderen Kammer, d. i. der Abstand von der hinteren Hornhautfläche zur vorderen Linsenfläche	2,6
Die Dicke der Linse	ca. 4,00
Der Abstand der lichtempfindlichen Netzhautschicht vom Scheitel der Hornhaut, d. i. die Achsenlänge des Auges	ca. 24,00

Ueber die Schärfe der durch die brechenden Medien des Auges auf der Netzhaut entworfenen Bilder herrschen vielfach unzutreffende Ansichten. Schon die Unregelmäßigkeiten in der Wölbung der Hornhaut, die auch in ihren am besten gewölbten pupillaren Teilen nicht aplanatisch ist, bedingen eine gewisse, mehr oder weniger große Unschärfe des Netzhautbildes; diese wird noch erhöht durch Unregelmäßigkeiten der Brechung in der Linse, sowohl an deren beiden Flächen als insbesondere in der Linsenmasse selbst: Letztere besteht aus zahlreichen annähernd konzentrisch umeinandergelagerten Faserschichten, deren Brechungsindex von der äußersten Rinde zu den mittleren, als Kern bezeichneten Partien allmählich zunimmt; die durch die Linse tretenden Strahlen erfahren bei jedem Uebergange von einer Schicht zu einer anderen mit anderem Brechungsindex eine Ablenkung, die zum Teile keine ganz regelmäßige ist und so zu weiterer Unschärfe des Netzhautbildes beiträgt. An jeder einzelnen Linsenfaser wird (ebenso wie auch in der Hornhaut) eine gewisse Menge Lichtes diffus zerstreut, im Vergleiche mit der Lichtzerstreuung in einer homogenen Glaslinse ist jene in der menschlichen Linse verhältnismäßig groß.

Auch der Glaskörper ist nicht vollkommen durchsichtig, sondern enthält, auch im normalen Auge, insbesondere in seinem hinteren Abschnitte feine Trübungen in Form von Flöckchen und Fasern, die insbesondere bei Betrachtung großer, gleichmäßig heller Flächen durch die von ihnen auf der Netzhaut entworfenen Schatten sichtbar werden können und unter dem Namen Mouches volantes bekannt sind.

Eine weitere Beeinträchtigung der Reinheit des Netzhautbildes wird dadurch bedingt, daß die brechenden Medien nicht achromatisch sind.

Wenn wir trotz aller dieser Unregelmäßigkeiten und trotz des entsprechend unscharfen Netzhautbildes doch verhältnismäßig scharf zu sehen vermögen, so beruht dies, wie Hering zeigte, wesentlich auf der von ihm als Nebenkontrast bezeichneten und in der Wechselwirkung der Sehfeldstellen begründeten Eigentümlichkeit unseres Sehorgans, vermöge deren auf der Netzhaut schwächer belichtete Stellen neben stärker belichteten dunkler erscheinen und umgekehrt stärker belichtete neben weniger lichtstarken heller gesehen werden (vgl. auch S. 1048).

Die von einem leuchtenden Punkte ausgehenden Strahlen erfahren an den Rändern der Pupille eine Ablenkung durch Beugung des Lichtes, in deren Folge z. B. bei einem Pupillendurchmesser von 4 mm von einem punktförmigen Objekte ein scheibenförmiges Netzhautbild von ca. 0,0061 mm Durchmesser entsteht (die Größe desselben hängt auch von der Wellenlänge des einfallenden Lichtes ab).

Nach dem Gesagten ist es physikalisch vollständig ausgeschlossen, daß von einem leuchtenden Objektpunkte auf der Netzhaut ein Bild entstehen kann, das nicht größer ist als der Durchmesser eines einzelnen Zapfenaußengliedes; auch bei genauester Einstellung des Auges auf ein punktförmiges Objekt kommt nicht ein punktförmiges, sondern stets ein scheibenförmiges Netz-

hautbild von mehr oder weniger großem Durchmesser zustande, dessen Lichtstärke an verschiedenen Punkten des Scheibchens infolge jener unregelmäßigen Lichtbrechung nicht unwesentlich verschieden sein kann. Von dieser „Lichtfläche" müssen wir nach Hering die wesentlich durch physiologische Vorgänge bestimmte „Empfindungsfläche" unterscheiden. Die Helligkeitsverteilung in der letzteren wird wesentlich beeinflußt durch die eben erwähnte Wechselwirkung der Sehfeldstellen, d. i. den auf Kontrast beruhenden subjektiven Helligkeits- bezw. Dunkelheitszuwuchs an der Grenze von Hell und Dunkel.

2. Akkommodation, Anomalien der Refraktion, Sehschärfe. Mit dem photographischen Apparate hat das Auge auch die Fähigkeit gemein, in verschiedenen Abständen befindliche Gegenstände nacheinander deutlich abzubilden, d. h. auf verschiedene Entfernungen einzustellen; bei ersterem geschicht dies bekanntlich durch Aenderung des Abstandes zwischen Objektiv und Mattscheibe, im menschlichen Auge dagegen durch Aenderung der Wölbung, insbesondere der vorderen Linsenfläche. Diese Wölbungsänderung („Akkommodation") geht im wesentlichen in der folgenden Weise

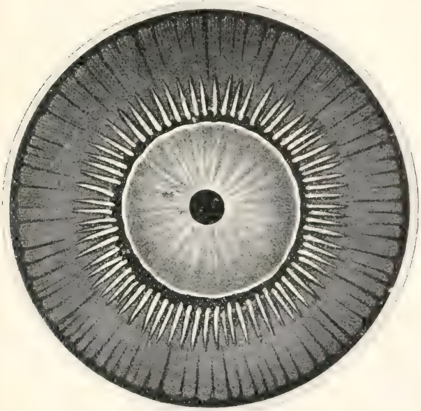


Fig. 5.

vor sich: Die Linsenfasern, die von einem zarten homogenen Häutchen, der Linsenkapsel, umschlossen und zusammengehalten werden, bilden im jugendlichen Alter eine verhältnismäßig weiche Masse, die bei Einwirkung äußerer Kräfte entsprechend leicht ihre Gestalt ändert. Zahlreiche feinste radiär verlaufende Fäserchen, das Aufhängeband der Linse („Zonula zinnii") befestigen letztere an dem sie umgebenden Gewebe, dem Ciliarkörper (vgl. auch Fig. 1 und 5).

Die dunklen, radiär gestellten Leisten des letzteren sind im wesentlichen für die Ernährung des Auges und die Produktion der intraokularen Flüssigkeit von großer Bedeutung; außerdem birgt der Ciliarkörper zwei Muskeln, von welchen der eine aus zirkulären Fasern besteht, die einen zum Linsenäquator angenähert konzentrisch verlaufenden Ring bilden, während die anderen, radiären Muskelfasern von der Grenze zwischen Hornhaut und Lederhaut entspringend nach rückwärts ziehen und sich in der Aderhaut ausbreiten. Beide wirken in der Weise, daß durch ihre Zusammenziehung die Fortsätze des Ciliarkörpers und damit die Ursprungsstellen der Zonulafasern dem Linsenrande genähert werden. Dies führt zu einer Entspannung der Zonulafasern, in deren Folge sich die Linse ihrem stärker gewölbten ~~Ruhezustande~~ nähern muß, und zwar ist es wesentlich die Vorderfläche der Linse, die bei der Akkommodation stärker gewölbt wird; der Radius derselben, der im ruhenden Auge ca. 10 mm beträgt, verkleinert sich bei stärkerem Akommodieren im jugendlichen Auge bis zu einem Werte von nur etwa 6 mm.

Die Frage nach dem Mechanismus der Akkommodation im Menschenauge ist lange Zeit Gegenstand lebhafter Erörterungen gewesen. Während Helmholtz zuerst die eben erwähnte Ansicht äußerte, daß die Wölbungsvermehrung der Linse Folge einer Entspannung der Zonula sei, vertreten andere Autoren die Meinung, daß die Akkommodation durch vermehrte Zonulaspannung zustande komme. Den endgültigen Beweis für die Richtigkeit der Helmholtzschen Auffassung konnte ich durch den Nachweis erbringen, daß bei starker willkürlicher oder durch Krampfgifte (Eserin) hervorgerufener Kontraktion des Ciliarmuskels die Linse der Schwere folgend nach unten sinkt und bei zuckenden Bewegungen des Auges hin- und herschlottert, was natürlich nur bei völliger Erschlaffung der Zonula möglich ist.

Helmholtz hatte weiter die Annahme gemacht, daß die Linse, ihr Aufhängeband und die Aderhaut eine vollständig geschlossene, vom Glaskörper prall ausgefüllte Kapsel bilden sollten und daß der Druck der Flüssigkeit die Spannung der genannten Teile werde unterhalten müssen. Dieser Teil der Helmholtzschen Theorie ist heute nicht mehr haltbar. Denn hiernach müßte die verminderte Spannung bezw. Entspannung des Aufhängeapparates bei der Akkommodation von einer entsprechenden Herabsetzung des Glaskörperdruckes begleitet sein. Ich konnte aber zeigen, daß die fraglichen Teile bei unverändertem Glaskörperdrucke das eine Mal gespannt, das andere Mal völlig entspannt sind.

Der vorher erwähnte Beweis der akkommodativen Entspannung des Aufhängeapparates der Linse läßt sich unter anderem durch folgende Versuche erbringen: Jede normale Linse zeigt gewisse Unregelmäßigkeiten ihres Baues in Gestalt kleiner, in oder zwischen den Fasern gelegener Herde oder Kügelchen, die man sich mittels „entoptischer" Beobachtung leicht sichtbar machen kann: Man hält dazu in die Ebene des vorderen Brennpunktes des Auges (ca. 13 mm vor den Hornhautscheitel) einen schwarzen Karton, in dessen Mitte sich eine feinste Oeffnung befindet. Die durch diese tretenden Strahlen sind nach der Brechung in der Linse zueinander parallel (vgl. Fig. 6), daher wird

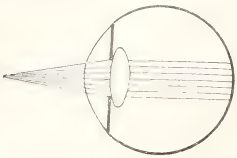


Fig. 6.

jede kleine Trübung usw. in der Linse einen entsprechenden Schatten auf die Netzhaut werfen und so im „entoptischen Linsenbilde" leicht sichtbar werden. Wenn man nun bei unveränderter Blickrichtung stark akkommodiert, sieht man das entoptisch gesehene Linsenbild sich in seiner Lage zum Pupillenbilde verschieben; Analyse und Messung dieser Verschiebungen bei verschiedenen Kopfhaltungen ergibt, daß bei maximalem Akkommodieren die Linse der Schwere nach um ca. $^1/_4$ mm heruntersinkt.

Der graue Star beruht auf ausgedehnteren Trübungen der Kristalllinse. Die durch ihn hervorgerufenen Sehstörungen lassen sich bei sonst normalem Auge durch operative Entfernung der Linse beseitigen. Ein derartiges staroperiertes Auge verhält sich im wesentlichen wie ein hochgradig übersichtiges; durch Vorsetzen einer passenden Konvexlinse vor das Auge („Starglas") läßt sich die optische Wirkung der aus dem Auge entfernten Kristalllinse ersetzen; da ein solches staroperiertes Auge natürlich akkommodationslos ist, bedarf es, um in verschiedenen Entfernungen scharf zu sehen, verschieden starker Gläser. Für die meisten praktischen Bedürfnisse genügt ein Glas für die Ferne, ein zweites für deutliches Sehen in Leseentfernung.

Auch über den Akkommodationsvorgang in der Tierreihe sind die Meinungen lange geteilt gewesen; erst die Untersuchungen der letzten Jahre haben hier Klarheit gebracht. Auf der niedersten Stufe in der Wirbeltierreihe, beim Amphioxus, stellen sich die Sehorgane als einzelne lichtempfindliche Zellen dar, die zum Teile von Pigment umhüllt sind. Das Bedürfnis zu einer Einstellung auf verschiedene Entfernungen liegt in solchen Augen noch nicht vor. Auf einer etwas höheren Stufe stehen die Augen von Nautilus (Kopffüßer), die im wesentlichen nach dem Prinzip der sogenannten Lochkamera gebaut sind: Die lichtempfindliche Schicht kleidet die innere Oberfläche eines angenähert kugeligen Hohlraumes aus, der an seiner distalen Seite mit einer kleinen, runden Oeffnung versehen ist. Durch eine solche Lochkamera werden bekanntlich auch ohne Linse umgekehrte Bilder von der Außenwelt entworfen, doch sind diese im allgemeinen ziemlich lichtschwach; verschieden weit entfernte Gegenstände werden in solchen Augen angenähert gleich scharf auf der Netzhaut abgebildet, daher ist auch hier ein Bedürfnis für akkommodative Aenderungen noch nicht vorhanden. Ein solches tritt erst ein, wenn verhältnismäßig große Linsen reelle Bilder auf der Netzhaut entwerfen, die aber nur für einen bestimmten Objektabstand, d. h. für eine bestimmte Einstellung des Auges maximal scharf sind. Solches ist der Fall bei Amphibien, Sauropsiden und Säugern, unter den Wirbellosen bei den meisten Cephalopoden.

Bei Fischen und Amphibien erfolgt die akkommodative Einstellungsänderung durch Aenderung des Abstandes der Linse von der Netzhaut, während die Wölbung der hier sehr harten Linse unverändert bleibt. Das Prinzip der Einstellungsänderung ist also hier im wesentlichen ein ähnliches wie bei unseren gewöhnlichen photographischen Apparaten. Bei den meisten Fischen ist das Auge im Ruhezustande für mehr oder weniger große Nähe eingestellt, durch Kontraktion eines unten an die Linse tretenden Muskels kann diese der Netzhaut genähert und dadurch das Auge auf größere Entfernung eingestellt werden.

Bei den Amphibien ist das Auge im Ruhezustande auf große Entfernung eingestellt, durch Kontraktion eines Muskels (bei den Anuren) oder zweier Muskeln (bei den Urodelen) wird die Linse von der Netzhaut entfernt und dadurch das Auge auf größere Nähe eingestellt.

Bei Reptilien und Vögeln erfolgt, wie ich zeigen konnte, die akkommodative Einstellungsänderung in wesentlich anderer Weise und zwar so, daß ein in der Iris nahe deren Wurzel gelegener ringförmiger Muskel, indem er sich kontrahiert, auf die peripheren Teile der hier sehr weichen Linse drückt; dadurch wird diese im Pupillargebiete stark nach vorn gewölbt. Am leichtesten lassen diese interessanten Veränderungen sich bei Tauchervögeln (z. B. beim Kormoran) verfolgen, da diese, um sowohl in Luft als auch unter Wasser deutlich sehen zu können,

eine verhältnismäßig sehr große Akkommodationsfähigkeit besitzen müssen.

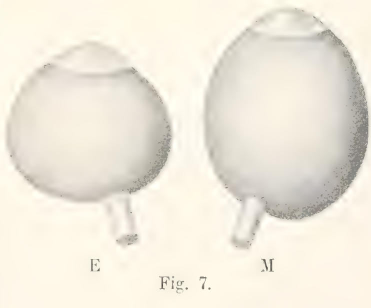
Also nur bei Sauropsiden und Säugern erfolgt die Akkommodation durch Gestaltsveränderung der Linse, der Mechanismus ist aber bei beiden durchaus verschieden. Bei den Sauropsiden steht die Linse während der Akkommodation unter erhöhtem Drucke und entfernt sich dabei von ihrer weniger stark gewölbten Ruheform, im Säugerauge dagegen steht die Linse während der Akkommodation unter verringertem Drucke und nähert sich ihrer stärker gewölbten Ruheform.

Die Fähigkeit der Akkommodation wird beim Menschen mit zunehmendem Alter immer geringer; dies ist aber nicht etwa durch Abnahme der Kraft des Akkommodationsmuskels, sondern durch die mit dem Alter zunehmende Härte der Linse bedingt. Die jugendliche Linse bildet, wie wir sahen, eine verhältnismäßig sehr weiche Masse, während die Linse eines 70-jährigen so hart geworden ist, daß sie bei Einwirkung äußerer Kräfte ihre Gestalt nur wenig oder gar nicht mehr ändert.

Die Abnahme der Weichheit der Linse mit zunehmendem Alter kommt beim Sehen normaler Augen darin zum Ausdrucke, daß der kleinste Abstand vom Auge, in dem noch scharf gesehen werden kann, mit den Jahren immer größer wird. Wir bezeichnen diese kleinste Entfernung, in der wir z. B. feinste Schrift noch entziffern können, als den Nahepunkt (punctum proximum). Für ein normales Auge liegt dieser z. B. im Alter von 10 Jahren in einem Abstande von ca. 7 cm, das heißt ein solches Auge kann feinste Schrift noch in 7 cm Abstand deutlich lesen. Im Alter von 20 Jahren ist der Nahepunkt schon auf 10 cm, beim 30-jährigen auf ca. 14 cm hinausgerückt, beim 45-jährigen liegt er in ca. 33 cm Entfernung. Da wir beim Lesen und Schreiben das Buch bezw. die Schrift gewöhnlich ca. 30 bis 35 cm entfernt vom Auge halten und da die Abnahme der Weichheit der Linse in verschiedenen Augen in sehr ähnlicher Weise vor sich geht, stellen sich bei den meisten Menschen mit normalen Augen um das 45. Jahr die Beschwerden ein, die man als Alterssichtigkeit (Presbyopie) bezeichnet; diese bedeutet also nicht, wie der Laie vielfach meint, eine Abnahme der „Sehkraft", sondern erklärt sich einfach aus der Zunahme der Härte der Linse; die Störung ist durch passende Gläser leicht zu beheben. Im Alter von 65 bis 70 Jahren ist die Linse so hart geworden, daß sie akkommodativer Gestaltsveränderungen überhaupt nicht mehr fähig ist; dabei kann sie aber im wesentlichen durchsichtig geblieben und daher die Sehschärfe des Auges ebenso gut sein, wie früher.

Alles bisher Besprochene gilt für das „normale" Auge. Als normalsichtig oder emmetropisch bezeichnen wir ein Auge, das im Ruhezustande, also bei entspannter Akkommodation, auf unendliche Entfernung eingestellt ist, d. h. parallel auf die Hornhaut fallende Strahlen auf der Netzhaut vereinigt. Es ist dazu erforderlich, daß die Wölbungen von Hornhaut und Linse die oben angeführten normalen Werte zeigen und daß das Auge die normale Achsenlänge von 24 mm hat. Ist eine dieser Bedingungen nicht erfüllt, so werden parallel auffallende Strahlen im ruhenden Auge nicht auf der Netzhaut vereinigt; man bezeichnet solche Augen als ametropisch.

Kurzsichtigkeit. Von den so zustandekommenden „Refraktionsanomalien" interessiert uns hier in erster Linie die Kurzsichtigkeit oder Myopie. Sie ist allgemein dadurch gekennzeichnet, daß parallel auf das Auge fallende Strahlen vor der Netzhaut zur Vereinigung kommen, daher in größerer Entfernung befindliche Gegenstände ohne optische Hilfsmittel nicht deutlich gesehen werden können, wohl aber dem Auge nähere Objekte. Die häufigste Ursache der Kurzsichtigkeit ist eine Verlängerung der Augenachse infolge von Dehnung des hinteren Augenabschnittes. Das kurzsichtige Auge braucht also in seiner vorderen Hälfte vom normalen nicht wesentlich verschieden zu sein, dagegen ist der hintere Abschnitt mehr oder weniger stark und mehr oder weniger unregelmäßig nach hinten ausgebuchtet. In Figur 7 zeigt E



E M

Fig. 7.

das Aussehen eines angenähert normalen, M dasjenige eines hochgradig kurzsichtigen Auges. Von den verhältnismäßig geringfügigen absoluten Verschiedenheiten, die hier in Betracht kommen, geben folgende Zahlen eine Vorstellung. Ein sonst normales Auge, dessen Achse nur um einen Millimeter größer als normal (also 25 statt 24 mm lang)

ist, vermag ohne Glas nur solche Gegenstände deutlich zu sehen, die 33 cm oder weniger vom Auge entfernt sind. Bei hohen Graden von Kurzsichtigkeit ist die Augenachse um 6 bis 8 mm oder noch mehr verlängert, ein derartiges Auge kann ohne Glas nur solche Gegenstände deutlich sehen, die etwa 5 bezw. nur 4 cm von ihm entfernt sind. Wird aus solchen kurzsichtigen Augen die Linse entfernt, wie es z. B. bei der Staroperation der Fall ist, so können sie, sofern sie sonst gesund sind, jetzt ohne Brille auf größere Entfernungen deutlich sehen, da die auffallenden Strahlen nur noch an der Hornhaut gebrochen werden, deren hintere Brennweite etwa 30 bis 31 mm beträgt.

Auf diesen Umstand hat man den vor etwa 20 Jahren viel erörterten Vorschlag gegründet, aus solchen hochgradig kurzsichtigen („achsenmyopischen") Augen die Linse, auch wenn sie völlig klar und durchsichtig ist, zu entfernen (sogenannte operative Behandlung der Myopie). Das Verfahren bringt, wenn es gut gelingt, zweifellos dem hochgradig Kurzsichtigen wesentliche Vorteile, leider ist es aber nicht ganz ungefährlich, insbesondere wird nach den meisten bisher vorliegenden Statistiken die Gefahr der Netzhautablösung, die schon für das nicht operierte myopische Auge nicht ganz gering ist, durch die Operation noch etwas vergrößert; auch Glaskörpertrübungen und Netzhautveränderungen werden danach nicht selten beobachtet. Diese Umstände sind für die Mehrzahl der Operateure bestimmend gewesen, das Verfahren, das in den neunziger Jahren des vorigen Jahrhunderts viel geübt worden war, wieder zu verlassen.

Die Kurzsichtigkeit durch Achsenverlängerung ist nicht ein angeborener, sondern ein erworbener Zustand, d. h. der Myopische kommt im allgemeinen mit normaler Augenachse zur Welt und erst während des Lebens erfolgt deren allmähliche Verlängerung durch Dehnung des hinteren Abschnittes; in der Regel nimmt diese am meisten etwa zwischen dem 8. bis 20. Jahre zu, bei einem kleineren Teile der Kurzsichtigen auch noch im späteren Leben. Der Umstand, daß gerade während der Schulzeit diese „Progression der Myopie" auffällig ist, macht es wahrscheinlich, daß das fortgesetzte Nahesehen hier eine wesentliche Rolle spielt („Schulmyopie"), und es ist wohl nicht zweifelhaft, daß, wenngleich auch bei der Landbevölkerung mit verhältnismäßig kurzem Schulbesuche hochgradige Kurzsichtigkeit vorkommt, die starke Inanspruchnahme der Augen durch Lesen und Schreiben im Entwickelungsalter dem Fortschreiten der Myopie förderlich ist. Die meisten Augenärzte stimmen heute darin überein, daß der wesentlichste die Myopie fördernde Faktor in der Konvergenz der Augenachsen beim Nahesehen zu suchen ist; denn mit dieser Konvergenz ist, wie sich leicht nachweisen läßt, eine deutliche Steigerung des Binnendruckes im Auge verbunden, und unter der längere Zeit andauernden Wirkung dieses Druckes kommt es bei den zu Myopie „disponierten" Augen zur Dehnung des hinteren Abschnittes. Was wir freilich unter dieser „Disposition" zur Myopie zu verstehen haben, ist noch nicht genügend geklärt. Einen das Auftreten der Myopie wesentlich begünstigenden Faktor stellt zweifellos die Erblichkeit dar: Für Kinder eines oder zweier kurzsichtiger Eltern ist die Wahrscheinlichkeit, daß sie kurzsichtig werden, viel größer als für die Kinder normalsichtiger Eltern.

Aus dem über den Einfluß der Konvergenz Gesagten ergibt sich, daß Bestrebungen, das Auftreten oder Fortschreiten der Myopie zu hindern, wesentlich auf eine Minderung der Konvergenz gerichtet sein müssen; in den Schulen hat dies insbesondere durch möglichst günstige hygienische Bedingungen hinsichtlich Beleuchtung usw., dann durch tunlichste Einschränkung andauernder Naharbeit zu geschehen, bei den kurzsichtig werdenden oder gewordenen Kindern durch ständiges Tragen angenähert vollkorrigierender Gläser, d. h. solcher, die dem Kurzsichtigen das Lesen in größerem Abstande, also bei möglichst geringer Konvergenz der Augenachsen gestatten.

Uebersichtigkeit. Bei Uebersichtigkeit (Hypermetropie) vereinigen sich die Strahlen im ruhenden Auge hinter der Netzhaut; die häufigste Ursache für diese Anomalie ist eine abnorme Kürze der Augenachse. Während aber bei der Myopie nur die Länge des Auges abnorm, und zwar zu groß ist, finden wir im hypermetropischen Auge im allgemeinen alle Durchmesser verkürzt, d. h. das Auge als Ganzes ist etwas zu klein. Während der Kurzsichtige ohne Hilfsmittel in der Ferne überhaupt nicht deutlich sehen kann, vermag der Uebersichtige innerhalb gewisser Grenzen (wenigstens in der Jugend) seinen dioptrischen Fehler durch Akkommodation auszugleichen. Die gesteigerte Inanspruchnahme der Akkommodation beim Uebersichtigen führt zu einer Reihe von Störungen, die durch zweckmäßige Behandlung zu einem großen Teile leicht behoben werden können. Insbesondere können verschiedene Formen von Kopfschmerzen, die man früher vielfach als neuralgische usw. aufgefaßt und behandelt hat, wesentlich durch zu starke Inanspruchnahme der Akkommodation bedingt sein („akkommodative Asthenopie").

Astigmatismus. Wir hatten für die bisher besprochenen Refraktionszustände angenommen, daß die Wölbung der Hornhaut eine angenähert gleich-

mäßig sphärische sei; dies ist aber auch in den als völlig normal zu bezeichnenden Augen nicht der Fall; vielmehr pflegt auch in solchen die Hornhautkrümmung im senkrechten Hornhautschnitte eine etwas stärkere zu sein als im wagerechten; daher wird von einem punktförmigen Objekte auf der Netzhaut nicht wieder ein punktförmiges Bild entworfen, weshalb man die fragliche Abweichung als Astigmatismus bezeichnet; im „normalen" Auge ist dieser so gering, daß er keine für die gewöhnlichen Berufstätigkeiten störende Minderung der Sehschärfe bedingt; ist dagegen die Differenz in der Krümmung der beiden Hauptschnitte der Hornhaut eine größere, so können dadurch stärkere Störungen (Undeutlichsehen, Verzerrtsehen usw.) hervorgerufen werden, die sich innerhalb ziemlich weiter Grenzen durch geeignete Zylindergläser ausgleichen lassen.

Sehschärfe. Die mehr oder minder große Fähigkeit eines Auges, kleine Gegenstände deutlich zu unterscheiden, pflegt man als dessen Sehschärfe zu bezeichnen. Man kann sie ausdrücken durch das „kleinste Netzhautbild", d. h. den kleinsten Abstand zwischen zwei eben noch gesondert wahrgenommenen Netzhautbildpunkten; die Sehschärfe ist diesem kleinsten Netzhautbilde umgekehrt proportional. Die Größe des letzteren wird bei gleichem optischem Apparate wesentlich beeinflußt durch die Lichtstärke der Objektpunkte bezw. den Unterschied zwischen der Lichtstärke von Objekt und Grund.

In der Regel benutzt man als Maß der Sehschärfe die Werte des „kleinsten Gesichtswinkels", d. i. des Winkels, welchen die von den beiden Endpunkten des kleinsten Netzhautbildes durch den hinteren Knotenpunkt des schematischen Auges gezogenen Strahlen einschließen. Bei Beobachtungen an dunklen Punkten auf hellem Grunde ergab sich für diesen Winkel ein Mittelwert von ca. einer Minute.

Diesem Werte entspricht eine Netzhautbildgröße von 0,00436 mm, was ungefähr mit den Werten für die Durchmesser der Zapfen an der Stelle des direkten Sehens übereinstimmt (s. oben). Man bestimmt auf dem eben angeführten Wege, wie Hering hervorhob, nur die Grenze des optischen Auflösungsvermögens, nicht aber die Feinheit des optischen Raumsinnes. Messungen über die kleinsten noch eben erkennbaren Lageverschiedenheiten, wie sie z. B. Wülfing anstellte, indem er einen feinen Spalt über einem anderen seitlich verschob, ergaben, daß noch Verschiebungen erkannt werden können, die einem Gesichtswinkel von nur 10 bis 12 Sekunden entsprechen.

Hering untersuchte die Frage nach den Grenzen der Sehschärfe mit Hilfe des binokularen Sehens, indem er eine Glastafel benutzte, auf der sich jederseits mehrere Gruppen von vertikalen Strichen befanden, deren gegenseitiger Abstand für das eine Auge ziemlich genau 1 mm, für das andere zum Teil um kleine Bruchteile eines Millimeters kleiner war. Bei binokularer Verschmelzung erscheinen einzelne Striche deutlich näher oder ferner als die benachbarten. Es ergab sich so als Grenzwert des binokularen stereoskopischen Sehens ein Winkel von 11 Sekunden; zu ähnlichen, zum Teil noch etwas kleineren Werten war auch Pulfrich gekommen. Hering zeigte, daß auch diese Werte sich nach der üblichen Auffassung der Zapfen als räumlicher Seheinheiten erklären lassen.

3. Raumsinn, Binokulares Sehen. Aus der Lehre vom Raumsinne des Auges können hier nur einige der wesentlichsten Fragen berührt werden; zu eingehender Orientierung verweisen wir auf die klassische Darstellung von Ewald Hering (1879), dem wir auch auf diesem Gebiete die bedeutendste Förderung verdanken.

Unser Sehorgan im weiteren Sinne wird gebildet von den beiden Augen, den beiden Sehnerven und den zugehörigen (d. h. am Zustandekommen der Gesichtswahrnehmungen beteiligten) Hirnteilen. Mit Hering bezeichnen wir dieses ganze Organ als „Doppelauge" und unterscheiden an ihm den dioptrischen Apparat als das „äußere Auge", von dem als „inneres Auge" zu bezeichnenden nervösen Sehorgan.

Wenn ein normales Augenpaar nach weit entfernten Gegenständen, z. B. gegen den Sternhimmel, blickt, so tritt in der räumlichen Erscheinungsweise der Sterne keine Aenderung ein, wenn eines der Augen ganz oder teilweise verdeckt wird; die Lage der Bilder auf beiden Netzhäuten, bei welcher solches der Fall ist, bezeichnen wir als die korrespondierende, und die Stellen der beiden Netzhäute, auf welchen hierbei das Bild eines und desselben Sternes liegt, nennen wir korrespondierende oder Deckstellen. Jedem solcher Deckstellenpaare entspricht in einem gegebenen Sehfelde ein und derselbe Ort, an dem die von ihnen ausgelösten Empfindungen erscheinen. Solche zwei Punkte auf beiden Netzhäuten, welche nicht Deckpunkte sind, heißen disparate; für das Folgende interessieren uns in erster Linie die querdisparaten, das sind solche Punktpaare, die korrespondierenden Querschnitten, aber disparaten Längsschnitten der Netzhaut angehören.

Ist die Anordnung der korrespondierenden oder Deckpunkte beider Netzhäute bekannt, so läßt sich ermitteln, welche Punkte des Außenraumes für jede bestimmte Augen-

stellung auf Deckpunkten zur Abbildung kommen. Man bezeichnet die Gesamtheit der Punkte, die dieser Bedingung entsprechen, als den Horopter. Allgemeine Lösungen der mathematischen Aufgabe des Horopterproblems haben Hering und Helmholtz gegeben. Als empirischen Horopter bezeichnet man den Inbegriff aller Stellen des binokularen Gesichtsraumes, an welchen für eine gegebene Augenstellung kleine, genügend deutliche Gegenstände nicht in Doppelbildern, sondern einfach gesehen werden.

Ueber die Richtung, in welcher die Außendinge gesehen werden, sei aus Herings Untersuchungen nur folgendes angeführt: Wenn wir bei geradeaus gerichtetem Kopfe unsere Gesichtslinien kreuzen, so erscheinen uns Gegenstände, die auf einer der beiden Gesichtslinien sich befinden, also in ganz verschiedenen Richtungen vor dem Kopfe liegen, dennoch in einer und derselben Richtung, und zwar bei symmetrischer Kreuzung der Gesichtslinien auf der scheinbaren Medianlinie, d. i. einer etwa von der Mitte zwischen beiden Augendrehpunkten senkrecht zu der letztere verbindenden Linie nach vorn verlaufenden Geraden. Als Hauptsehrichtung bezeichnen wir die Linie, in der alle auf der Stelle des direkten Sehens abgebildeten Gegenstände erscheinen. Auch je zwei anderen korrespondierenden Richtungslinien oder Visirlinien (das sind die Geraden, die einen Außenpunkt mit seinem Bildpunkte auf der Netzhaut verbinden), entspricht im Sehraume eine einfache Sehrichtungslinie, auf welcher alles das gesehen wird, was im Raume auf ersteren gelegen ist. Man kann nach Hering ein annäherndes Bild von den Sehrichtungen erhalten, wenn man sich an Stelle der beiden wirklichen Augen in der Mitte zwischen diesen ein einziges Auge denkt, auf dessen Netzhaut die Netzhautbilder der beiden wirklichen Augen so übertragen sind, daß sie in Beziehung zum horizontalen und vertikalen Mittelschnitte dieses Mittelauges ebenso angeordnet sind, wie auf jeder Netzhaut in Beziehung zum mittleren Längs- und mittleren Querschnitte. Die Richtungslinien in einem solchen imaginären Einauge („Cyclopenauge“) entsprechen dann annähernd den Sehrichtungen.

Die Stellung der Augen ist abhängig von der Lokalisierung der Aufmerksamkeit; letztere bestimmt zugleich die Lokalisierung des Kernpunktes und damit den scheinbaren Ort des fixierten Objektes. Stellung und Bewegungen der Augen an sich haben somit keinen Einfluß auf die Lokalisierung und sie beeinflussen diese letztere nur scheinbar insoweit, als sie der Ausdruck der jeweiligen Lokalisierung der Aufmerksamkeit und des dadurch bedingten absoluten Raumwertes der Netzhautstellen sind. Eine derartige Auffassung ist zuerst von Hering vertreten worden, gegenüber der früheren Annahme, nach der die Lokalisierung auf Grund von Muskelempfindungen oder von Innervationsgefühlen der Augenbewegungsmuskeln erfolgen sollte. „Denkt man sich, daß der jeweilige Ort der Aufmerksamkeit bedingt ist durch einen bestimmten psycho-physischen Prozeß, so kann man diesen Prozeß auch zugleich als das physische Moment gelten lassen, welches die entsprechende Innervation der Augenmuskeln auslöst.“ Als das Motiv für Augenbewegungen sind also im allgemeinen Ortsveränderungen der Aufmerksamkeit anzusehen, wenngleich es im besonderen Falle möglich ist, die Aufmerksamkeit wandern zu lassen, ohne daß sofort auch entsprechende Augenbewegungen ausgelöst werden.

Betrachten wir den Sternhimmel, so werden, da die Bilder aller binokular gesehenen Objektpunkte angenähert auf Deckstellen liegen, je zwei Deckstellen in angenähert gleicher Weise gereizt. Fallen dagegen die Bilder von nicht im Horopter gelegenen Dingen auf die Netzhaut, so können Bilder verschiedener Außendinge auf Deckstellen fallen. Von den unter solchen Verhältnissen wahrnehmbaren Erscheinungen seien hier nur die folgenden erwähnt. Bildet sich auf korrespondierenden Netzhautteilen beiderseits ein Grund von derselben Farbe, auf der einen Netzhaut aber zugleich eine gut vom Grunde abstechende Figur ab, so sehen wir letztere im allgemeinen ebenso deutlich, als wenn sie sich zugleich auf der anderen Netzhaut in korrespondierender Weise abbildete. Wenn somit auf der einen Netzhaut eine scharfe Grenze zwischen zwei verschiedenfarbigen Flächen liegt, während über die korrespondierende Stelle der anderen Netzhaut das Bild eines gleichartigen Grundes gebreitet ist, so wird im gemeinsamen Gesichtsfelde der Grenzkontur sichtbar, weil die dem Kontur angrenzenden Teile des Grundes über die entsprechenden Teile des anderen Netzhautbildes den Sieg davontragen und die ihnen entsprechende Empfindung gleichsam unterdrücken: „Prävalenz der Konturen“ (Hering). Verlaufen in beiden Netzhautbildern Konturen so, daß sie nur mit je einem Punkte auf Deckstellen liegen, so scheinen sie zwar an der diesem Deckstellenpaare entsprechenden Stelle des Sehfeldes sich zu durchkreuzen, aber immer so, daß bald der eine Kontur mittels der ihn umsäumenden Teile seines Grundes den anderen unterbricht, bald wieder dieser den ersteren: „Wettstreit der Konturen“. Die Bedeutung von Prävalenz und Wettstreit der Konturen liegt nach Hering darin, daß durch sie die Fusion beider Netzhaut-

bilder verhindert und jedem derselben eine gewisse Selbständigkeit gewahrt wird.

Die *Querdisparation* zusammengehöriger Netzhautbilder ist von besonderem Interesse durch die Bedeutung, die ihr bei der binokularen Tiefenwahrnehmung zukommt. Von den einschlägigen Verhältnissen mögen die folgenden, von *Hering* angegebenen Versuche eine Vorstellung geben: Man blicke durch eine kurze, weite, vor beide Augen gehaltene Röhre nach zwei mattschwarzen steifen Drähten, die in vertikaler Stellung auf passenden Stativen (etwa Bleiklötzchen) vor einem gleichmäßigen Hintergrunde verschieblich sind, und fixiere den einen, in mittlerer Sehweite feststehenden Draht.

Nähert man, während der eine Draht binokular fixiert wird, den zweiten dem Auge, so liegen dessen Bilder auf disparaten Stellen beider Netzhäute, und zwar haben sie in diesem Falle gekreuzte (ungleichseitige) quere Disparation; befindet sich dagegen der zweite Draht in größerer Entfernung als der fixierte, so haben die zugehörigen Netzhautbilder ungekreuzte (gleichseitige) Disparation. Ueberschreitet die Disparation eine gewisse Größe, so erscheint der Draht in Doppelbildern; im folgenden ist nur von solchen Disparationen die Rede, bei welchen noch nicht doppelt gesehen wird. Die systematische Untersuchung in der angedeuteten Weise ergibt, daß alle im Längshoropter gelegenen und daher auf korrespondierenden Längsschnitten abgebildeten Linien oder Punkte mit großer Bestimmtheit in einer Fläche erscheinen, welche entweder eine Ebene oder eine sehr schwach gekrümmte Zylinderfläche ist, sowie daß alle diesseits der Längshoropterfläche gelegenen Punkte oder Linien, deren Netzhautbilder also eine gekreuzte quere Disparation haben, *vor* jener Fläche erscheinen, dagegen alles jenseits des Längshoropters Gelegene und deshalb mit ungekreuzter Disparation Abgebildete *hinter* der Fläche erscheint, in der das im Längshoropter Gelegene gesehen wird. Letztere Fläche heißt die *Kernfläche* des Sehraumes; in ihr erscheint alles, was sich korrespondierend oder nur mit Längsdisparation abbildet; sie scheidet im Sehraume das mit gekreuzter Disparation Gesehene von dem mit ungekreuzter Disparation Gesehenen; je größer die Querdisparation eines doppelten Netzhautbildes ist, desto weiter erscheint das entsprechende Sehding hinter oder vor dieser Kernfläche.

Solange man den einen, feststehenden Draht mit beiden Augen fixiert, genügt, wenn der andere vom beobachtenden Augenpaare entfernt oder ihm genähert wird, schon eine sehr geringe Verschiebung, um ihn deutlich näher bezw. ferner erscheinen zu lassen als den anderen. Schließt man dagegen ein Auge, beobachtet also nur unokular, so begeht man in der Schätzung der gegenseitigen Lage der beiden Drähte überraschend große Fehler. Der geschilderte Versuch, der in der praktischen Augenheilkunde zur Beantwortung der Frage nach der Tiefenwahrnehmung Augenkranker große Bedeutung erlangt hat, zeigt, daß die Lokalisierung nach der Tiefe nur bei zweiäugigem Sehen eine sichere, bei einäugigem dagegen sehr unbestimmt ist.

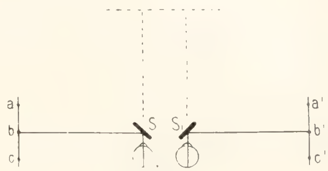


Fig. 8.

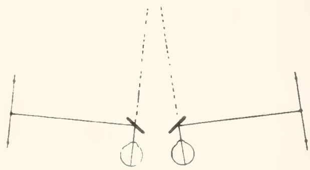


Fig. 8a.

Bringt man (Fig. 8) vor jede der beiden horizontalen, geradeaus gerichteten Gesichtslinien unter einem Winkel von 45^0 je einen kleinen Spiegel (s und s_1) und auf den beiden Ebenen a b c und a′, b′, c′ eine in geeigneter Weise hergestellte projektivische Zeichnung eines Außendinges, so erhalten beide Netzhäute das gleiche Bild, wie sie es beim Betrachten des wirklichen Außendinges selbst haben. Eine solche Vorrichtung, mit deren Hilfe jedem einzelnen Auge ein besonderes Gesichtsfeld geboten wird, der Inhalt beider Gesichtsfelder aber im Sehfelde vereint zur Erscheinung kommt, heißt eine haploskopische (*Hering*). Sie läßt sich unschwer auch zur Beobachtung bei wechselnder Konvergenz der Gesichtslinien herrichten (Fig. 8a) und eignet sich gut zum Studium der binokularen Verschmelzung korrespondierender oder disparater Netzhautbilder bei ruhendem Blicke. Im wesentlichen ähnlichen Aufgaben dienen verschiedene von *Wheatstone*, *Brewster* u. A. angegebene stereoskopische Vorrichtungen, mit dem Unterschiede, daß es bei letzteren sich darum handelt, auch bei *bewegtem* Blicke durch Verschmelzung der beiden Stereoskopbilder

ähnliche oder die gleichen Wahrnehmungen zu vermitteln, wie die betreffenden wirklichen Objekte sie vermitteln würden.

Die in den gebräuchlichen Stereoskopen benutzten Stereoskopbilder müßten, um den wirklichen Objekten räumlich ähnliche Bilder zu geben, bei sehr starker Konvergenz der Gesichtslinien betrachtet werden. Die Betrachtung mit geringerer Konvergenz, wie es bei den üblichen Stereoskopen der Fall ist, führt zu einer Verzerrung der Gegenstände insbesondere nach der Dimension der Tiefe.

Bei weit entfernten Gegenständen sind die von ihnen auf beiden Netzhäuten entworfenen Bilder nicht wesentlich voneinander verschieden, daher fehlt hier die durch die Disparation vermittelte Wahrnehmung des Reliefs mehr oder weniger vollständig; sie kann aber beträchtlich gesteigert werden, wenn man künstlich den gegenseitigen Abstand beider Augen genügend vergrößert, so daß die jetzt von zwei entsprechend weit voneinander entfernten Punkten aufgenommenen Netzhautbilder entsprechend mehr voneinander verschieden sind. Hierzu dienen die von Helmholtz angegebenen telestereoskopischen Vorrichtungen, deren Prinzip nebenstehendes Schema erläutert. Die beiden Spiegelpaare SS bezw. S_1S_1 bedingen, wie

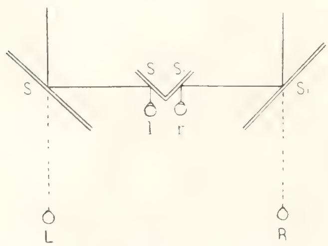


Fig. 9.

leicht ersichtlich, daß die auf den beiden Augen l und r entworfenen Netzhautbilder so erscheinen, als ständen die Augen so weit voneinander ab, wie L und R der Figur. Die Möglichkeit, auf diese Weise auch für weit entfernte Gegenstände genaue Entfernungsmessungen vorzunehmen, hat in neuerer Zeit zur Konstruktion stereoskopischer Entfernungsmesser geführt. Hierher gehören u. a. die Relieffernrohre von Zeiß, bei deren größtem die beiden Objektive 2 m voneinander entfernt stehen.

Auf photographischem Wege erhält man telestereoskopische Bilder, indem man einen entfernten Gegenstand von zwei genügend weit voneinander entfernten Standpunkten aufnimmt. Beträgt der gegenseitige Abstand der beiden Aufnahmepunkte z. B. 65 m, so kann man an passenden Aufnahmen noch auf 2 km Abstand Tiefenunterschiede von 1 m deutlich wahrnehmen. Zur Ausmessung der relativen Abstände der gesehenen Gegenstände geht man entweder so vor, daß man unter den beiden Okularen der stereoskopischen Vorrichtung je eine feine Marke anbringt, von welchen die eine gegen die andere meßbar verschoben werden kann (auf diesem Prinzip beruht der vielbenutzte Stereo-Komparator von Pulfrich), oder man bringt an passender Stelle auf einer durchsichtigen Platte zwei Skalen mit verschieden weit voneinander entfernten vertikalen Strichen (s. oben) an. Die binokular gesehenen Striche scheinen in verschiedener Entfernung zu schweben und dienen zur Bestimmung des wirklichen Abstandes der in gleicher Entfernung wie die betreffenden Striche erscheinenden Gegenstände.

Die binokulare Tiefenwahrnehmung kommt nach Hering wesentlich dadurch zustande, daß den Deckstellen der Netzhaut zwar identische Breiten- und Höhenwerte zukommen, daß sie dagegen hinsichtlich der Tiefenwahrnehmung nicht gleichwertig sind; vielmehr kommt den von den Deckstellen ausgelösten Empfindungen angeborenermaßen ein verschiedener räumlicher Charakter, ein verschiedener „Tiefenwert" zu; Helmholtz nahm zwar gleichfalls an, daß die Tiefenwahrnehmung durch angeborene Verschiedenheit der Empfindungen zweier Deckstellen ermöglicht werde, glaubte aber, daß die von der rechten Netzhaut ausgelösten Empfindungen sämtlich durch ein unbekanntes Quale von jenen der linken verschieden seien, welches Quale aber keinen räumlichen Charakter habe, sondern nur mit dazu benutzt werde, aus der Empfindung die entsprechende räumliche Vorstellung gestalten zu lernen.

Jedes einzelne Auge kann durch sechs Muskeln in ansehnlichem Umfange nach verschiedenen Richtungen gedreht werden. Vier von diesen heften sich hinter dem Hornhautrande oben, unten, innen und außen an die Lederhaut an, sie werden als die vier geraden Augenmuskeln bezeichnet. Weiter dienen der Bewegung des Auges zwei schiefe Muskeln, die von oben innen und von unten innen nach rückwärts verlaufend hinter dem Aequator des Augapfels sich an letzteren anheften.

Der oben besprochenen sensorischen Korrespondenz beider Netzhäute entspricht eine motorische Korrespondenz der beiden Augen: Wir können diese nicht unabhängig voneinander bewegen, vielmehr erfolgen die im Dienste des Sehens erforderlichen Bewegungen beider Augen stets so, wie wenn es sich um ein einziges Organ handelte; ein und der-

selbe Willensimpuls beherrscht beide Augen gleichzeitig (Hering). So heben und senken wir beide Augen gleichzeitig, in analoger Weise geht die Rechts- und Linkswendung vor sich und ebenso erfolgt bei allen, auch bei unsymmetrischen Konvergenzbewegungen eine auf beiden Augen gleich große Innervation zur Mehrung bezw. Minderung der Konvergenz. Fixiere ich z. B. einen rechts von mir ziemlich nahe gelegenen Gegenstand, so erfolgt eine derartige unsymmetrische Konvergenz; sie kommt dadurch zustande, daß mit dem beiderseits gleich großen Impulse zur Rechtswendung gleichzeitig ein beiderseits gleichgroßer Konvergenzimpuls auf das Augenpaar wirkt. Für das linke Auge addieren sich diese beiden Impulse, während für das rechte Auge der Konvergenzimpuls allein zu einer Linkswendung führen würde, die aber durch den gleichzeitigen Impuls zur Rechtswendung mehr oder weniger aufgehoben wird, so daß das rechte Auge fast oder ganz unbewegt bleiben kann; dadurch entsteht gegebenenfalls der Eindruck, als wirkte der Bewegungsimpuls nur auf ein einziges (im vorliegenden Falle das linke) Auge.

Ebenso wie die Innervation der äußeren erfolgt auch die der inneren Augenmuskeln auf beiden Augen in gleichem Maße: unsere Pupillen sind normalerweise gleich groß und verengern sich, auch wenn nur ein Auge belichtet wird, beide in wesentlich gleichem Umfange. Entsprechendes gilt von der Akkommodation.

Alle diese sowie auch die zwischen Konvergenz- und Akkommodationsinnervation bestehenden Assoziationen sind angeboren, nicht erst im individuellen Leben erworben: Hering hat sie schon bei Neugeborenen nachgewiesen. Für die sensorische Korrespondenz war eine derartige Auffassung u. a. schon von Johannes Müller vertreten, später aber vielfach bestritten worden, bis ihr die Heringschen Untersuchungen allgemeine Anerkennung verschafften.

4. Störungen der Augenbewegungen. Schielen. Störungen der Augenbewegungen und in Zusammenhang damit stehende merkwürdige Störungen des sensorischen Apparates können in einer Reihe von Fällen als Folge von Erkrankungen der Augenbewegungsnerven entstehen. Wir sprechen von paralytischem oder Lähmungsschielen, wenn die motorischen Bahnen einzelner oder mehrerer Augenmuskeln gestört sind und infolgedessen das betroffene Auge im Wirkungsbereiche des erkrankten Nerven weniger als das andere oder gar nicht bewegt werden kann. Die wesentlichste funktionelle Störung infolge solcher Schwäche oder Lähmung besteht in dem Auftreten von Doppelbildern (zum Teil auch in eigenartigen Orientierungsstörungen). Die gegenseitige Lage der Doppelbilder ist je nach dem gelähmten Muskel verschieden und gibt die hauptsächlichsten Anhaltspunkte für die Erkennung des erkrankten Nerven.

Eine weitere wichtige Gruppe von Schielfällen, die als nicht paralytisches Schielen bezeichnet wird, hat in letzter Linie ihren Grund in folgenden interessanten Beziehungen: Wird ein Gegenstand den Augen genähert bezw. von ihnen entfernt, so ist zu binokularer Fixation desselben eine Mehrung bezw. Minderung der Konvergenz nötig. Die hierzu erforderlichen Augenbewegungen bezeichnen wir als Fusionsbewegungen. Konvergiert ein normales Augenpaar auf einen $\frac{1}{n}$ Meter entfernten Punkt, so bringt es im allgemeinen auch eine entsprechende Akkommodationsleistung von n Dioptrien auf und umgekehrt erfolgt mit einer Akkommodationsgröße von n Dioptrien im allgemeinen auch die Konvergenz auf einen $\frac{1}{n}$ Meter entfernten Punkt; es besteht also ein inniger Zusammenhang zwischen der Innervation der Akkommodationsmuskeln und jener der Adduktorengruppe beider Augen, die den Fusionsbewegungen dient; dieser Zusammenhang kann innerhalb gewisser, ziemlich enger Grenzen gelöst werden, den Spielraum, innerhalb dessen diese Lösung erfolgen kann, bezeichnen wir als „relative Akkommodationsbreite“ bezw. „relative Fusionsbreite“.

Der gleiche Zusammenhang zwischen Konvergenz und Akkommodation (den wir uns als eine angeborene, sehr innige Assoziation vorzustellen haben) besteht auch bei Abweichungen von der normalen Refraktion. Die Lösbarkeit dieses Zusammenhanges ermöglicht, daß auch Augenpaare mit nicht genau emmetropischer Refraktion bei Konvergenz auf einen bestimmten Abstand in diesem Abstande noch scharf sehen können und umgekehrt. Ueberschreitet aber die Refraktionsanomalie eine gewisse Höhe, so führt die Schwierigkeit bezw. Unmöglichkeit, den fraglichen Zusammenhang in dem erforderlichen Maße zu lösen, zu charakteristischen Störungen, unter welchen das insbesondere bei mäßigen und mittleren Uebersichtigkeitsgraden oft auftretende Einwärtsschielen das wichtigste ist. Damit der Uebersichtige in einem bestimmten Abstande deutlich sehen könne, muß er entsprechend stärker akkommodieren als der Normalsichtige; mit dieser stärkeren Akkommodation ist eine entsprechend stärkere Konvergenzinnervation verknüpft, so daß nunmehr nur bei einem gewissen, verhältnis-

mäßig hohen Grade von Konvergenz in der gewünschten Entfernung noch genügend scharf gesehen werden kann (auf Einzelheiten kann nicht eingegangen werden).

Daß die Hypermetropie nicht etwa die einzige Ursache des konvergierenden Schielens ist, zeigen uns die nicht eben seltenen Fälle von solchem Schielen bei normalem Refraktionszustande. Die anatomischen Verhältnisse, Form, Größe und Oeffnungswinkel der beiden Augenhöhlen, sowie Gestalt und Größe der Augen und die Beziehungen der letzteren zur unmittelbaren Umgebung bestimmen die sogenannte Ruhelage, d. i. diejenige Lage der Augen, die letztere nach Ausschalten aller nervösen Einflüsse einnehmen würden. Als Orthophorie bezeichnet man jene ideale Ruhelage, bei der ohne alle nervösen Einflüsse beide Gesichtslinien parallel geradeaus gerichtet sind; Abweichungen von dieser Ruheform („Heterophorien") können innerhalb ziemlich weiter Grenzen auf nervösem Wege durch den okulomotorischen Apparat im Interesse des binokularen Einfachsehens überwunden werden („Fusionszwang"). Sinkt der Fusionszwang, z. B. infolge von Herabsetzung der Sehschärfe eines Auges, über ein bestimmtes Maß, so nehmen die Augen jene Stellung ein, die ihnen vermöge der vorher erwähnten mechanischen Verhältnisse allein zukommt.

Bei den infolge von Hypermetropie Schielenden kann in einem Teile der Fälle durch Vorsetzen der korrigierenden Gläser die Schielstellung sofort beseitigt werden; in einem anderen Teile dagegen wird sie so nur etwas verringert oder überhaupt nicht beeinflußt. Häufig ist bei solchen Schielenden die Sehfähigkeit des Schielauges mehr oder weniger stark herabgesetzt, indem die dauernde Unterdrückung der Eindrücke des Schielauges schließlich zu Schwachsichtigkeit führt, ein Zustand, den man als Amblyopia ex anopsia bezeichnet. Die große praktische Bedeutung dieser Tatsache liegt darin, daß eine derartige, infolge von Nichtgebrauch eingetretene Schwachsichtigkeit durch geeignete Uebung des kranken Auges allmählich gebessert, ja gelegentlich ganz beseitigt werden kann. Der Umfang dieses Verfalles des Sehens durch Nichtgebrauch ist individuell verschieden, im allgemeinen um so höhergradig und stärker, in je jugendlicherem Alter das Schielen auftritt.

Eine erst in den letzten zwei Dezennien genauer bekannt gewordene Eigentümlichkeit des Sehens Schielender besteht in der Entwickelung einer der Schielstellung angepaßten „anomalen Korrespondenz der Netzhäute". Während bei normaler Korrespondenz die Erregung zweier Deckstellen in eine und dieselbe Sehrichtung lokalisiert wird, entsprechen bei der anomalen Korrespondenz der Schielenden den beiden Foveae, ebenso wie auch je zwei anderen zur Fovea gleichliegenden (korrespondierenden) Stellen stets je zwei Sehrichtungen, die um den Betrag des Schielwinkels voneinander abweichen. Die genaue Analyse der einschlägigen Fälle zeigt, daß hier nicht etwa die normale Korrespondenz fehlt und jene anomale sich an deren Stelle entwickelt hat; vielmehr dürfte die normale Korrespondenz in der Regel in der Anlage vorhanden und nur während des Schielens mehr oder weniger zurückgedrängt sein; unter geeigneten Bedingungen gelingt es in vielen Fällen, normale Korrespondenz mit ihren charakteristischen Merkmalen auch bei verschiedenen Schielformen wieder hervorzurufen.

5. Lichtsinn und Farbensinn. Wir müssen uns begnügen, aus dem weiten Gebiete der Farbenlehre nur einige der wichtigsten Punkte hervorzuheben; wir legen dem Folgenden die klassischen Abhandlungen Ewald Herings zugrunde, die zu einer tiefgreifenden Umwälzung unserer Anschauungen nicht nur auf dem Gebiete des Lichtsinnes selbst geführt haben, sondern auch für das Verständnis der Vorgänge in der lebenden Substanz überhaupt von einschneidendem Einflusse geworden sind. Ich verweise insbesondere auf seine „Lehre vom Lichtsinne" (Sechs Mitteilungen. 1872 bis 1874) und auf die „Grundzüge der Lehre vom Lichtsinne" im Handbuch der gesamten Augenheilkunde (1905 bis 1913).

Hering legt seiner Darstellung die Auffassung zugrunde, daß jeder Farbe[1]) als Sehqualität in gesetzmäßiger Weise ein bestimmter Vorgang in der nervösen Substanz des Sehorganes entspricht. „Bezeichnen wir diejenigen Teile des inneren Auges[2]), an deren Zustand die Farben des psychischen Sehfeldes unmittelbar geknüpft sind, als die Sehsubstanz, so dürfen wir sagen, es entspricht jeder Farbe eine ganz bestimmte Regung des bezüglichen Teiles dieser Substanz derart, daß Farbe und Regung unabänderlich aneinander gebunden sind."

Während man früher das tiefste Schwarz als die der völligen Ruhe des Sehorganes entsprechende Empfindung und alle zwischen

---

[1]) Hering umfaßt alle Qualitäten des Gesichtssinnes mit dem einen Wort Farbe und unterscheidet die bunten oder „getönten" Farben (Rot, Gelb, Grün, Blau und die Uebergänge zwischen je zwei dieser Sehqualitäten) von der Gruppe der „tonfreien" Farben, welche alle schwarzen, grauen und weißen Farben umfaßt. Die Lehre vom Lichtsinne behandelt die letzteren, die Lehre vom Farbensinne im engeren Sinne die bunten Farben.

[2]) Als „inneres Auge" oder somatisches Sehfeld bezeichnet Hering das nervöse Sehorgan, d. i. Netzhaut, Sehnerv und die entsprechenden Hirnteile.

diesem Schwarz und dem hellsten Weiß liegenden farblosen Empfindungen nur als Intensitätsstufen einer und derselben Empfindungsqualität auffaßte, nimmt Hering an, daß jeder farblosen Helligkeitsstufe eine bestimmte Art des Stoffwechsels der Sehsubstanz entspricht, dem dunkelsten Schwarz ebensowohl als dem hellsten Weiß. Wie in jeder lebenden Substanz findet nach seiner Auffassung auch in der Sehsubstanz ein fortwährender Verbrauch (Dissimilation) und Ersatz (Assimilation) statt, und solange beide, stets gleichzeitig verlaufende Prozesse von gleicher Größe sind, ändert die Substanz ihre Beschaffenheit nicht. Jedes Ueberwiegen der Dissimilation über die gleichzeitige Assimilation bedingt eine „absteigende", jede überwiegende Assimilation eine „aufsteigende" Aenderung, wobei die Substanz ersterenfalls „unterwertig", letzterenfalls „überwertig" wird. Die unter der Wirkung des Lichtes unterwertig gewordene Sehsubstanz verliert mit wachsender Unterwertigkeit mehr und mehr an Erregbarkeit gegenüber dem Lichte und kehrt nach Aufhören der Belichtung von selbst durch eine wieder aufsteigende Aenderung in den Zustand der Mittelwertigkeit zurück.

Dem durch Gleichheit der Dissimilation und Assimilation gekennzeichneten Zustande entspricht als psychisches Korrelat das mittlere Grau, jeder absteigenden Aenderung eine hellere, jeder aufsteigenden eine dunklere Empfindung derart, daß, je geschwinder die absteigende Aenderung verläuft, um so größer die ihr entsprechende Helligkeit und Weißlichkeit ist, und daß umgekehrt mit der Geschwindigkeit der aufsteigenden Aenderung die Dunkelheit und Schwärzlichkeit der Empfindung wächst. Somit bedeutet jede im Sehfelde erscheinende tonfreie Farbe, welche heller ist als das mittlere Grau, zugleich eine Art Ermüdung, jede dunklere tonfreie Farbe aber eine Art Erholung der Sehsubstanz. Dissimilation und Assimilation sind sozusagen die beiden Variablen ihres Stoffwechsels, so, wie Weiß und Schwarz die beiden Variablen der Empfindung sind, wenn man sich jede beliebige tonfreie Farbe als ein entsprechendes Gemisch aus Weiß und Schwarz denkt.

Die Farben im engeren Sinne, das sind die bunten, lassen sich nach ihrem Farbentone auf einem „Farbenzirkel" derart angeordnet denken, daß die Farbentöne überall stetig ineinander übergehen und der Zirkel durch vier Stellen, die Stelle des Urgelb, Urblau, Urrot und Urgrün, die um je 90^0 voneinander abstehen, in vier Quadranten geteilt wird; das Urgelb und Urblau einerseits, das Urrot und Urgrün andererseits liegen auf diesem Zirkel um je 180^0 voneinander entfernt einander gegenüber. Als Urgelb bezw. Urblau ist hier jenes bezeichnet, das für den Beschauer keine Spur von Rötlichkeit oder Grünlichkeit erkennen läßt, als Urrot bezw. Urgrün jenes, das nicht merklich bläulich oder gelblich ist.

In einem solchen Farbenzirkel kommt u. a. zum Ausdrucke, daß keine Farbe gleichzeitig rötlich und grünlich, ebenso keine gleichzeitig bläulich und gelblich ist, weshalb Hering die betreffenden Farben als Gegenfarben bezeichnet hat. Es ist danach auch anzunehmen, daß im Auge ein physiologischer Prozeß, dessen psychisches Korrelat von gleichzeitig deutlicher Röte und Grüne bezw. Gilbe und Bläue wäre, entweder gar nicht oder nur unter besonderen, ungewöhnlichen Bedingungen möglich ist.

In jeder farbigen Empfindung kann man einen farbigen und einen farblosen Empfindungsanteil unterscheiden. Das Verhältnis der Deutlichkeit, in welchem der farbige Empfindungsanteil zu dem farblosen steht, bestimmt die sogenannte Sättigung der Farbenempfindung; man pflegt eine Farbenempfindung um so gesättigter zu nennen, je mehr der farbige Empfindungsanteil hervortritt, um so weniger gesättigt, je weißlicher, graulicher oder schwärzlicher sie erscheint.

Das mehr oder minder große Vermögen eines Lichtes, farbige Empfindung zu erzeugen, wird nach Hering als die bunte Valenz dieses Lichtes bezeichnet, zum Unterschiede von ihrer mehr oder minder großen Weißvalenz.

Denn alle farbig wirkenden Lichter haben zugleich eine mehr oder minder große weiße Valenz, und auch ihre bunte Valenz hat im allgemeinen zwei Komponenten, d. h. zwei farbige Valenzen (z. B. Orange eine rote und eine gelbe, Violett eine blaue und eine rote Valenz), mit Ausnahme derjenigen Lichter, welche eine der vier oben als Urrot, Urgelb, Urgrün, Urblau bezeichneten Empfindungen erzeugen; diese Lichter besitzen neben ihrer weißen nur je eine farbige Valenz. Eine blaue und eine gelbe Valenz verhalten sich nach dem oben Gesagten wie zwei Werte von entgegengesetzten Vorzeichen. Man kann beispielsweise die blaue Valenz als positive, die gelbe als negative blaugelbe Valenz bezeichnen.

Mischt man ein Licht von gelber Valenz mit einem Lichte von gleich großer blauer Valenz, so heben sich die beiden farbigen Valenzen in ihrer Wirkung auf das Auge auf und es kommt also nur die Summe der weißen Valenzen beider Lichter zur Wirkung, das Mischlicht erscheint farblos (grau oder weiß). Ist die gelbe Valenz des einen Lichtes größer (bezw. kleiner) als die blaue des anderen, so wirkt das Mischlicht nur mit dem nicht

aufgehobenen Reste der gelben (bezw. blauen) Valenz und mit der Summe der weißen Valenzen beider Lichter.

Entsprechendes gilt bei der Mischung eines Lichtes von roter mit einem von grüner Valenz.

Die scheinbare Helligkeit eines farbigen Lichtes hängt ab von seiner weißen sowie von der Art und Größe seiner farbigen Valenz. Unter sonst gleichen Umständen erscheint ein farbiges Licht von bestimmtem Farbentone um so heller, je größer seine weiße Valenz ist. Verschiedenfarbige Lichter von gleich großer weißer und gleich großer farbiger Valenz müssen indes keineswegs gleich hell erscheinen; denn die Helligkeit der Gesamtempfindung wird noch wesentlich mitbestimmt durch die Art des farbigen (bunten) Empfindungsanteiles. So erscheint ein Gelb deutlich heller als ein Blau von gleicher farbiger und gleicher weißer Valenz, und dasselbe gilt, nur in geringerem Grade, von Rot und Grün.

Kontrasterscheinungen. Legt man von zwei gleich grauen Papierscheibchen das eine auf eine schwarze, das andere auf eine weiße Unterlage, so erscheint uns das erstere heller als das letztere; auf roter Unterlage erscheint ein gleiches Scheibchen grünlich, auf blauer gelblich usw. Die hierher gehörigen Erscheinungen faßt man unter dem Namen „Kontrast" zusammen („Helligkeits- bezw. Farbenkontrast"). Als reiner Simultan- oder Nebenkontrast sind jene Erscheinungen zu bezeichnen, die auftreten, wenn die Beobachtungsdauer eine so kurze bezw. die Versuchsanordnung eine solche ist, daß das Auge während des Versuches keine störenden Bewegungen macht. Als Sukzessivkontrast oder Nachkontrast dagegen bezeichnet man jene Erscheinungen, die als Nachwirkung der Belichtung einer Netzhautstelle bemerklich werden, sobald die Belichtung der Stelle sich ändert. Letzteres ist z. B. bei Augenbewegungen der Fall, bei welchen das Netzhautbild des Objektes während des Versuches seine Lage ändert und damit auf Netzhautstellen gelangt, die vorher stärkerer oder schwächerer bezw. andersfarbiger Belichtung ausgesetzt waren. Beim gewöhnlichen Sehen mischt sich infolge der Augenbewegungen der Simultankontrast mit dem Sukzessivkontraste, so daß man dabei von einem gemischten Kontraste sprechen kann.

Die Erscheinungen des reinen Simultankontrastes waren von Helmholtz und seiner Schule als „Urteilstäuschungen" aufgefaßt worden, während Plateau und Mach in ihnen den Ausdruck physiologischer Vorgänge im Sehorgane erblickten. Auch hier verdanken wir E. Herings umfassenden Untersuchungen die wesentlichste Klärung durch die experimentelle Feststellung, daß es sich bei den einschlägigen Erscheinungen um eine Wechselwirkung der Sehfeldstellen handelt. Von großer Bedeutung ist der von ihm erbrachte Nachweis, daß „die wichtigsten Folgen jener Wechselwirkungen sich gar nicht in Kontrasterscheinungen, d. h. in dem vermeintlichen Falschsehen der ‚wirklichen' Farben der Außendinge äußern, vielmehr gerade das sogenannte Richtigsehen dieser Farben sehr wesentlich mit auf diesen Wechselwirkungen beruht.... Der Wechselwirkung der somatischen Sehfeldstellen (s. oben) verdanken wir ferner zu einem wesentlichen Teile sowohl unsere Sehschärfe als auch die Möglichkeit, die Außendinge an ihrer Farbe wieder zu erkennen".

Unter den Methoden zur Beobachtung der Erscheinungen des Simultankontrastes seien hier nur einige wenige von allgemeinerem Interesse angeführt. Herings „Doppelzimmeranordnung" besteht in folgendem: Ein ebener Schirm mit passendem Ausschnitte ist zwischen zwei Zimmern senkrecht derart aufgestellt, daß die Lichtstärke des Ausschnittes durch Aenderung der Belichtung einer hinter ihm im zweiten Zimmer passend aufgestellten hellen Fläche, die Lichtstärke des Schirmes selbst aber durch Aenderung der Belichtung in dem vor ihm befindlichen ersten Raume variiert werden kann. Ist der Ausschnitt dauernd durch passende Belichtung der Fläche im hinteren Zimmer mit einer mittleren Lichtstärke bestrahlt, so kann das dem Ausschnitte entsprechende Feld ohne Aenderung seiner eigenen Lichtstärke, durch bloße Aenderung der Lichtstärke der Umgebung (Verdunkelung bezw. Erhellung des vorderen Raumes) bald hell weiß, bald tief schwarz erscheinen. Auch mit noch einfacheren Versuchen läßt sich zeigen, „daß bei Tag ein kleines Feld bei passender konstanter Lichtstärke jede zwischen einem nicht allzu tiefen Schwarz und einem ziemlich reinen Weiß liegende tonfreie Farbe annehmen kann, je nachdem seine Umgebung mehr oder weniger lichtstark ist".

Der Farbenkontrast bei der eingangs erwähnten einfachen Anordnung (Auflegen grauer Scheibchen auf farbigen Grund) wird eindringlicher, wenn man einerseits die Konturen der Scheibchen, andererseits das Korn des Papieres in passender Weise tunlichst unsichtbar macht; solches kann man z. B. erreichen, indem man sein Auge mit solchen Gläsern bewaffnet, daß es nicht genau auf die fixierte Fläche eingestellt ist, oder indem man über Scheibchen und Grund ein feines Florpapier breitet („Florkontrast"). In vollkommenerer Weise erreicht man das Verschwinden des Kornes durch Benutzung

der bekannten Maxwellschen Kreiselscheiben.

Ein besonders eindringliches Verfahren zur Wahrnehmung des Farbenkontrastes ist das der „farbigen Schatten“, die u. a. schon von Lionardo da Vinci und von Goethe studiert wurden; auch hier verdanken wir Hering die Ausbildung besonders wirksamer und vielseitig verwendbarer Methoden. Allen gemeinsam ist das Prinzip, daß zwei verschiedenfarbige, in ihrem Tone leicht veränderbare Lichtquellen von einem passenden Gegenstande (z. B. einem vertikal aufgestellten Stabe oder Lineal) zwei nebeneinander liegende Schatten auf eine weiße Fläche werfen; ist die eine Lichtquelle angenähert farblos, die andere lebhaft gefärbt, so wird die ganze Fläche mit Ausnahme der den beiden Schatten entsprechenden Stellen von dem sehr weißlich erscheinenden Mischlichte beider Lichtquellen bestrahlt. Der eine Schatten auf der Fläche entspricht der Stelle, die nur farbiges Licht erhält, der andere jener Stelle, die nur von weiß wirkendem Lichte getroffen wird. Dieser letztere Schatten erscheint nun im Nebenkontraste zu dem gefärbten Grunde in der Gegenfarbe zu letzterem. Durch passende kontinuierliche Aenderung der Färbung der einen Lichtquelle in der von Hering vorgeschlagenen Weise läßt sich die im Kontraste erscheinende Farbe des fraglichen Schattens entsprechend kontinuierlich variieren. Das Heringsche Verfahren hat, abgesehen von der überraschenden Eindringlichkeit der hier sichtbaren „subjektiven“ Kontrastfarben noch den Vorzug, zur Untersuchung auf Farbenblindheit usw. vielfach verwendbar zu sein.

Von leicht zu improvisierenden Methoden zur Beobachtung farbiger Schatten sei nur auf den bekannten Versuch hingewiesen, bei welchem ein Bleistift senkrecht auf eine horizontale weiße Fläche gehalten wird, die von einer Seite von einer Petroleumlampe, von der anderen etwa von passend abgestuftem Tageslichte oder einem Auerbrenner in geeigneter Weise bestrahlt ist.

Simultaner Grenzkontrast. Als simultanen Grenzkontrast bezeichnet man die Erscheinungen, die sichtbar werden, wenn zwei Felder von verschiedenen Lichtstärken aneinandergrenzen. Bei geeigneter Anordnung sieht man in der Nähe der Grenzlinie am lichtstärkeren Felde eine Zunahme seiner Helligkeit, die an der Grenzlinie selbst maximal wird; umgekehrt ist die Helligkeit des lichtschwächeren Feldes an der Grenzlinie am kleinsten und nimmt mit dem Abstande von dieser rasch zu. Diese Erscheinungen, die sich in mannigfachen Versuchsanordnungen leicht zum Ausdrucke bringen lassen, haben Mach und Hering darauf zurückgeführt, „daß die durch Bestrahlung bedingte Regung eines Sehfeldelementes auf die gleichfalls durch Bestrahlung gereizten Elemente seiner Umgebung um so stärker wirkt, je näher sie dem ersteren sind.“ Die scharfen Umrisse, die die Sehdinge zu zeigen pflegen, sind wesentlich ein Ergebnis dieser Wechselwirkung der Sehfeldstellen. Es wurde schon oben (S. 1036) angedeutet, daß die Genauigkeit der vom dioptrischen Apparate unseres Auges entworfenen Netzhautbilder nicht entfernt so groß ist, als vielfach angenommen wird. „Das Netzhautbild ist stets verwaschen; gleich dem Photographen aber, der eine mangelhafte Kopie retouchiert, korrigiert die Wechselwirkung das Bild der Außendinge, indem sie dort, wo durch Abirrung Licht verloren geht, den dadurch bedingten Helligkeitsverlust mehr oder minder entsprechend ersetzt, dort aber, wo das abgeirrte Licht fälschlich hingerät, es durch Verdunklung unschädlich macht. Nicht dem dioptrischen Apparate verdanken wir z. B. die Schwärze und die Deutlichkeit der Umrisse dieser Buchstaben, sondern den Wechselwirkungen im somatischen Sehfelde“.

Die Auffassung, wonach der Stoffwechsel jedes Elementes der Sehsubstanz auch den Stoffwechsel seiner Umgebung mit beeinflußt, indem die Aenderung des ersteren eine gegensinnige Aenderung des letzteren mit herbeiführt, demgemäß auch umgekehrt der Stoffwechsel jedes Elementes mitbestimmt wird durch den jeweiligen Stoffwechsel seiner Umgebung, hat Hering in einer umfassenden Darstellung begründet.

Die Erscheinungen des Nebenkontrastes sind auch messender Behandlung zugängig; aus einschlägigen Messungen des farblosen Helligkeitskontrastes ergibt sich unter anderem, daß eine kleine helle Fläche, die auf einem Grunde von anderer Helligkeit sichtbar gemacht wird, trotz wechselnder Lichtstärke beider Flächen stets den gleichen Helligkeitseindruck gibt, solange die Lichtstärke des Grundes und die Lichtstärke der Fläche in bestimmten, konstanten Verhältnissen zunehmen.

Adaptative Vorgänge im Sehorgan. Nach dem Vorgange von Aubert bezeichnete man als Adaptation des Auges früher nur die allmähliche Zunahme der Lichtempfindlichkeit beim Aufenthalte in einem sehr schwach oder gar nicht beleuchteten Raume, während man die mit wachsender Beleuchtungsstärke einhergehende Abnahme der Lichtempfindlichkeit als eine bloße Ermüdungserscheinung auffaßte. Hering zeigte, daß auch diese Abnahme, wie sie z. B. in der Zeit von Anbruch des Tages bis zur Mittagshöhe sich entwickelt, auf dem Vermögen des Sehorganes beruht, sich ver-

schiedenen Stärken der Beleuchtung anzupassen; er stellte diese Adaptation als „Helladaptation" der „Dunkeladaptation" als einen durchaus gleichwertigen Vorgang an die Seite.

Unser Sehorgan vermag sich der verschiedenen Stärke der im Außenraume herrschenden Beleuchtung in dreifacher Weise anzupassen: Eine Anpassung unseres äußeren Auges (d. i. im wesentlichen des dioptrischen Apparates) erfolgt vermittels der Aenderungen der Pupillenweite; die Anpassung des inneren Auges (Netzhaut, Sehnerv und die entsprechenden Hirnteile), erfolgt in doppelter Weise: Einmal durch die vorher erwähnte Wechselwirkung der somatischen Sehfeldstellen aufeinander, dann durch die Zustandsänderungen, welche das somatische Sehfeld infolge dauernd stärker oder schwächer werdender Gesamtbelichtung der Netzhaut erfährt. Wir können jene als simultane oder Momentananpassung, diese als sukzessive oder Daueranpassung bezeichnen. Die große Bedeutung dieser Selbststeuerungen oder Regulierungsvorrichtungen für das Sehen liegt unter anderem darin, daß sie es ermöglichen, daß die Außendinge auch bei Aenderung der Belichtung, wenigstens innerhalb gewisser Grenzen, ein ziemlich unverändertes Aussehen bewahren: Die schwarzen Buchstaben einer vom Himmel (nicht direkt von der Sonne) beleuchteten Druckschrift waren, wie Hering im besonderen Falle feststellte, bei Mittagsbeleuchtung etwa dreimal lichtstärker, als bei einer zum bequemen Lesen bereits hinreichenden Morgenbeleuchtung das weiße Papier; die Lichtstärke des letzteren betrug also morgens nur etwa $^1/_3$ der Lichtstärke, welche die Buchstaben selbst am Mittag hatten; trotzdem erschienen beide Male die Buchstaben schwarz, das Papier weiß.

Treten wir nach längerem Aufenthalte in einem hellen Raume in einen viel schwächer belichteten, so sehen wir bekanntlich zunächst wenig oder fast gar nichts. Bei längerem Aufenthalte im Halbdunkel wächst unser Unterscheidungsvermögen bis zu der durch die herrschende Beleuchtung gezogenen Grenze. Ebenso kann man bei Uebergang aus einem schwach belichteten in einen stark belichteten Raum zunächst nur mangelhaft unterscheiden; auch hier nimmt das Unterscheidungsvermögen erst allmählich zu. Die Helmholtzsche Schule hatte den Zustand eines ausgiebig für Hell adaptierten Sehorgans lediglich als „Ermüdungszustand" aufgefaßt. Hering zeigte demgegenüber, daß das völlig „unermüdete", d. h. gut für Dunkel adaptierte Auge im Hellen zunächst sogar geringeres Unterscheidungsvermögen zeigt als das „ermüdete". Die verschiedenen Grade der allgemeinen Beleuchtung erfordern also verschiedene Anpassungszustände des Auges, und umgekehrt entspricht jedem Anpassungszustande eine besondere, für diesen Anpassungszustand optimale Beleuchtungsstärke, wenn das Auge das unter den gegebenen Verhältnissen mögliche Maximum der Deutlichkeit des Sehens erreichen soll. Während die auf Wechselwirkung der Einzelteile der Sehsubstanz beruhende simultane Adaptation ausschließlich in der Sehsubstanz erfolgt, hat an der Daueradaptation des inneren Auges auch das Sehepithel der Netzhaut einen wesentlichen Anteil. Das Licht, d. h. die optischen Strahlungen, vermögen nicht die nervöse Substanz und also auch nicht die Sehsubstanz, an deren Zustandsänderungen die Empfindungen geknüpft sind, direkt zu erregen, sondern tun dies nur unter Vermittlung lichtempfindlicher „Empfangsstoffe", welche in den Stäbchen und Zapfen gebildet werden und durch ihre chemische Umsetzung das absorbierte Licht erst zu einem Nervenreize machen. Mit der jeweils in einem Elemente des Sehepithels enthaltenen Menge des Empfangsstoffes wächst die Menge der absorbierten Lichtenergie und hiermit auch die Stärke des Reizes, welchen die absorbierte Strahlung auf die Sehsubstanz ausübt. Die Menge des Empfangsstoffes kann nur solange eine konstante sein, als die Produktion desselben ebenso groß ist, wie der gleichzeitige, durch das absorbierte Licht bedingte Verbrauch. Ist der letztere größer als die gleichzeitige Neubildung, so mindert sich die Menge des Empfangsstoffes und mit ihr die Menge der absorbierten Lichtenergie und des Verbrauches so lange, bis Verbrauch und Ersatz wieder gleich werden. Ist jedoch der Verbrauch kleiner als die Produktion, so wächst die Menge des Empfangsstoffes und mit ihr der Verbrauch, bis derselbe wieder gleich groß ist wie die gleichzeitige Produktion.

Zu dieser Selbstregelung des Reizes, den bei einer längeren Zeit konstant bleibenden Beleuchtung das Licht mittelbar auf die Sehsubstanz ausübt, gesellt sich nun die Adaptation der letzteren an den konstant gewordenen Reiz.

Die Steigerung der Lichtempfindlichkeit, wie sie sich nachts oder bei längerem Aufenthalte in schwach belichteten Räumen vollzieht, erfolgt nicht an allen Netzhautstellen in gleicher Weise, vielmehr ist sie in den fovealen Netzhautpartien geringer als in der übrigen Netzhaut: Wenn man eine Gruppe von kleinen weißen Papierscheibchen auf schwarzem Grunde, die bei Tagesbelichtung gleich hell erscheinen, nach längerem Dunkelaufenthalte bei genügend herabgesetzter Lichtstärke betrachtet, so erscheint jetzt das jeweils fixierte, also foveal abgebildete

Scheibchen weniger hell als die anderen, ja es kann völlig unsichtbar sein, während die übrigen, extrafoveal abgebildeten, noch deutlich gesehen werden. Dies gilt jedoch nur von Objekten, deren Licht Strahlen von kürzerer Wellenlänge und entsprechender Weißvalenz (s. oben) enthält, während spektralrot oder rotgelb erscheinende Dinge beim Fixieren derselben dem dunkeladaptierten Auge ebenso erscheinen wie bei einer nicht allzu indirekten Betrachtung. Auch hat an dem erwähnten Verschwinden farbloser oder vorwiegend kurzwelliges Licht aussendender Objekte das der lichtempfindlichen Schicht vorgelagerte und vorwiegend nur kurzwellige Strahlen absorbierende gelbe Pigment der Macula lutea (s. S. 1035) bedeutenden Anteil.

Man hat aus derartigen Beobachtungen zu Unrecht geschlossen, daß der foveale Netzhautbezirk adaptativer Aenderungen überhaupt nicht fähig sei; tatsächlich sind solche auch hier unschwer nachweisbar, nur erfolgen sie in geringerem Umfange als auf der übrigen Netzhaut.

Lokale Adaptation. Beim gewöhnlichen Sehen ist das Auge in fortwährender, und zwar, wie zuerst Hering gezeigt hat, sprungweiser Bewegung, so daß bald lichtstärkere, bald lichtschwächere Dinge sich auf derselben Netzhautstelle abbilden. Von einer Adaptation an eine bestimmte Beleuchtung kann also unter solchen Umständen nur in bezug auf die durchschnittliche Belichtung die Rede sein, welche eine Netzhautstelle dabei empfängt. Wenn wir aber einmal ausnahmsweise das Auge stillstehen lassen, indem wir einen bestimmten Punkt fest zu fixieren suchen, empfängt jede Netzhautstelle andauernd die durch die Lichtstärke des auf ihr abgebildeten Außendinges bedingte Belichtung. Dabei adaptieren sich die einzelnen Sehfeldstellen allmählich an ihre konstante Belichtung derartig, daß die Unterschiede der Helligkeiten, in welchen die bezüglichen Dinge erscheinen, immer kleiner, relativ lichtstärkere dunkler, relativ lichtschwächere heller werden. Bei länger andauerndem Stillstande des Auges verschwinden infolgedessen zunächst die schon anfangs sehr kleinen, nur eben merklich gewesenen Unterschiede gänzlich, dann auch anfangs sehr deutlich gewesene, weiterhin immer größere Unterschiede. So wird z. B. ein auf eine weiße Fläche fallender schwacher Schatten bald ganz unsichtbar. Da es aber sehr schwer ist, das Auge längere Zeit ganz still stehen zu lassen, und da bei jeder kleinen Schwankung desselben sich die Bilder der Außendinge auf der Netzhaut verschieben, so läßt sich auf diese Weise die Bedingung einer beliebig lange anhaltenden, ganz konstanten Belichtung begrenzter Netzhautstellen nicht erfüllen. Wäre es möglich, so würden schließlich alle und selbst die größten Helligkeitsunterschiede verschwinden und das ganze Sehfeld nur eine und dieselbe mittlere Helligkeit zeigen.

Wenn wir auf eine weit ausgedehnte Fläche von überall gleicher Lichtstärke blicken, so ist das Netzhautbild dieser Fläche keineswegs überall gleich lichtstark; wir sahen schon (s. S. 1034), daß die Blutgefäße der Netzhaut, weil sie vor der lichtempfindlichen Netzhautschicht verlaufen, ihren Schatten auf letztere werfen, welcher bei den größeren, fast undurchsichtigen Gefäßen ein recht tiefer ist. Gleichwohl sehen wir auf der betrachteten weißen Fläche nichts von diesen Schatten; denn da sie trotz aller Bewegungen des Auges immer auf genau denselben Stellen der lichtempfindlichen Schicht bleiben, so sind diese und die zugehörigen Teile der Sehsubstanz für die von der Umgebung abweichende schwächere Belichtung adaptiert. Verfinstern wir aber das Auge so lange, bis die Folgen dieser lokalen Adaptation wieder verschwunden sind, und blicken dann auf eine nicht zu lichtschwache Fläche, so können wir den Gefäßbaum und seine stärkeren Aeste sogar schwarz auf derselben Fläche sehen. Wir erwähnten auch schon verschiedene Mittel, um die Schatten der Gefäße von ihrer gewöhnlichen Stelle auf Nachbarstellen rücken zu lassen, die noch nicht für die Schatten adaptiert sind; dann werden sie sofort und jetzt sogar bis in ihre feinsten Verzweigungen sichtbar (Purkinjes Aderfigur).

Auch das gelbe Pigment der Macula lutea, welches in der Gegend der Netzhautgrube der lichtempfindlichen Schicht vorgelagert ist (s. S. 1035), wirft auf letztere einen gelben Schatten, der unter günstigen Umständen sichtbar wird, für gewöhnlich aber infolge der lokalen Adaptation nicht bemerkbar ist. Insbesondere auf einer Fläche, welche z. B. für uns blaue, vorwiegend oder ausschließlich kurzwellige, vom gelben Pigmente stark absorbierte Strahlen ins Auge schickt, kann dieser Schatten als ein dunkler Fleck an derjenigen Stelle der Fläche erscheinen, auf die man eben blickt.

Nachbilder. Es ist auch dem Laien bekannt, daß die durch das Licht in unserem Sehorgan ausgelösten Vorgänge nach Aufhören des Lichtreizes noch mehr oder weniger lange Zeit nachwirken können; die mannigfachen, hierher gehörigen Erscheinungen werden unter dem Namen der Nachbilder zusammengefaßt. Das Studium der einschlägigen Fragen ist für das Verständnis gewisser Vorgänge in unserem Sehorgan von besonderem Interesse. Auch hier müssen wir uns auf einige wenige Beispiele beschränken.

Klebt man eine kleine weiße Scheibe auf ein großes, ganz ebenes, graues Blatt, fixiert ihren Mittelpunkt etwa $^1/_2$ Minute und setzt dann die gemeinsame Beleuchtung der Scheibe und des Blattes stetig, aber nicht allzu geschwind herab, so wird die anfangs weiße Scheibe immer grauer und erscheint bei einer bestimmten Abschwächung der Beleuchtung ebenso grau, wie ihre Umgebung, ja sie kann jetzt sogar, wenn das Auge ganz unbewegt geblieben ist, infolge der Gleichheit ihrer Farbe mit der des Grundes ganz verschwinden. Nach der Ermüdungstheorie von Helmholtz, welche noch immer Anhänger hat, sollte dies der Fall sein, weil für die von der weißen Scheibe beleuchtete Netzhautstelle das Produkt aus der wirkenden Lichtstärke und der durch Ermüdung stark geminderten Erregbarkeit jetzt gleich sei dem Produkt aus der kleineren Lichtstärke und der wegen der geringeren Ermüdung größer gebliebenen Erregbarkeit auf den von der grauen Fläche beleuchteten Netzhautstellen, kurzum, weil die beiden Lichtstärken und die beiden Erregbarkeiten jetzt umgekehrt proportional seien. Verhielte es sich wirklich so, dann müßten Scheibe und Umgebung auch dann untereinander gleich bleiben, wenn ihre gemeinsame Beleuchtung wieder beliebig gesteigert wird; es könnte dann nur die auf beiden Teilen gleiche Helligkeit immer größer werden. Wenn man aber die Beleuchtung wieder wachsen läßt, so wird die Scheibe zusehends wieder heller, und ist die Beleuchtung wieder so gut, wie sie anfangs war, so erscheint auch die Scheibe wieder ebenso weiß auf grauem Grunde, wie zu Beginn des Versuches.

Klebt man statt der weißen eine schwarze Scheibe auf das graue Papier und verfährt im übrigen ebenso wie bei Benutzung der weißen Scheibe, so sieht man bei Abschwächung der Beleuchtung die schwarze Scheibe immer heller und bei einem bestimmten, aber meist anderen Grade der Abschwächung als beim ersten Versuche gleichfalls ebenso grau werden wie ihre graue Umgebung. Verstärkt man jetzt die Beleuchtung wieder, so wird die Scheibe wieder schwärzlicher und schließlich ebenso schwarz wie sie anfangs war, sobald die Beleuchtung wieder dieselbe ist wie bei Beginn der Fixierung. Dieser Versuch ist nach der Ermüdungstheorie noch weniger verständlich, weil hier die bei schwächerer Beleuchtung grau erscheinende Scheibe bei wachsender Beleuchtung statt heller zu werden immer schwärzer wird.

Es handelt sich hier, wie man sieht, um die oben besprochene lokale Adaptation, auf welcher auch die als negative Nachbilder bekannten Erscheinungen beruhen.

Benutzen wir z. B. wieder das graue Blatt mit der kleinen weißen Scheibe, fixieren ihren Mittelpunkt $^1/_2$ Minute und schieben dann nicht zu geschwind ein zweites ganz ebenes Blatt von derselben grauen Farbe wie das zweite über dieses, so sieht man auf dem in Wirklichkeit jetzt überall gleich lichtstarken Papier eine dunklere Scheibe auf hellerem Grunde; machen wir den analogen Versuch mit einer schwarzen Scheibe, so sehen wir auf dem übergeschobenen Papier eine hellere Scheibe auf dunklerem Grunde.

Wenn man bei den beschriebenen Versuchen statt der weißen oder schwarzen Scheibe eine farbige Scheibe auf grauem Grunde benutzt, so erhält man entsprechende Ergebnisse: Fixiert man z. B. während einer halben Minute oder länger eine gelbe Scheibe auf grauem Grunde und schwächt die Beleuchtung nicht zu rasch ab, so verliert die Scheibe an Gilbe, wird bei einem gewissen Grade der Abschwächung farblos, bei noch größerer Abschwächung blau, bei wieder verstärkter Beleuchtung aber gelb wie anfangs. Schiebt man nach längerer Fixierung der gelben Scheibe ein zweites graues Blatt über das erste, so sieht man auf demselben an Stelle der gelben Scheibe eine mehr oder minder deutlich blaue usf.

An Stelle der anfangs gesehenen Farbe tritt allgemein die mehr oder minder genaue Gegenfarbe. Daß meist nicht die genaue Gegenfarbe erscheint, ist darin begründet, daß das Scheibe und Grund beleuchtende Himmelslicht selbst nicht ganz farblos ist. Wir nehmen unter gewöhnlichen Umständen diese Farbe nicht wahr, weil sich das Auge an eine allgemeine farbige Beleuchtung des ganzen Gesichtsfeldes ebenfalls rasch adaptiert.

Auch die folgenden, unschwer festzustellenden Tatsachen stehen in unvereinbarem Widerspruche zur Ermüdungshypothese. Das Nachbild, das man sich z. B. durch längeres Fixieren einer genügend hellen Scheibe auf dunklem Grunde erzeugt, klingt nach Aufhören der Reizung nicht, wie Helmholtz annahm, allmählich bis zur völligen Unsichtbarkeit ab, vielmehr ist bei geeigneter Anordnung ein oft sehr deutliches „phasisches“ Abklingen nachzuweisen, derart, daß das nach Aufhören des Lichtreizes wahrnehmbare Nachbild zunächst sehr deutlich sichtbar ist, weiterhin allmählich weniger deutlich, oft vollständig unsichtbar wird, danach aber ein zweites, oft noch ein drittes Mal deutlich hervortritt (wenn auch nicht gleich deutlich und lebhaft wie das erstemal), ehe es dauernd schwindet.

Besonders schön und eindringlich läßt sich dieses phasische Abklingen der Nachbilder bei Versuchen mit kurzdauernder

Reizung des Sehorganes wahrnehmen. Es genüge hier die Anführung eines einschlägigen Versuches:

Schwingt man eine glühende Kohle im Kreise, so sieht man derselben bekanntlich einen langen leuchtenden Schweif folgen, der oft viele Sekunden sichtbar bleiben kann. Man hatte früher vielfach angenommen, daß die durch die glühende Kohle gesetzte, den „primären Reiz“ überdauernde Regung im Sehorgan nach Aufhören des Reizes ganz allmählich abnehme, bis sie = Null geworden sei. Demgegenüber haben Plateau und insbesondere Hering darauf hingewiesen, daß auch dieses Abklingen nach momentaner Reizung nicht kontinuierlich erfolgt, sondern deutliche Phasen erkennen läßt. Einzelne hierher gehörige Erscheinungen hatte schon Purkinje beschrieben; die Untersuchungen der letzten Jahre haben gelehrt, daß auch schon in dem eben geschilderten, einfachsten Falle nach kurzdauernder Reizung mit einer bewegten leuchtenden Fläche sich mehrere helle und dunkle („positive und negative“) Nachbildphasen unterscheiden lassen, von welchen die ersten, der Reizung unmittelbar folgenden sehr rasch ablaufen und entsprechend schwer zu beobachten sind, während die folgenden, oft viele Sekunden andauernden Phasen bei passender Versuchsanordnung verhältnismäßig leicht wahrgenommen werden können. Alle diese Erscheinungen sind mit der „Ermüdungstheorie“ nicht vereinbar.

Einige hierher gehörige Erscheinungen lassen sich schon mit der folgenden einfachen Anordnung bei einiger Uebung unschwer feststellen. Bewegt man einen ca. 1 cm breiten, 20 cm langen, geraden Streifen aus mattweißem Karton, der z. B. von einer Glühbirne beleuchtet wird, des Abends vor einem dunklen Hintergrunde mäßig rasch vor dem Auge vorüber, so gelingt es bald, hinter dem uns leicht gelblich erscheinenden Streifen, zu ihm angenähert parallel und durch einen tief dunklen Zwischenraum von ihm getrennt, in einem Abstande von 1 bis 2 cm einen nicht scharf begrenzten hellen, bläulichen Streifen wahrzunehmen; auf diesen folgt wieder ein dunkler Zwischenraum, darauf ist wieder eine helle angenähert farblose Nachbildphase sichtbar, die aber weniger hell als die erste und entsprechend weniger leicht sichtbar ist und mehrere Sekunden lang wahrnehmbar bleiben kann. Bei einiger Uebung kann man nach dieser hellen nochmals eine dunkle, oft viele Sekunden dauernde Nachbildphase wahrnehmen.

6. Farbenblindheit. Physiologische Farbenblindheit der peripheren Netzhautpartien. Die Fähigkeit der Farbenwahrnehmung kommt nicht allen Stellen der normalen Netzhaut in gleichem Maße zu, vielmehr besitzt nur ein verhältnismäßig kleiner Bezirk an der Stelle des direkten Sehens und in deren nächster Umgebung die Fähigkeit, alle Farben in „normaler“ Weise wahrzunehmen (von dem Einflusse des der Fovea und ihrer nächsten Umgebung vorgelagerten gelben Pigments der Macula lutea auf die Farbenwahrnehmung kann hier zunächst abgesehen werden). Schon auf verhältnismäßig wenig von der Foveamitte entfernten Netzhautstellen zeigt sich im gesunden Auge eine deutliche Abnahme des Farbensinnes derart, daß zunächst die Fähigkeit, Rot und Grün wahrzunehmen, allmählich und für beide Farben gleichmäßig abnimmt und bei zunehmender Exzentrizität nahezu vollständig schwindet; auf diesen letzteren, als relativ rotgrünblind zu bezeichnenden Netzhautpartien ist die Fähigkeit Hell und Dunkel sowie Blau und Gelb wahrzunehmen, noch vorhanden, doch erscheinen blaue und gelbe Objekte hier in weniger freien, d. h. mehr mit Grau verhüllten Farben, als unter sonst gleichen Bedingungen auf mehr zentralen Netzhautpartien. Bei noch mehr indirektem Sehen nimmt auch die Fähigkeit, Blau und Gelb wahrzunehmen, immer mehr ab und geht schließlich so weit verloren, daß die äußerste Netzhautperipherie nur noch die Wahrnehmung von Hell und Dunkel zu vermitteln vermag. Man kann somit sagen, daß einerseits der Rotgrünsinn, andererseits der Blaugelbsinn vom Zentrum nach der Peripherie der Netzhaut allmählich abnimmt, und zwar ersterer wesentlich rascher als letzterer. Wird daher ein farbiges Objekt von nicht zu großer „Sättigung“ und Ausdehnung auf der äußersten Netzhautperipherie eines normalen Auges zur Abbildung gebracht, so erscheint es hier farblos, hell- oder dunkelgrau. Schiebt man es nun allmählich gegen den Fixierpunkt des unbewegt gehaltenen Auges vor, so wird zunächst nur das in ihm etwa enthaltene Blau und Gelb sichtbar, violette und blaugrüne farbige Objekte erscheinen, mit diesen Netzhautstellen gesehen, blau, gelbgrüne und orangefarbige Objekte gelb; erst bei weiterer Annäherung gegen den Fixierpunkt kommt auch das in den farbigen Gegenständen enthaltene Rot oder Grün zur Wahrnehmung, d. h. sie erscheinen jetzt in ihrer „richtigen“ Farbe. Vier bestimmte Farben, das den Heringschen Urfarben entsprechende reine Rot, Gelb, Grün und Blau, werden bei zunehmend indirektem Sehen immer mehr mit Grau verhüllt und schließlich ganz farblos, ohne ihren Ton geändert zu haben, alle übrigen Farben ändern bei zunehmend indirektem Sehen nicht nur ihre Verhüllung, sondern auch ihren Farbenton, indem sie

zunächst immer mehr bläulich oder gelblich, weiterhin blau oder gelb erscheinen, bevor sie ganz farblos werden.

Die Grenzen, die man bei derartigen, als Farbenperimetrie bezeichneten Bestimmungen für die einzelnen Farben ermittelt, hängen, wie schon angedeutet, von der Ausdehnung der farbigen Objekte und von der mehr oder minder starken Verhüllung der Farbe mit Weiß, Grau oder Schwarz ab; unter sonst gleichen Verhältnissen erscheint ein farbiges Objekt bei zunehmend indirektem Sehen um so länger annähernd in seiner richtigen Farbe, je freier („gesättigter") diese und je größer das Objekt ist. Der Freiheitsgrad der Farbe aber hängt außer von der Zusammensetzung des bezüglichen farbigen Lichtes auch sehr wesentlich von der Lichtstärke des Grundes ab, auf dem das farbige Objekt erscheint. Ist derselbe dunkel, so verhüllt sich die Farbe infolge des Kontrastes mit Weiß oder Hellgrau, ist der Grund hell, mit Schwarz oder Dunkelgrau. Am zweckmäßigsten ist deshalb ein grau erscheinender Grund.

Zu vergleichenden Untersuchungen der Gesichtsfeldgrenzen für verschiedene Farben müssen nach dem Gesagten die farbigen Objekte nicht nur gleiche Größe, sondern es muß auch ihr Licht die gleiche Zusammensetzung und der Untergrund dieselbe Helligkeit haben. Bei den in der Praxis üblichen Methoden der Farbenperimetrie ist diesen letzteren Bedingungen in der Regel nicht genügend Rechnung getragen. Bei Bestimmung mit den üblichen roten und grünen Pigmenten findet man die Grenzen für Rot weiter als jene für Grün, weil die grünen Pigmente in der Regel mehr mit farbloser Empfindung verhüllt sind, als die meist sehr „gesättigten" roten.

Prüft man den Farbensinn bei indirektem Sehen mit Objekten von gleichem farbigem Reizwert, deren Herstellung auf einem von Hering angegebenen Wege möglich ist, so ergibt sich, daß einerseits die Grenzen für Rot und Grün, andererseits die Grenzen für Blau und Gelb zusammenfallen, d. h. bei zunehmend indirektem Sehen nimmt, wie schon angeführt, einerseits die Fähigkeit Rot und Grün wahrzunehmen, andererseits die Fähigkeit Blau und Gelb wahrzunehmen, in gleicher Weise ab.

Mit zunehmendem Alter wird die menschliche Linse auch im normalen Auge immer mehr gelblich gefärbt, bei 60- bis 70-jährigen ist diese Färbung nicht selten sehr ausgesprochen, zuweilen erscheint dieselbe hier dunkel braungelb. Die dadurch bedingten Störungen des Farbensinnes kommen hauptsächlich darin zum Ausdrucke, daß Farben, die ein jugendliches Auge schön blau sieht, von Augen mit derartig gelben Linsen mehr blaugrau oder rein grau gesehen werden können. Es ist von Interesse, aus solchen Gesichtspunkten den Aenderungen in der Malweise alternder Maler nachzugehen.

Angeborene Farbenblindheit. Es ist lange bekannt, daß manche Menschen zwar Farben wahrzunehmen vermögen, diese aber großenteils wesentlich anders sehen als wir; eine der ersten genaueren Selbstbeobachtungen bei derartiger „partieller Farbenblindheit" verdanken wir dem englischen Chemiker Dalton. Helmholtz beschrieb verschiedene Arten solcher Farbensinnstörungen als Rotblindheit und Grünblindheit, indem er von der Annahme ausging, daß die betreffende Anomalie durch Fehlen einer der drei von ihm angenommenen Faserarten in der Netzhaut (s. unten) zustande käme. Hering zeigte die Unhaltbarkeit dieser Auffassung und stellte die fundamental wichtige Tatsache fest, daß allen Augen, welchen von Geburt die Fähigkeit fehlt, Rot wahrzunehmen, auch die Fähigkeit der Grünwahrnehmung abgeht und umgekehrt; er bezeichnet dementsprechend solche Kranke als Rotgrünblinde. Bei diesen ist die Fähigkeit Schwarz und Weiß sowie Blau und Gelb wahrzunehmen, im allgemeinen in wesentlich ähnlicher oder gleicher Weise vorhanden wie beim Normalen, während ihnen die Fähigkeit Rot und Grün wahrzunehmen, völlig abgeht. Neue Beweise für die Richtigkeit der Heringschen Auffassung erbrachte u. a. die Untersuchung eines Falles von einseitiger Rotgrünblindheit bei normalem zweiten Auge durch A. v. Hippel.

Die angeborene Rotgrünblindheit findet sich nach statistischen Erhebungen bei etwa 3 bis 4% aller Männer, während sie merkwürdigerweise bei Frauen viel seltener ist (weniger als 1%). Man begegnet ihr vielfach in mehreren Generationen einer Familie, wobei im allgemeinen die weiblichen Glieder übersprungen werden, d. h. ein rotgrünblinder Vater hat eine normalsichtige Tochter, deren männliche Nachkommen wieder die Rotgrünblindheit zeigen können usw.

Die Rotgrünblindheit hat große praktische Bedeutung im Hinblicke auf die verbreitete Benutzung roter und grüner Signallichter im Bahn- und Schiffsdienste; daher wurden zahlreiche Verfahren zur Ermittelung dieser Anomalie angegeben, die hier nicht alle aufzuzählen sind. Nur zwei einfache und leicht anzuwendende Methoden seien kurz besprochen.

1. Die Seebecksche Wollprobe besteht im wesentlichen darin, daß dem zu Untersuchenden aus einer großen Zahl farbiger Wollbündel z. B. ein gelblichrotes gegeben wird mit der Aufforderung, unter den anderen Bündeln die ihm ähnlich oder gleich erscheinenden auszusuchen und zu dem ersten zu legen. Während der Normale nur die vor-

wiegend roten Bündel wählt, legt der Rotgrünblinde auch grüne zu den roten. Zu einem für uns blaßblauen Bündel wird er u. a. für uns bläulichrote legen usw. Wir erfahren so in wenigen Minuten und ohne daß der Untersuchte die Farben der Bündel zu bezeichnen, ja ohne daß er überhaupt zu sprechen braucht, ob er farbentüchtig ist oder nicht; ein für die meisten praktischen Zwecke nicht ins Gewicht fallender Nachteil dieser Methode besteht darin, daß der Untersuchte solche farbige Bündel zusammenlegen muß, die ihm meist nur ähnlich, aber nicht vollkommen gleich erscheinen; denn auch wenn man die Zahl der verschiedenen farbigen Wollbündel sehr groß nimmt, werden doch immer nur wenige Bündel, die für den Normalen wesentlich verschieden sind, für den Rotgrünblinden vollkommen gleich sein.

Zu wissenschaftlichen Untersuchungen ist die Herstellung genauer, nicht nur angenäherter Gleichungen erforderlich. Solche lassen sich in einer auch allen praktischen Anforderungen genügenden Weise mittels sinnreicher Apparate herstellen, die von Hering angegeben sind und im wesentlichen im folgenden bestehen: Es wird für den zu Untersuchenden ein frei rotes Feld (Bestrahlung einer weißen Fläche mittels roten Glaslichtes) sichtbar gemacht, dessen Farbe durch passende Zumischung eines blauen Glaslichtes (mittels Verstellung eines Schiebers) in allmählichen Uebergängen von einem gelblichen Rot durch reines Rot zu bläulichem Rot gewandelt werden kann. Unmittelbar an dieses rote grenzt ein frei grünes Feld, dessen Helligkeit durch Verstellung eines zweiten Schiebers innerhalb genügend weiter Grenzen von Hellgrün zu Dunkelgrün gewandelt werden kann. Durch entsprechende Verstellung beider Schieber während der Belichtung lassen sich unschwer ein Rot und ein Grün finden, die für den Rotgrünblinden sowohl in Farbe als in Helligkeit vollkommen gleich sind, somit genaue Gleichungen zwischen frei farbigen roten und grünen Lichtern herstellen.

Die weitere Untersuchung solcher Fälle von Rotgrünblindheit zeigt, daß sie sich nicht alle gleich verhalten; vielmehr kann man im allgemeinen zwei Gruppen unterscheiden: Die der ersten Gruppe angehörenden Rotgrünblinden stellen ein für uns sehr dunkles Grün bezw. Grau mit einem für uns beträchtlich helleren und leicht ins Gelbe gehenden Rot als gleich ein; in der Gleichung, welche die der zweiten Gruppe Angehörenden einstellen, erscheint das Grün für uns mit dem Rot angenähert gleich hell, und letzteres spielt für uns leicht ins Bläuliche. Man kann nach Hering die der ersten Gruppe angehörenden als relativ blausichtige, die der zweiten Gruppe als relativ gelbsichtige Rotgrünblinde bezeichnen. Nach Vorsetzen eines passenden gelben Glases vor das Auge eines der ersten Gruppe angehörenden Rotgrünblinden verhält dieser sich im wesentlichen ähnlich wie ein der zweiten Gruppe angehörender.

Die von der v. Kriesschen Schule aufgestellten beiden Gruppen der „Protanopen“ und „Deuteranopen“ entsprechen im wesentlichen den hier besprochenen.

Auch unter den Farbentüchtigen lassen sich zwei Gruppen als relativ blausichtige und relativ gelbsichtige Normale unterscheiden. Hering hat gezeigt, daß diese beiden Typen in ähnlicher Weise voneinander verschieden sind, wie die beiden Typen der Rotgrünblinden.

Im Spektrum sehen alle Rotgrünblinde nur zwei Farben, Gelb und Blau. Jene Stelle des Spektrums, welche für uns dem reinen Grün entspricht und welche für den Rotgrünblinden zwischen der gelb erscheinenden und der blau erscheinenden Hälfte liegt, sieht derselbe farblos; sie ist zwischen den Linien b und F des Spektrums gelegen und wird als die neutrale Stelle bezeichnet. Der relativ blausichtige Rotgrünblinde sieht das Spektrum am roten Ende weniger weit als der relativ Gelbsichtige oder als das gesunde Auge.

Fälle von Blaugelbblindheit bei normalem Rotgrünsinne gehören zu den größten Seltenheiten und haben keine nennenswerte praktische Bedeutung.

Die angeborene totale Farbenblindheit ist wesentlich seltener als die angeborene Rotgrünblindheit. Es sind in den letzten 20 Jahren etwa 30 Fälle dieser Anomalie beschrieben worden, deren großes prinzipielles Interesse eine kurze Darstellung wünschenswert macht.

Zum Verständnisse des Folgenden ist die Besprechung einiger Eigentümlichkeiten des Farbensehens normaler Augen erforderlich, deren Kenntnis wir wiederum Herings klassischen Untersuchungen verdanken.

Betrachten wir mit einem an mittlere oder höhere Lichtstärken angepaßten („helladaptierten“) Auge ein lichtstarkes Spektrum, so erscheint uns dieses in der Gegend des Gelb am hellsten, seine Helligkeit nimmt von da nach dem roten Ende ziemlich langsam, nach dem kurzwelligen rascher ab. Setzen wir nun die Lichtstärke dieses Spektrums durch Verengerung des Spaltes genügend herab und betrachten es mit einem durch längeren Dunkelaufenthalt entsprechend lichtempfindlich gemachten („dunkeladaptierten“) Auge, so erscheint uns jetzt das Spektrum als farblos helles Band. Die größte Helligkeit desselben liegt aber jetzt nicht mehr in der Gegend des Gelb, sondern in der Gegend des Gelbgrün bis Grün, etwa entsprechend den Linien E bis b. Sie nimmt von hier nach dem langwelligen

Ende rasch ab, etwas langsamer nach dem Blau und Violett.

Die Aenderungen des Helligkeitsverhältnisses, in dem uns farbige Lichter bei Aenderung von Lichtstärke und Adaptationszustand erscheinen, werden als Purkinjesches Phänomen bezeichnet; man kann sich dieses besonders eindringlich in einfacher Weise zur Anschauung bringen, indem man etwa zwei Flächen, von welchen die eine mit möglichst gesättigtem, nicht glänzendem rotem Papier vom Tone des Spektralrot oder orangefarbenem, die andere mit ebensolchem blauem Papier bespannt ist, nebeneinander legt und bei verschiedenen Lichtstärken und Adaptationszuständen betrachtet: Bei passender Wahl beider Papiere erscheint dem helladaptierten, bei höheren Lichtstärken sehenden Auge das Rot oder Orange deutlich, zum Teile beträchtlich heller als das Blau, während bei genügend herabgesetzter Lichtstärke dem dunkeladaptierten Auge das nun farblos erscheinende Rot als tief dunkles, fast schwarzes Grau, das Blau daneben als beträchtlich helleres Grau erscheint.

Hering zeigte nun in berühmt gewordenen Untersuchungen, daß der total farbenblinde Mensch das Spektrum bei allen Lichtstärken so sieht, wie der normale dunkeladaptierte bei passend herabgesetzter Lichtstärke. Gleichungen, die der total Farbenblinde zwischen zwei beliebigen farbigen oder zwischen einem farbigen und einem farblos grauen Lichte herstellt, stimmen annähernd oder genau auch für das dunkel adaptierte bei geringen Lichtstärken sehende Auge des Normalen.

In Laienkreisen ist vielfach die Meinung verbreitet, der total Farbenblinde vermöge überhaupt keinen Unterschied zwischen verschiedenen Farben wahrzunehmen. Dies ist, wie schon das vorhergehende zeigt, irrig; auch der total Farbenblinde besitzt bis zu einem gewissen Grade das Vermögen, Farben zu unterscheiden, nur unterscheiden sich für ihn die verschiedenen farbigen Lichter nicht durch ihre Farbe, sondern durch ihre verschiedene Helligkeit: Legen wir ihm z. B. ein für uns schön rotes und ein grünes Papier vor, so erscheint ihm ersteres tief dunkel, fast schwarz, letzteres im allgemeinen viel heller grau, fast weiß. Fordert man ihn auf, aus einer Reihe farbiger Papiere die roten zu wählen, so trifft er dies oft richtig, indem er die für ihn dunkelsten wählt, und erweckt dadurch den Anschein einer gewissen Fähigkeit der Farbenwahrnehmung. Legt man ihm aber außer den farbigen auch noch dunkelgraue, bezw. fast schwarze Papiere vor, so vermag er diese von den roten nicht zu unterscheiden, ebenso bestimmte hellgraue nicht von grünen Papieren usw.

Die Frage nach dem Farbensinne bei Tieren ist erst in den letzten Jahren mit Hilfe der Methoden der wissenschaftlichen Farbenlehre in Angriff genommen worden. Dabei hat sich im wesentlichen folgendes ergeben: Die Amphibien, Reptilien, Vögel und Säuger verhielten sich in allen von mir angestellten Versuchen so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie die eines normalen Menschen. Die Reptilien und Vögel verhielten sich im wesentlichen so, wie ein normaler Mensch, der sein Auge mit einem passenden rötlichgelben Glase bewaffnet. Die Erklärung für dieses eigentümliche Verhalten ist darin zu sehen, daß hier, bei den Sauropsiden, zwischen den Innengliedern und den Außengliedern der Netzhautzapfen sich farbige, vorwiegend gelbe und rote Oelkugeln finden, so daß zu den Außengliedern der Zapfen vorwiegend nur die langwelligen Strahlen des Spektrums gelangen können, die nicht von jenem, dem optischen Empfangsapparate vorgelagerten rotgelben Farbfilter absorbiert werden.

Diese Untersuchungen wurden zum Teile so angestellt, daß den Tieren als Futter weiße Reiskörner usw. geboten wurden, die auf schwarzer Unterlage ausgestreut und durch die Strahlen eines geeigneten Spektrums gefärbt waren; es ergab sich entsprechend dem eben Gesagten z. B. für Huhn und Schildkröte eine beträchtliche Verkürzung des Spektrums am kurzwelligen (violetten) Ende.

Die bisher untersuchten Fische und sämtliche bisher untersuchten Wirbellosen verhielten sich bei allen von mir angestellten Versuchen so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie die eines total farbenblinden Menschen. In besonders eindringlicher Weise läßt sich solches bei jungen Fischen und kleinen Krebsarten zeigen, die die Eigentümlichkeit haben, stets nach der für sie hellsten Stelle ihres Behälters zu schwimmen. In einem passenden Behälter ins Spektrum gebracht, schwimmen sie rasch nach der Gegend des Gelbgrün bis Grün; stellt man Gleichungen in der Weise her, daß man die eine Hälfte des Behälters mit einem bestimmten homogenen, die andere mit einem meßbar variablen Mischlichte bestrahlt, so zeigt sich, daß die Lichtstärken beider Lichter, bei welchen die zum Hellen schwimmenden Tiere sich in angenähert gleicher Weise in beiden Bassinhälften verteilen, annähernd oder genau mit jenen übereinstimmen, bei welchen die beiden Lichter dem total farbenblinden Menschenauge gleich hell erscheinen. Auch bei Fütterungsversuchen an erwachsenen Fischen läßt sich in zum Teil überraschender Weise zeigen, daß vorwiegend rote, unserem normalen Auge sehr hell erscheinende Lichter für das Fischauge ebenso wie für den total farbenblinden Menschen (siehe oben) einen äußerst geringen Helligkeitswert besitzen.

Die Untersuchung des Lichtsinnes bei luftlebenden Wirbellosen läßt sich für manche Arten in ähnlicher Weise durchführen wie bei den Fischen, da auch z. B. manche Raupen, Bienen, Käfer, Mücken und andere eine ausgesprochene Neigung zeigen, den für sie jeweils hellsten Teil ihres Behälters aufzusuchen. Bei anderen Arten, wie Cephalopoden, führt die Untersuchung des Pupillenspieles bei Bestrahlung mit verschiedenen spektralen Lichtern zu interessanten Ergebnissen. Manche Muscheln besitzen einen „Sipho", d. i. eine weiße oder etwas pigmentierte häutige Röhre, die sie, wenn sie ungestört sind, zwischen ihren Schalen hervorstrecken; bei Belichtung ziehen sie dieselbe ein, im allgemeinen um so stärker, je heller das Reizlicht für sie ist. Auch für diese Siphonen, an welchen besondere lichtempfindliche Elemente anatomisch bisher nicht nachgewiesen sind, haben die verschiedenen homogenen Lichter ähnliche oder gleiche relative Helligkeitswerte wie für den total farbenblinden Menschen.

Besonderes Interesse bietet ferner der Nachweis, daß bei allen eben besprochenen Tieren sich ausgiebige adaptative Aenderungen nachweisen lassen, derart, daß nach längerem Dunkelaufenthalte zur Auslösung bestimmter Reaktionen auf Belichtung eine wesentlich, zum Teile um das Vieltausendfache kleinere Lichtstärke genügt, wie nach längerem Aufenthalte im Hellen.

7. Theorien des Licht- und Farbensinnes. Die Frage nach einer funktionellen Verschiedenheit zwischen den Stäbchen und Zapfen der Netzhaut hat zuerst Max Schultze (1866) aufgeworfen; er machte die Annahme, daß die Stäbchen nur farblose Empfindungen vermitteln, die Zapfen daneben auch farbige Empfindungen, letztere stellten also gewissermaßen eine höhere Entwickelungsstufe der Stäbchen dar. Er gründete seine Auffassung teils auf die Abnahme des Farbensinnes von den mittleren relativ zapfenreichen Netzhautpartien nach der stäbchenreicheren Netzhautperipherie, teils auf die Tatsache, daß bei vielen Nachttieren (Eulen usw.) die Netzhaut besonders reich an Stäbchen gefunden wird, während bei Tagtieren (Hühnern usw.) die Zapfen in der Netzhaut an Zahl überwiegen. An diese Schultzeschen Vorstellungen schließen sich die Anschauungen an, die nach Kühnes Entdeckung des Sehpurpurs von Parinaud (1881—84) entwickelt wurden. Auch er nimmt an, daß die Stäbchen die Vermittler farbloser Empfindungen und vermöge ihres Gehaltes an Sehpurpur vorwiegend zum Sehen bei herabgesetzter Beleuchtung, in der Dämmerung geeignet seien. Diese von Parinaud als die Theorie der Doppelnetzhaut (Stäbchen- und Zapfennetzhaut) bezeichneten Anschauungen kehren in wesentlich ähnlicher Form in der sogenannten Duplizitätstheorie wieder, die insbesondere von v. Kries und seinen Anhängern vertreten wird.

Nach dieser Theorie sollen bei Tage nur die Zapfen das Sehen vermitteln, die Stäbchen aber, welche den weitaus überwiegenden Bestandteil des Sehepithels ausmachen (siehe oben), nur während der Dämmerung fungieren. Hiernach wären, wie Hering einmal bemerkte, die Stäbchen gewissermaßen den Nachtwächtern zu vergleichen, und die Netzhaut einer Stadt, in welcher die Zahl der Nachtwächter viel größer wäre als die der übrigen Bürger.

Parinaud sah eine wesentliche Stütze seiner Auffassung in der verbreiteten Meinung, daß die Tagvögel mit ihrer an Stäbchen relativ armen Netzhaut „nachtblind" seien. In manchen Gegenden Deutschlands bezeichnet man eine eigentümliche Erkrankung des menschlichen Auges, die wesentlich durch die Unfähigkeit des Sehens bei schwacher Beleuchtung gekennzeichnet ist, als „Hühnerblindheit". Demgegenüber konnte ich mit geeigneten Methoden nachweisen, daß die Hühner durchaus nicht nachtblind, vielmehr einer Dunkeladaptation in beträchtlichem Umfange fähig sind. Manche Schildkrötenarten, in deren Netzhäuten ausschließlich Zapfen nachweisbar sind, führen sogar eine vorwiegend nächtliche Lebensweise.

Auch der von Parinaud und seinen Anhängern gemachte Versuch, die eben erwähnte Nachtblindheit des Menschen als eine auf die Stäbchen der Netzhaut beschränkte Erkrankung aufzufassen, hat eingehender Prüfung nicht Stand halten können. Weiter hatten Parinaud und seine Anhänger angenommen, daß der foveale, stäbchenfreie Netzhautbezirk wie des Sehpurpurs so auch der Dunkeladaptation ermangele. Hering und seine Schüler zeigten aber, daß auch dieser für das deutliche Sehen wichtigsten Stelle des Auges die Fähigkeit zu adaptativen Aenderungen zukommt, wenn auch in weniger großem Umfange, als der übrigen Netzhaut. —

Den ersten Versuch einer theoretischen Zusammenfassung der bis dahin bekannten Tatsachen aus dem Gebiete des Licht- und Farbensinnes beim Menschen verdanken wir Thomas Young (1807). Ausgehend von der durch Newton ermittelten Lichtmischungsregel, nach welcher sich durch Mischung von drei passend gewählten farbigen Strahlungen in passenden Mengenverhältnissen alle getönten und ungetönten Farben erhalten lassen würden, machte Young die Annahme, daß in der Netzhaut sich dreierlei verschiedene Empfangsorgane fänden, durch deren isolierte oder mehr oder weniger gleich-

zeitige Erregung alle farbigen und farblosen Empfindungen zustande kommen sollten; es handelt sich hier im wesentlichen um einen „trügerischen Analogieschluß von der Addition der physikalischen Reize auf die Zusammensetzung der physiologischen Reaktion, des psychischen Endeffektes, speziell der Weißempfindung" (v. Tschermak). Youngs Anschauungen wurden später durch Helmholtz aufgenommen und zu der bekannten „Dreifasertheorie" ausgebildet. Danach sollte die Netzhaut dreierlei verschiedene Faserarten enthalten, von welchen die eine nur durch rotwirkende, die zweite nur durch grünwirkende, die dritte nur durch blau- oder violettwirkende Strahlen erregt werden sollte. Die Empfindung Gelb sollte durch gleichzeitige und gleichstarke Erregung der rot und der grün empfindenden Fasern, die Empfindung Blau durch gleichzeitige und gleichstarke Erregung der Grün- und der Violettfasern, die Empfindung Weiß durch gleichzeitige und gleichstarke Erregung aller drei Faserarten zustande kommen. Bei den sogenannten Rotblinden sollte die erste Faserart, bei den Grünblinden die zweite Faserart fehlen, bei den total Farbenblinden nur eine Faserart vorhanden sein usw.

Wir verdanken den umfassenden Darlegungen Ewald Herings den Nachweis von der Unhaltbarkeit der Dreifasertheorie und von deren Unvereinbarkeit mit zahlreichen teils schon früher bekannten, teils von Hering selbst gefundenen Tatsachen.

Auch bei Besprechung der Heringschen Theorie der Gegenfarben muß die Andeutung einiger weniger, besonders wichtiger Punkte genügen, so weit diese nicht schon im vorhergehenden zur Sprache gekommen sind.

Es wurde schon erwähnt, daß Hering zuerst die Notwendigkeit einer strengen Scheidung zwischen den physikalisch-optischen Reizen und den durch sie veranlaßten psychischen Phänomenen erkannte; seiner Lehre liegt die methodische Analyse unserer Gesichtsempfindungen nach ihren spezifischen Aehnlichkeiten bezw. Verschiedenheiten zugrunde. Nach anfänglichem lebhaften Widerspruche haben auch frühere Anhänger der Dreifasertheorie sich in wesentlichen Punkten den von Hering entwickelten Anschauungen genähert, zunächst insbesondere darin, daß man heute allgemein die Notwendigkeit der Annahme einer von der farbigen Empfindungsreihe unabhängigen farblosen Empfindungsreihe anerkennt.

Alles Sehen ist nach Hering gleichsam der psychische Ausdruck der Regungen in der Sehsubstanz des inneren Auges, wenn wir unter dieser den physischen Träger derjenigen Vorgänge verstehen, mit welchen die Farben als psychische Phänomene unmittelbar verknüpft sind. Diese Sehsubstanz läßt sich betreffs bequemerer Darstellung auffassen als ein Gemisch von 3 verschiedenen Substanzen, deren jede in zwei gegensätzlichen Richtungen einer Veränderung fähig ist, oder richtiger als eine Substanz, deren Stoffwechsel in 3 verschiedenen Hauptrichtungen einer doppelsinnigen qualitativen Aenderung fähig ist. Wir können die 3 supponierten Substanzen nach dem früher Gesagten als die Schwarz-Weiß empfindende, als die Blau-Gelb empfindende und als die Rot-Grün empfindende Substanz, die beiden gegensinnigen Veränderungen, deren jede dieser Substanzen fähig ist, als Dissimilation und Assimilation bezeichnen.

Einem dissimilatorischen Vorgange in der Schwarz-Weiß empfindenden Substanz entspricht die Wahrnehmung des Weißen, einem assimilatorischen Vorgange in der gleichen Substanz die Wahrnehmung des Schwarzen; in analoger Weise wäre das psychische Korrelat dissimilatorischer Vorgänge in der Gelb-Blau bezw. der Rot-Grün empfindenden Substanz die gelbe bezw. rote Farbe, das psychische Korrelat der entsprechenden assimilatorischen Vorgänge die blaue bezw. grüne Farbe.

Die physiologische Farbenblindheit der Netzhautperipherie des normalen Auges erklärt sich nach dieser Lehre einfach so, daß von der Netzhautmitte aus nach der Peripherie zunächst jene Teile der Sehsubstanz an Menge allmählich abnehmen, deren Regungen die roten und grünen Farben entsprechen, weiterhin auch jene, deren Regungen die blauen und gelben Farben entsprechen, so daß von der äußersten Netzhautperipherie aus nur noch jene Regungen vermittelt werden können, deren psychisches Korrelat die ungetönten Farben Weiß, Grau und Schwarz sind.

Bei der angeborenen Rotgrünblindheit würden von Hause aus jene Teile der Sehsubstanz fehlen, deren Regungen die Wahrnehmung von Rot und Grün vermitteln, bei den total Farbenblinden würde sich nur die Schwarz-Weiß empfindende Substanz finden.

Literatur. ***H. v. Helmholtz,*** *Physiologische Optik, 1. Aufl. 1856/66.* — ***E. Hering,*** *Beiträge zur Lehre vom Lichtsinne, 1876.* — ***Derselbe,*** *Grundzüge der Lehre vom Lichtsinne. Handbuch der gesamten Augenheilkunde, 1905/13.* — ***Derselbe,*** *Raumsinn des Auges, Augenbewegungen. In Hermanns Handbuch der Physiologie der Sinnesorgane, 1879.* — ***C. v. Hess,*** *Refraktion und Akkommodation des menschlichen Auges und ihre Anomalien. Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Gräfe-Sämisch, 1910.* — ***Derselbe,*** *Vergleichende Physiologie des Gesichtssinnes. Jena 1912.* — ***J. v. Kries,*** *Die Gesichts-*

empfindungen in Nagels Handbuch der Physiologie, 1904. — ***A. v. Tschermak,*** *Die Hell-Dunkeladaptation des Auges und die Funktion der Stäbchen und Zapfen. Ergebnisse der Physiologie, 1902.* — ***Derselbe,*** *Ueber Kontrast und Irradiation. Ebenda, 1903.*

C. v. Hess.

Gesner

Konrad.

Geboren am 26. März 1516 in Zürich, gestorben am 13. Dezember 1565 daselbst. Er studierte in Straßburg, Bourges, Paris und Venedig und erhielt dann in seiner Vaterstadt ein ärmliches Schulamt. Bald darauf bezog er wieder die Universität Basel, wo er vorzugsweise Medizin studierte, um sich eine bessere Stellung zu erringen. 1537 wurde er Professor der griechischen Sprache in Lausanne und nach kurzem Aufenthalt in Montpellier Professor der Physik zu Zürich, wo er auch als praktischer Arzt wirkte. Er ist auf den verschiedensten Gebieten tätig gewesen; in der Literaturgeschichte betrat er neue Bahnen durch seine „Bibliotheca universalis, seu catalogus omnium scriptorum locupletissimus in tribus linguis, graeca, latina, et hebraica exstantium (Zürich 1545 bis 1555, 4 Bde.); die Naturgeschichte erhob er erst zu einer selbständigen Wissenschaft und bereicherte sie durch eigene Beobachtungen und Forschungen. Er ist der eigentliche Begründer der wissenschaftlichen Zoologie. Er ging vor allem kritisch vor, um die vorhandenen Tatsachen übersichtlich zu ordnen. Er schilderte die Tierformen vom wirklich naturhistorischen Standpunkte, vernachlässigte aber auch die Beziehungen zur Medizin und Naturgeschichte nicht. Wie ihm nun aber die Auffassung des Tierreiches als eines organischen Ganzen fehlte, so fehlte ihm auch der richtige Artbegriff. Auch eine strenge Nomenklatur und Terminologie führte er nicht durch und konnte so auch nicht zu einer systematischen Anordnung kommen. Immer muß man jedoch bei seiner Einschätzung berücksichtigen, daß er der Zeit nach der erste deutsche Zoologe ist. Auf botanischem Gebiete tat er sich besonders dadurch hervor, daß er den großen Wert der Blüten und Früchte für die Verwandtschaft der Pflanzen erkannte. — Er legte einen botanischen Garten an und gründete ein Naturalienkabinett.

Von seinen vielen Werken seien nur genannt: „Historiae animalium liber primus qui est de quadrupedibus viviparis cum figuris ad vivum expressis“, Zürich 1551. „Historiae quadrupedum oviparium liber“, Zürich 1554. „Historiae avium liber“, Zürich 1555. „Historiae animalium liber qui est de piscibus et aquatilibus,“ Zürich 1558. „Gesnerus redivivus auctus et amendatus, oder allgemeines Tierbuch“, Frankfurt 1669 bis 1670, 5 Bde. „Descriptiones et icones plantarum et de hortis Germaniae liber“, Straßburg 1561. „Stirpium historia“, als „Opera botanica“, von K. K. Schmiedel (Nürnberg 1753, 2 Bde.; 1759) herausgegeben. „Icones animalium quadrupedum“ Zürich 1553. „Icones animalium aquatilium“ Zürich 1560. „Icones animalium omnium“, Zürich 1555, neue Aufl. 1560.

Literatur. ***J. Hauhart,*** *Conrad Gesner, Winterthur 1824. — Biographie universelle (von Cuvier). — Allgemeine deutsche Biographie, Bd. 9, 1879.*

W. Harms.

Gesteinseinteilung.

1. Allgemeines. 2. Definition des „Gesteines“. 3. Die Einteilung: a) Eruptive. b) Sedimente. c) Metamorphe. 4. Schluß.

1. Allgemeines. Die Einteilung der Gesteine oder ihre Systematik ist seit den Zeiten eines G. A. Werner, der die Petrographie inauguriert hat, einem starken Wechsel unterworfen gewesen, weil die Gesichtspunkte für eine solche Einteilung zu verschiedenen Zeiten in schwankendem Maße bekannt waren. Aber auch heute, wo wir tiefer in das Wesen der maßgebenden Tatsachen eingedrungen sind, ist man noch keineswegs zu einer einheitlichen Auffassung gelangt. Dies hat seinen Grund einerseits in der einseitigen Hervorhebung irgendeines der zur Verfügung stehenden Gesichtspunkte und andererseits darin, daß innerhalb der drei großen Klassen von Gesteinen meist eine sehr enge Verwandtschaft der einzelnen Gruppen, Ordnungen und Familien besteht, so daß es vollkommen willkürlich bleibt, wo man die Grenze setzen will. Jede Einteilung natürlicher Gegenstände soll aber natürlich und nicht künstlich sein und die natürliche Einteilung soll tunlichst alle Eigentümlichkeiten berücksichtigen. Dies ist verhältnismäßig leicht an biologischen Objekten herbeizuführen, weil im Laufe der Entwickelung die Zwischenglieder ausgestorben und damit die verbleibenden Teile mehr oder minder scharf voneinander getrennt sind. Es ist anders bei den Gesteinen, bei welchen uns alle Glieder von den ältesten Zeiten bis auf unsere Tage vorliegen: zeitlich und räumlich in Provinzen und Gauverwandtschaften getrennt und doch wieder zusammengehörig, oft verschieden durch spätere Veränderungen — Verwitterung und Metamorphose —, die im Laufe der geologischen Epochen, aus sonst gleichen Gliedern, scheinbar verschiedenartige Dinge gemacht haben.

2. Definition des „Gesteines“. Ein Gestein ist ein Gemenge von Mineralien oder mineralähnlichen Körpern — z. B. Gesteinsglas —. Aber nicht alle Mineralaggregate sind Gesteine, sondern nur die, welche einen wesentlichen Anteil an dem

Aufbau der Erdkruste nehmen, d. h. sich in erheblicher Menge vorfinden, an verschiedenen Orten in charakteristischer Verbindung auftreten. Das Gestein ist ein geologisch selbständiger Teil der Erde und muß einem einheitlichen Bildungsprozeß seine Entstehung verdanken. Es muß sich von den umgebenden Massen deutlich abgrenzen. Betrachten wir ein Beispiel: Feldspat, Quarz, Biotit sind Mineralien, d. h. nach stöchiometrischen chemischen Gesetzen gebaute Verbindungen, die zum Granit gemengt sein können. Der Granit bildet einen wesentlichen Anteil an dem Aufbau der Erdkruste. Er findet sich in großer Menge an den verschiedensten Orten und von verschiedenem Alter in gleicher Weise zusammengesetzt, ist von den Nebengesteinen deutlich unterschieden oder getrennt, und verdankt seine Entstehung einem einheitlichen Bildungsprozeß — Schmelzfluß. Andererseits ist ein Aggregat von Schwerspat und Silber kein Gestein. Es nimmt keinen wesentlichen Anteil an dem Aufbau der Erdrinde, es ist keine sich regelmäßig wiederholende Assoziation, verdankt seine Entstehung keinem einheitlichen Bildungsprozeß usw.

Nicht jedes Gestein besteht aus mehreren Mineralien, sondern es gibt auch solche, an deren Aufbau nur ein einziges Mineral beteiligt ist — z. B. Marmor. Die ersteren nennt man gemengte, die letzteren einfache Gesteine.

3. Die Einteilung. Die Gesichtspunkte, aus denen sich eine Gesteinseinteilung herleiten läßt, sind etwa folgende: die Entstehung, das geologische Vorkommen, Textur und Struktur, der Mineralbestand, die chemische Zusammensetzung.

Nach der Entstehung werden die Gesteine in drei große Klassen geteilt, die je einem besonderen Bildungsprozeß angehören:

1. Entstehung aus dem Schmelzfluß, welche zur Bildung der Eruptivgesteine oder massigen Gesteine führt.

2. Entstehung unter Beihilfe der Atmospärilien, welche uns die Sedimente schafft.

Haben wir also bei dem ersten Vorgang, bei den Eruptivgesteinen, als grundlegend die hohe Temperatur zu betrachten, so übt bei der Bildung der Sedimentgesteine die niedrige Temperatur ihre Herrschaft aus. Das führt zu charakteristischen Unterschieden in bezug auf die oben genannten weiteren 4 Gesichtspunkte: die Eruptivgesteine sind durchgreifend gelagert, die Sedimente geschichtet; die Eruptivgesteine haben eine massige Struktur und im allgemeinen unregelmäßige Textur, die Sedimente hingegen geschichtete und im allgemeinen regelmäßige Struktur und Textur; die Eruptiven bestehen vorzugsweise aus ganz oder nahezu wasserfreien Silikaten, die Sedimente aus wasserhaltigen Silikaten oder Salzen anderer Säuren als der Kieselsäure und dementsprechend ist auch die Verschiedenheit in der chemischen Zusammensetzung.

Aber diese beiden Klassen sind trotzdem nicht so scharf voneinander getrennt, wie man auf den ersten Blick annehmen möchte, denn bei den heute weitaus überwiegenden Tuffvulkanen, die es in allen geologischen Epochen in großer Anzahl gegeben hat, wird die überwiegende Masse des aus dem Schmelzfluß erstarrten Materials bei der Eruption zerstäubt und setzt sich nachher aus der Luft oder aus dem Wasser wieder ab. Es sind demnach bei der Bildung dieser Gesteine, welche man als Tuffe bezeichnet, zwei gänzlich getrennte Vorgänge miteinander verknüpft. Man wird also die Wahl haben, ob man die Tuffe den Eruptiven oder den Sedimenten zurechnen will. Wenn man freilich nach den für die Bildung der Bestandteile des Gesteins herrschenden physikalischen Bedingungen fragt, dann muß man feststellen, daß hohe Temperatur ausschlaggebend war und danach gehören die Tuffe zu den Eruptiven.

3. An die beiden ersten Klassen gliedert sich nun noch eine dritte an, deren Bildungsvorgang charakterisiert ist durch erhöhten Druck und erhöhte Temperatur, die aber im allgemeinen die Schmelztemperatur der Mineralien nicht erreicht. Jede der beiden ersten Gesteinsklassen kann unter Verhältnisse geraten, die den Bildungs- oder Gleichgewichtsbedingungen für ihre Mineralien nicht mehr entsprechen. So z. B. kann ein Eruptivgestein bei niedriger Temperatur einem hohen Druck unterworfen werden — Gebirgsbildung — oder ein Sediment kann bei erhöhter Temperatur hohem Druck ausgesetzt sein, d. h. es können sich die physikalisch-chemischen Bedingungen, Temperatur und Druck ändern, dann entsprechen Mineralbestand, Struktur und Textur nicht mehr dem Gleichgewichtszustand und es vollzieht sich eine Umwandlung, eine Metamorphose. Wir erhalten die dritte Klasse, die metamorphen Gesteine, welche charakterisiert sind durch einen besonderen Mineralbestand, durch besondere Struktur und Textur, die aber in ihrem geologischen Auftreten bald mit den Eruptivgesteinen, bald mit den Sedimenten übereinstimmen. Im Mineralbestand nähern sie sich mehr den Eruptiven, in bezug auf die Textur aber mehr den Sedimenten. Da nun aber der Grad der Metamorphose abhängig ist von der Höhe der Temperatur und des Drucks, von der Zeitdauer der Einwirkung, so ist es nur natürlich, daß eine scharfe Grenze dieser Gruppe gegenüber den Eruptiven sowohl, als den Sedimenten nicht festgesetzt werden kann.

3a) Eruptive. Betrachten wir weiter diese drei Klassen im einzelnen, indem wir uns dabei an die heute in Deutschland gebräuchlichste Einteilung halten. Die Eruptiven können nach ihrem geologischen Vorkommen in drei Gruppen geteilt werden: α) die Ergußgesteine, welche bei ihrer Eruption die Erdoberfläche erreicht und sich dort ausgebreitet haben; β) die Tiefengesteine, welche in großen intratellurischen Hohlräumen stecken geblieben sind, eine weite Ausdehnung in den drei Dimensionen des Raumes besitzen und in Form von Stöcken und Massiven auftreten; γ) die Ganggesteine, welche gleichsam die Tiefengesteine mit den Ergußgesteinen verbinden, Spalten innerhalb der Erdrinde ausfüllen und somit eine mehr flächenhafte Ausdehnung besitzen. Diese drei Gruppen von Eruptiven brauchen sich nicht oder nur unwesentlich zu unterscheiden in bezug auf chemische Zusammensetzung und Mineralbestand, aber sie zeigen eigentümliche texturelle und strukturelle Verhältnisse. Die Tiefengesteine sind stets holokristallin und ihre Struktur zumeist hypidiomorphkörnig. Die Gang- und Ergußgesteine sind vielfach hypokristallin bis glasig und im allgemeinen porphyrisch struiert. Doch finden sich allenthalben Uebergänge zwischen den letzteren und den ersteren Gesteinen. Nur die hypokristalline und glasige Textur ist bei den Tiefengesteinen nie zu beobachten. Da die strukturelle und texturelle Verschiedenheit ihre wesentliche Ursache in der Dauer des Erkaltens hat, also abhängt von der Masse des Gesteins und von dem Wärmeschutz, so sind die Uebergänge zwischen den Gesteinen leicht verständlich.

Die weitere Einteilung der Eruptiven in Ordnungen, Gattungen und Familien wird im wesentlichen bedingt durch die chemische Zusammensetzung und den damit in erster Linie zusammenhängenden Mineralbestand, der freilich auch bei nahezu gleicher chemischer Zusammensetzung nicht ganz gleich zu sein braucht, weil Druck, Temperatur, Lösungsgenossen und Keime für die Mineralbildung von Bedeutung sind. Da jedoch der chemische Bestand im allgemeinen wenigstens mit dem mineralogischen zusammentrifft, so kann man danach weiter teilen. Es kommen drei große Ordnungen in Betracht, deren eine durch das Ueberwiegen der Alkalien, deren zweite durch das Ueberwiegen des Kalks gekennzeichnet ist. Damit Hand in Hand geht ein höherer Gehalt an Tonerde bei den ersteren, ein geringerer bei den letzteren und damit konform auch im allgemeinen ein höherer Kieselsäuregehalt bei den ersteren und ein geringerer bei den letzteren. Mit sinkendem Gehalt an Kieselsäure ist im allgemeinen eine Zunahme des Magnesiums und Eisens — der sogenannten femischen Bestandteile — verknüpft und umgekehrt.

Da die Tonerde in ihrer weit überwiegenden Menge in Form von Feldspat oder seiner Vertreter — Leucit, Nephelin, Hauyngruppe — gebunden wird, so ist die alkalireiche Ordnung ausgezeichnet durch Alkalifeldspäte oder ihre Vertreter, die alkaliarme Ordnung hingegen durch das Ueberwiegen von Kalknatronfeldspäten oder deren Vertretern — Melilith —. Da nun bei den Familien mit Kalknatronfeldspäten der Kieselsäuregehalt am geringsten wird, der Gehalt an femischen Bestandteilen am meisten zunimmt und damit der Tonerdegehalt bis auf Null sinkt, so gliedert sich an sie eine dritte Ordnung an, die man als feldspatfreie Gesteine bezeichnet.

Bei den beiden feldspathaltigen Ordnungen unterscheidet man gewöhnlich noch zwei Unterordnungen, eine kieselsäurereichere und eine kieselsäureärmere. Die alkalireichen und kieselsäurereichen Gesteine führen keine Feldspatvertreter. Gattungsunterschiede können in dem Verhältnis Kali zu Natron und Kalk und in der An- oder Abwesenheit von Quarz gefunden werden. Bei den alkalireichen, kieselsäurearmen Gesteinen hat man stets Feldspatvertreter und unterscheidet Gattungen, die noch Feldspat enthalten, neben anderen, die frei von Feldspat sind. Bei den ersteren wiederum solche, die Alkalifeldspat haben und andere mit Kalknatronfeldspat. Bei den letzteren und bei den feldspatfreien Gesteinen werden dann noch zwei Arten unterschieden, je nachdem die Gesteine Olivin enthalten oder olivinfrei sind und bei allen wird ein Unterschied gemacht, je nachdem der Feldspatvertreter Leucit oder Nephelin ist. Bei den alkaliarmen Gesteinen haben die kieselsäurereichen einen natronreichen Kalknatronfeldspat, die kieselsäureärmeren dagegen einen kalkreichen. Bei den ersteren wird in zwei Gattungen gegliedert, je nachdem sie quarzhaltig oder quarzfrei sind; bei den letzteren erfolgt die Gliederung einerseits danach, ob sie rhombischen Pyroxen enthalten (Norit) oder nicht (Gabbro), andererseits danach ob sie olivinhaltig oder olivinfrei sind, doch ist diese Gliederung nicht streng durchgeführt.

Bei den Gesteinen, die vollkommen frei von Feldspat und Feldspatvertretern sind, erfolgt eine Gliederung in zwei Gattungen nach vorhandenem oder fehlendem Olivingehalt.

Bei allen so entstehenden Gattungen kann man nun, wie oben bereits auseinandergesetzt, Tiefengesteine, Ganggesteine und Ergußgesteine unterscheiden und erhält dadurch die Familien.

Aus didaktischen Gründen hat man die Ergußgesteine in jüngere, tertiäre und

posttertiäre, und in ältere, prätertiäre gegliedert. Diese Gliederung ist insofern wenigstens für Europa berechtigt, als hier von dem Ende des Paläozoikums bis gegen Ende des Mesozoikums die vulkanische Tätigkeit fast vollständig geruht hat. Daher kommt es, daß die jüngeren Gesteine einen frischen, unzersetzten oder wenig zersetzten Sanidin haben, ältere hingegen einen verwitterten Orthoklas. Aber auch diese Gliederung ist nicht überall streng durchgeführt oder durchzuführen, so z. B. macht man den Unterschied nicht bei den alkalireichen, kieselsäurearmen, und bei den alkaliarmen, kieselsäurearmen hat man sogar noch präkarbonische Erguß- und Ganggesteine und postdevonische unterschieden. Die ersteren, die Familie der Diabase oder Grünsteine, umfaßt sogar chemisch so verschiedenartige Dinge, daß sie wahrscheinlich im Laufe der Zeit noch in verschiedene Gattungen oder Familien wird zerlegt werden müssen. Ihre gemeinschaftlichen Kennzeichen sind offenbar die Folge metamorphischer Veränderungen.

Bei allen Erguß- und Ganggesteinen können glasige Ausbildungsformen vorkommen, die man dann dadurch bezeichnet, daß man den Familiennamen die Worte: Obsidian, Pechstein, Bimsstein anhängt, je nachdem die Gläser wasserfrei oder wasserhaltig sind, oder eine blasige Textur besitzen.

Gewöhnlich gliedert man nun den Eruptivgesteinen noch eine besondere Gruppe an, welche man als gangförmige Spaltungsprodukte der Tiefengesteine bezeichnet. Es sind dies gangförmig auftretende Gesteine, die in inniger zeitlicher, räumlicher und genetischer Verbindung mit Tiefengesteinen stehen, d. h. diese regelmäßig begleiten. Sie entstehen durch Saigerung oder fraktionierte Kristallisation und sind bald reicher, bald ärmer an Alkalien als das zugehörige Tiefengestein. Die ersteren bezeichnet man als aplitische, die letztere als lamprophyrische Reihe. Man unterscheidet dann weiter die einzelnen Gesteine nach ihrem Bestand in chemischer und mineralogischer Hinsicht in Familien.

Der aplitischen Reihe dieser letzteren Gesteine gliedern sich endlich noch die sogenannten Pegmatite oder Schriftgranite (Riesengranite) an, welche mit den Apliten durch Uebergänge verbunden sind, über deren Entstehung man aber noch nicht vollkommen im Klaren ist.

Endlich mag an dieser Stelle noch erwähnt werden, daß alle Ergußgesteine mit Tuffen, d. h. lockeren Auswurfsprodukten der Vulkane verknüpft sein können. Man bezeichnet sie dadurch, daß man dem Familiennamen das Wort „Tuff" anhängt.

3b) Die Sedimente oder Schichtgesteine. Die Sedimente oder Schichtgesteine, auch sekundäre Gesteine genannt, erfahren eine Gliederung dadurch, daß nach ihrer Entstehung eine Dreiteilung möglich ist. Bei der Zerstörung anderer Gesteine entstanden, können sie entweder die ungelösten Reste jener darstellen, oder sie können aus den gelösten Produkten wieder abgeschieden worden sein; das letztere entweder auf physikalisch-chemischem Weg oder durch Organismen. Die letzteren bezeichnet man als organogene, die ersteren als chemisch-physikalische oder minerogene Sedimente, die, welche die ungelösten Bestandteile, also im wesentlichen Ton und Quarz oder unzersetzte Mineralien enthalten und nur auf rein mechanischem Wege transportiert worden sind, als mechanische Sedimente, als klastische oder Trümmergesteine.

α) Die klastischen oder Trümmergesteine erfahren eine weitere Gliederung, indem sie unterschieden werden einerseits nach der von der Länge des Transportweges abhängigen Korngröße, der Form und dem Zersetzungszustand der Bestandteile und andererseits nach dem mineralogischen Bestand, indem die einen reicher, die anderen ärmer an Tonsubstanz sind.

β) Die chemisch-physikalischen Sedimente kann man in vier Ordnungen trennen, je nachdem sie wesentlich aus Hydraten, z. B. der Kieselsäure, des Eisenoxyds, der Tonerde, oder aus Silikaten, oder aus Karbonaten, z. B. des Kalks und der Magnesia, oder aus Sulfaten und Chloriden z. B. des Natrons, der Magnesia, des Kalis aufgebaut sind. Die letzteren Gesteine umfassen die Bestandteile der Salzlager.

γ) Die organogenen Sedimente endlich erfahren eine Dreiteilung dadurch, daß sie entweder kalkig, kieselig oder organischer Natur (Kohle, Bitumen) sind. Man kann hier noch zwei Ordnungen unterscheiden, von denen die eine durch Tiere, die andere durch Pflanzen gebildet ist (zoogene und phytogene Sedimente).

Man darf aber nicht vergessen, daß bei den Sedimenten Dinge verschiedener Entstehungsart gemischt sein können, und daß somit in vielen Fällen eine scharfe Trennung nicht durchzuführen ist. Man darf auch nicht vergessen, daß die Sedimente ebenso wie die Eruptiven einerseits durch das Alter und andererseits durch hindurchsickernde Lösungen (Diagenese) eine Veränderung sowohl in ihrem chemischen als in ihrem mineralogischen Bestand erfahren können. Vielleicht wird im Laufe der Zeit die Gliederung der Sedimente noch eine etwas andere werden, weil man bis jetzt weder über ihren Chemismus noch über ihre strukturellen

und texturellen Eigenschaften genügend unterrichtet ist.

3c) Die metamorphischen Gesteine. Bis vor verhältnismäßig kurzer Zeit hat man die metamorphischen Gesteine in drei große Gruppen gegliedert, indem man die einen als kontaktmetamorph, die andere als dynamometamorph und eine dritte Gruppe als kristalline Schiefergesteine bezeichnete. Diese Dreiteilung war ein Ausdruck unserer Kenntnis von der Entstehung dieser Gesteine, indem die erste Gruppe nur solche Sedimente umfaßte, welche durch die Berührung mit einem erkaltenden Tiefengestein eine mehr oder minder starke Umkristallisation erfahren hatten, während die zweite Gruppe Eruptivgesteine und Sedimente umfaßte, die ihre Veränderung gebirgsbildenden Vorgängen verdankten, und in die dritte Gruppe alle diejenigen Gesteine eingereiht wurden, von denen man glaubte, annehmen zu müssen, daß sie archäischen Alters seien und ihre Entstehung bis dahin unbekannten oder nur vermuteten Vorgängen verdankten. Neuerdings hat nun die Erfahrung gelehrt, daß letzteres nicht zutrifft, daß für die Metamorphose der Eruptivgesteine und Sedimente wesentlich nur eine Verschiebung der Gleichgewichtsbedingungen, d. h. Erhöhung oder Erniedrigung von Temperatur und Druck ist maßgebend, und daß demnach die Bildung aller metamorphen Gesteine aus einem einheitlichen Gesichtspunkt zu betrachten ist. Wollte man aus diesem Gesichtspunkt teilen, so könnte man unterscheiden: α) Diejenigen, welche ihre Veränderung wesentlich einer Temperatursteigerung verdanken; β) diejenigen, deren Metamorphose wesentlich nur durch eine Drucksteigerung bedingt wird, und γ) solche, bei denen Druck und Temperatur gleichzeitig erhöht waren. Die erste Gruppe würde dann mit den alten kontaktmetamorphen Gesteinen zusammenfallen, die zweite Gruppe wenigstens im wesentlichen mit den dynamometamorphen und die dritte Gruppe würde den größeren Teil der alten Gruppe der kristallinischen Schiefergesteine umfassen. Jede von diesen Gruppen wäre charakterisiert durch einen bestimmten Mineralbestand, durch bestimmte strukturelle und texturelle Eigenschaften, aber sie wäre von den anderen nicht unterschieden oder wenigstens nicht wesentlich unterschieden durch den chemischen Bestand und durch das geologische Auftreten, auch nicht durch das geologische Alter, zumal man in den letzten Jahren gesehen hat, daß die meisten kristallinischen Schiefergesteine nicht archäischen Alters sind.

α) Bei der alten Einteilung hat man bei den kontaktmetamorphen Gesteinen nach der Stärke der Veränderung, oder was dasselbe ist, nach der Entfernung von der Berührungsstelle unterschieden und die am stärksten veränderten Gesteine als Hornfelse bezeichnet. Bei den letzteren findet man nicht selten auch noch eine pneumatolytische durch die Gase des Eruptivgesteins hervorgebrachte Beeinflussung. Man bezeichnet dies als pneumatolytischen Kontakt. Die stärkst veränderten Gesteine, die Hornfelse, enthalten entsprechend dem Temperaturgesetz im wesentlichen nur wasserfreie oder wasserarme Mineralien und haben die planparallele Textur der Sedimente gänzlich verloren.

β) Die dynamometamorphen Gesteine hat man gegliedert nach der Stärke und Dauer des einwirkenden Druckes oder, was dasselbe ist, nach der Stärke der Umwandlung. Die wenig veränderten Gesteine bezeichnete man als Phyllite, die stark veränderten als Glimmerschiefer, Gneise, Quarzite usw., je nach ihrem mineralogischem Bestande, ähnlich wie wir es bei den kristallinischen Schiefergesteinen sehen werden. Die dynamometamorphen Gesteine sind je nach der Stärke der Metamorphose alle mehr oder weniger planparallel struiert, was sie dem einseitigen Drucke verdanken. Sie bestehen aus Mineralien, welche dem Druckgesetz folgend, diejenige Stoffassoziation darstellen, welche den kleinsten Raum einnimmt. Die Mineralien sind je nach der Höhe der herrschenden Temperatur bald mehr oder minder wasserhaltig, bald wasserfrei. Im übrigen ist der Mineralbestand natürlich abhängig von der chemischen Zusammensetzung des veränderten Gesteins und wir werden daher bald die chemischen Verhältnisse der Sedimente, bald die der Eruptiven antreffen. Da nun aber manche Sedimente sich nach ihrer chemischen Zusammensetzung den Eruptiven nähern, so wird man die Trennung nicht überall durchführen, wohl bei vielen sagen können, das Gestein muß ein Sediment, aber nicht, es muß ein Eruptivgestein gewesen sein. Diejenigen, bei welchen der Nachweis gelingt, daß sie aus einem Eruptivgestein entstanden sind, hat man als Orthogesteine, die aus Sedimenten entstandenen als Paragesteine bezeichnet.

γ) Alles das, was eben bei den dynamometamorphen Gesteinen auseinandergesetzt wurde, gilt auch für die alte Gruppe der kristallinischen Schiefergesteine. Man unterscheidet auch hier neben den wenig veränderten Phylliten stärker veränderte Gesteine. Beide werden dann nach ihrem Mineralbestand weiter gegliedert. Entsprechend ihrer Abstammung bestehen sie bald wesentlich aus Silikaten, bald aus Karbonaten, aus Oxyden, oder aus Elementen (Graphit). Die Einteilung der Silikatgesteine erfolgte nach den Prinzipien, wie sie bei den Eruptiven angewendet wurden, also im wesentlichen nach dem mineralogischen Bestand. So

bezeichnete man Gesteine aus Feldspat und farbigen Gemengteilen mit oder ohne Quarz als Gneise; Gesteine, denen der Feldspat mangelt, als Schiefer (Glimmerschiefer, Hornblendeschiefer usw.); Gesteine, die nur aus Hornblende oder aus Augit oder aus Olivin usw. bestanden, als Amphibolit, Augitfels, Olivinfels usw.; Gesteine, die nur aus Quarz oder nur aus Kalzit bestanden, als Quarzit bezw. Marmor. Dann griff bei der Klassifikation der Gneise und Schiefer noch eine weitere Unterteilung Platz, je nach dem wesentlichen oder unwesentlichen Mineralbestand oder nach Struktur und Textur.

Diese Einteilung ist ganz neuerdings verlassen worden, um einer anderen, sinngemäßeren Platz zu machen. Aber diese letztere ist noch nicht in allen Teilen durchgeführt und zu allgemeiner Annahme gelangt, darum haben wir auch in dem Vorstehenden die alte Einteilung noch mitgeteilt. Die neue Einteilung gründet sich einerseits auf den Gedanken, daß alle metamorphen Gesteine einem einheitlichen Prinzip, nämlich dem Temperaturgesetz und dem Druckgesetz ihre Metamorphose verdanken, daß bald das eine, bald das andere Gesetz in den Vordergrund tritt, manchmal auch Temperatur und Druck gleichzeitig steigen. Diese Umstände führen natürlich bei Gesteinen von gleich chemischer Zusammensetzung zu verschiedenartigem Mineralbestand und verschiedenartigen strukturellen und texturellen Verhältnissen. Das letztere besonders auch deswegen, weil der Druck entweder ein einseitiger oder ein allseitiger sein kann. Bei einseitigem Druck ist stets eine mehr oder minder ausgeprägte Planparallelstruktur vorhanden, bei allseitigem Druck hingegen kann diese verschwinden. Bei niedriger Temperatur bilden sich wasserreiche, bei hoher wasserarme Silikate. Bei niedrigem Druck kann die Planparallelstruktur verloren gehen und es bilden sich Stoffassoziationen, welche nicht den kleinsten Raum beanspruchen, bei hohem einseitigem Druck entsteht Planparallelstruktur und die gebildeten Stoffassoziationen beanspruchen den kleinsten Raum. Hoher Druck befördert im allgemeinen die Löslichkeit und kann so zum Verschwinden leicht löslicher Salze beitragen. Hohe Temperatur führt zur Vorherrschaft der Kieselsäure über die anderen Säuren und damit zur Neubildung von Silikaten und umgekehrt.

Da nun nach dem eben Gesagten auf den Bestand des metamorphen Gesteines in erster Linie die chemische Zusammensetzung des Ausgangsgesteines von Einfluß ist, so hat man danach 12 Klassen unterschieden, von denen 1—6 im wesentlichen aus Eruptiven und 7—12 im wesentlichen aus Sedimenten entstanden sind. Diese 12 Klassen sind folgende:

1. Alkalifeldspatgneise (granitisch und syenitisch),
2. Kalknatronfeldspatgneise (dioritisch),
3. Eklogite und Amphibolite (gabbroid),
4. Magnesiumsilikatschiefer (peridotitisch),
5. Jadeitgesteine (foyaitisch),
6. Chloromelanitgesteine (theralithisch),
7. Tonerdesilikatgneise (pelitisch),
8. Quarzitgesteine (psammitisch),
9. Kalksilikatgesteine (mergelig, kalkig-sandig),
10. Marmore (kalkig),
11. Eisenoxydgesteine,
12. Aluminiumoxydgesteine.

Diese 12 Gruppen werden sodann weiter geteilt in je drei Ordnungen je nach der Tiefe, in welcher sich die Umwandelung vollzogen hat, d. h. also nach der Höhe von Temperatur und Druck, und es werden dem Gruppennamen für die tiefste, mittlere und obere Zone die Worte Kata-, Meso- und Epi-vorgesetzt. Endlich werden dann noch nach dem Mineralbestand Familien unterschieden. Nicht vollkommen umgewandelte Gesteine, in denen der ursprüngliche Mineralbestand noch erkenntlich, aber zertrümmert ist, erhalten beim Ordnungsnamen noch das Wort Kataklas eingefügt und heißen bei den Schiefern Phyllite.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß bei weiterem Eindringen in den Chemismus der Sedimente und bei fortschreitender Erkenntnis der Gleichgewichtsbedingungen unter Temperatur- und Drucksteigerung auch die Klassifikation der Sedimente und Metamorphen noch manche Aenderung erfahren wird.

Literatur. **L. Milch**, *Die Systematik der Eruptivgesteine, Fortschritte der Mineralogie usw. Bd. 3, 1913 und 4, 1914.* — **U. Grubemann**, *Zur Klassifikation der Metamorphen. Ebenda 3, 1913.* — **Whitman Cross**, *The natural Classification of igneous rocks. Quart. journ. geol. Soc. 1910.* — **G. Linck**, *Tabellen zur Gesteinskunde. 3. Aufl. 1909.* — *Außerdem die Lehrbücher der Petrographie.*

G. Linck.

Gesteinsstruktur und Gesteinstextur.

Einleitung. A. Gesteinsstrukturen. 1. Strukturen der Sedimente. 2. Strukturen der magmatischen Gesteine: a) Glasige Struktur. b) Holokristalline Strukturen. c) Hemikristallin-porphyrische Strukturen. 3. Strukturen der metamorphen Gesteine. B. Gesteinstexturen. 1. Texturen der Sedimente. 2. Texturen der magmatischen Gesteine. 3. Texturen der metamorphen Gesteine.

Einleitung. In der Charakteristik von Gesteinen wurde von jeher neben der Art

der Komponenten auch die Formentwickelung und Dimension derselben berücksichtigt. Man unterscheidet verschiedenartig körnige, dann blätterige oder schuppige, auch faserige Gesteine und pflegt den phaneromeren Ausbildungsweisen, deren Gemengteile schon mit bloßem Auge oder mit Hilfe einer Lupe bestimmt werden können, die kryptomeren (dichten, aphanitischen oder adiagnostischen) gegenüberzustellen, an welchen ohne Mikroskop keinerlei Komponenten unterschieden werden können. Solche Angaben über den Gesteinsbau erscheinen ohne weiteres verständlich und notwendig. Der tiefere Einblick jedoch, welcher durch die Anwendung des Mikroskopes in die Zusammensetzung der Gesteine gewonnen wurde, ergab auch über die Art und Weise, wie sich die einzelnen Gemengteile sowohl monomineralischer, als polymineralischer Gesteine untereinander zusammenfügen, ungeahnte Aufschlüsse und führte allmählich dazu, besondere Gesteinsstrukturen und Gesteinstexturen zu unterscheiden. Allerdings gaben ihnen die verschiedenen Autoren ganz ungleiche Deutungen und nach und nach kam man auch vielfach dazu, die Begriffe „Struktur“ und „Textur“ als synonym anzusehen, während von anderer Seite an ihrer Trennung und genaueren Unterscheidung festgehalten wird. — Man versteht dann unter Gesteinsstruktur das Gesteinsgefüge, wie es durch die Formentwickelung und die relative Größe der Komponenten erzeugt wird und bedingt ist durch die zeitlichen, chemischen und physikalischen Relationen der Mineral- und Gesteinsbildungsprozesse. Die Gesteinstextur gilt daneben mehr rein deskriptiv als das stereometrische Gefüge, hervorgebracht durch eine bestimmte Art der räumlichen Anordnung oder Verteilung der Komponenten eines Gesteins. — Da die beiden Erscheinungsformen in letzter Linie, wenn auch meist nach verschiedenen Richtungen einen genetischen Hintergrund haben, können sie sich auch etwa gegenseitig bedingen oder ineinander fließen; im allgemeinen jedoch lassen sie sich scharf voneinander scheiden und ihre Trennung erscheint für die Anschaulichkeit und Prägnanz der Gesteinsbeschreibung von wesentlichem Vorteil.

A. Gesteinsstrukturen.

Genetische Gefüge im engeren Sinne.

Diese hängen ganz enge mit der Entstehung des Gesteines zusammen und werden zunächst bedingt vom stofflichen Komplex, aus welchem ein Gestein entstand (Suspension, wässerige oder schmelzflüssige Lösung, Umkristallisation im Festen); sie ergeben sich ferner aus dem Fehlen oder Vorhandensein einer Reihenfolge in der Ausscheidung und erscheinen weiter als Funktionen der chemischen Zusammensetzung des Gesteins, sowie der während dessen Bildung herrschenden Zeit-, Temperatur- und Druckgrößen. Endlich sind sie auch abhängig von den Viskositätsverhältnissen des Bildungsmediums, vom Kristallisationsvermögen, der Kristallisationsgeschwindigkeit und Kristallisationskraft der entstehenden Mineralien.

1. Strukturen der Sedimente (vgl. Bd. VI S. 930 „Mineral- und Gesteinsbildung auf wässerigem Wege“). Chemische Präzipitate, wie Steinsalz, Anhydrit, Kalkstein, Dolomit usw., sowie andere monomineralische Gesteine sedimentären Ursprungs entwickeln bei der Ausbildung ihrer kristallinischen Aggregate jene Formen der Kristalloide, welche als Ausfluß ihrer dominierenden Kristallgestalt erscheinen; statt isometrischer Oktaeder, Würfel, Rhombendodekaeder, Rhomboeder erwachsen wegen gegenseitiger Behinderung während der Kristallisation nur noch (groß-, grob-, klein-, fein-) körnige Gebilde, statt begrenzter Flächenpaare blätterige oder schuppige Formen, statt Prismen spießige, stengelige, nadelige oder faserige Gestalten und diese alle können in der Größe der Individuen so weit zurückbleiben, daß sie nur noch mikroskopisch wahrnehmbar sind, in welchem Falle ihre Struktur als dicht bezeichnet wird. — Ihnen steht gegenüber der strukturlose Bau amorpher Substanzen, der Gele (z. B. der Opale).

Von besonderem Interesse sind die Strukturen der Trümmergesteine oder klastischen Sedimente, die aus der Wiedervereinigung von Trümmern ehemaliger Gesteine hervorgehen, indem solche entweder direkt untereinander adhärieren oder durch irgendein Bindemittel (Quarz, Ton, Calcit, Mergel, Limonit) gegenseitig verkittet werden. Es handelt sich dabei um die erneuerte Bindung des groben Materiales von Schutthalden, Bergstürzen oder Moränen, von Flußgeschiebe und Geröllen an See- oder Meeresufern, von Fluß- oder Meersand, Fluß-, Tiefsee- oder Gletscherschlamm. Die dabei entstehenden Gesteinsgefüge gelten als Breccienstruktur, wenn die Trümmer groß und eckig, Konglomeratstruktur, wenn dieselben groß und rund, als Psammitstruktur (auch Sandsteinstruktur) bei kleinen Trümmern, und als Pelitstruktur (Tonsteinstruktur), wenn die Trümmer kaum fühlbar fein sind. Die Breccien- und Konglomeratstruktur pflegt man auch zu einer Psephitstruktur zu vereinigen, die alsdann das Gefüge bedeutet, welches durch die Verbindung großer Trümmer entsteht. — Durch vulkanische Explosionen in die Luft geschleuderte und wieder niedergefallene Staub- und Aschenmassen, Sande und Kristallbruchstücke führen durch ihre Wiederverkittung zur Tuffstruktur, gekenn-

zeichnet durch das Auftreten von krummlinig konvex oder konkav begrenzten Glas- oder auch Kristallbruchstücken innerhalb eines feinen Gesteinspulvers.

2. **Strukturen der magmatischen Gesteine** (Erstarrungsgesteine, Massengesteine; vgl. Bd. VI S. 919 Mineral- und Gesteinsbildung aus dem Magma). Die Kausalbeziehungen, welche bei der Bildung dieser (sogenannten ursprünglichen) Strukturen herrschen, sind in der neuesten Zeit weitgehend aufgeklärt worden und liegen nach ihren Haupterscheinungen wohl jenseits des Gebietes der Hypothese. Der normale Verlauf der Verfestigung eines Magmas führt zur vollständigen Individualisierung der in ihm gelösten Substanzen unter bestimmter Reihenfolge der auskristallisierenden Komponenten (vgl. l. c. S. 920ff.); dadurch entstehen die typischen Massengesteinsstrukturen. Wenn eine solche Sequenz gänzlich unterbleibt, oder eine völlig amorphe Erstarrung eintritt, handelt es sich stets um Grenzfälle, hervorgebracht durch vorherrschenden Einfluß gewisser Faktoren.

2a) Glasige Struktur. Ist die Abkühlungszeit sehr kurz oder ist ein saures Magma hoch viskos, so daß die Moleküle nicht mehr die nötige Frist oder Bewegungsfreiheit haben, um zu kristallisierten Verbindungen zusammenzutreten, so entsteht die glasige (hyaline, amorphe) Struktur. Sie entwickelt sich besonders an den peripherischen Partien hochsaurer Ergußgesteine (Obsidiane, Pechsteine), gelegentlich auch an den Rändern von Gesteinsgängen oder -lagern.

2b) Holokristalline Strukturen. Vollständige Individualisierung der in einem Magma gelösten Substanzen führt zu den holokristallinen Strukturen die unter dem Wechsel der Bedingungen verschiedenen Habitus annehmen können. Kristallisiert die ganze Masse auf einmal aus, z. B. durch plötzliches Aufheben einer weitgehenden Unterkühlung infolge von Bewegung oder Gasentwickelung, so entsteht die panidiomorphe Struktur (Rosenbusch; nach Ramsay panallotriomorph; nach Brögger autallotriomorph), in welcher alle Komponenten wegen gleichzeitiger Ausscheidung in der Formentwickelung mehr oder weniger gehemmt und beeinträchtigt erscheinen. Sie ist charakteristisch für Aplite und manche dunkle Ganggesteine. Die Eutektstruktur (Implikationsstruktur, „Pegmatitstruktur", Schriftgranitstruktur) ist das Resultat einer gleichzeitigen Kristallisation gewöhnlich zweier Komponenten, wobei das Magma ein eutektisches Gemisch derselben darstellt, worauf zuerst J. H. Teall (British Petrography 1888) aufmerksam gemacht hat; dabei findet zugleich eine einheitliche Orientierung der sich ausscheidenden Komponenten statt. Entwickelt sich dagegen der eine Gemengteil unorientiert innerhalb des anderen, so spricht man von poikilitischer Struktur. — Wenn aus unter Druck überkalteten Magmen sich die Komponenten in gesetzmäßiger Reihenfolge ausscheiden, allerdings auch mit starkem Uebergreifen der Kristallisationsperioden, und zwar die farbigen Silikate vor den Feldspäten, so entsteht die eugranitische Struktur (hypidiomorph körnige Struktur; Rosenbusch). Naturgemäß erscheinen hierbei die zuerst auskristallisierten Gemengteile besser entwickelt (automorph, idiomorph), als die zuletzt entstehenden (xenomorphen, allotriomorphen) Komponenten, welche nur die noch übrig gebliebenen Zwischenräume ausfüllen können. Werden die Feldspäte vor den farbigen Silikaten ausgeschieden, so bildet sich die Gabbrostruktur; verschränken sich dabei balkenartig oder strahlig geformte Feldspäte gerüstartig untereinander und werden die Lücken zwischen ihnen von Augit (oder Hornblende) ausgefüllt, so wird von ophitischer Struktur (auch diabasisch-körnigeroderdivergentstrahliger Struktur) gesprochen. Der Grund für die in diesen beiden letzten Fällen eintretende Umkehrung in der normalen Ausscheidungsfolge liegt wohl im Ueberwiegen der Plagioklassubstanz relativ zum eutektischen Gemisch (Plagioklas, Augit). Ein bedeutsames Charakteristikum für sämtliche bisher unter b) erwähnten Strukturen liegt darin, daß von jedem Gemengteil nur eine Generation vorhanden ist. Die im weiteren besonders an der eugranitischen und Gabbrostruktur häufig zu beobachtende größere und gleichmäßige Ausbildung der Individuen mag auf sogenannter Sammelkristallisation beruhen, indem schon vorhandene größere Kerne die kleineren in ihrer Umgebung aufzehren. Zweifellos ist auch die Mitwirkung von im Magma enthaltenen Gasen (Mineralisatoren, Kristallisatoren, vgl. Bd. VI S. 928) an der Kornvergrößerung beteiligt. Erhalten dabei einzelne bevorzugte Kristalle ungewöhnlich große Dimensionen, so entsteht eine porphyrartige Struktur. Die eugranitische und Gabbrostruktur sind typische Strukturen von Tiefengesteinen und es mag ihre grobere Ausbildung überdies noch durch die Größe der Stöcke, Kerne und Lakkolithen begünstigt werden.

Erscheint in der Ausbildung der ophitischen Struktur neben farbigen Silikaten in der Zwischenklemmungsmasse auch noch etwas Glas, so hat man die Intersertalstruktur vor sich, die besonders an Diabasen, Melaphyren und Basalten getroffen wird.

Eine zweite Abteilung holokristalliner Strukturen ist dadurch gekennzeichnet, daß

sich innerhalb einer „Grundmasse" von kleinerem bis feinerem, gleichmäßigem Korn der Gemengteile, die von bloßem Auge nicht mehr bestimmbar sind, eine Anzahl größerer meist gut ausgebildeter Kristalle, „Einsprenglinge", „Phenokristalle", unterscheiden lassen. Dann spricht man von holokristallin-porphyrischer Struktur. Nach Rosenbusch sind die Einsprenglinge intratellurische Bildungen, d. h. bereits in der Erdtiefe ausgeschiedene Gemengteile, während die Grundmasse das Erstarrungsprodukt aus der Zeit nach dem Emporsteigen des Magmas darstellt. In der Tat kann die Entstehung der porphyrischen Strukturen in vielen Fällen mit einem Sprung in den Entstehungsbedingungen in Zusammenhang gebracht werden, wobei das erstarrende Magma rasch in andere Verhältnisse, besonders aus hohen Drucken und Temperaturen durch Dislokation in Zonen weniger hoher Temperaturen und Drucke versetzt wird und dort seine endgültige Auskristallisation findet. Dabei werden die gesetzmäßigen Ausscheidungen einer ersten Gesteinsbildungsphase, die zu den Einsprenglingen führte, jählings unterbrochen und es muß an anderer Lokalität eine zweite Phase, die Ausbildung der Bestandteile einer Grundmasse, nachfolgen. Nach der Auskristallisation der Einsprenglinge kann dann die chemische Zusammensetzung des Restmagmas derartig werden, daß in der Grundmasse ein Gemengteil in neuer, der ersten analoger Generation sich zu bilden vermag, und gilt es geradezu als das Wesen der porphyrischen Struktur, daß in ihr der eine und andere Gemengteil in mehr als einer Generation auftritt. Die Ausbildung solcher porphyrischer Strukturen läßt sich aber oft auch mit dem Eutektikum in Beziehung bringen. Herrscht nämlich die eine Komponente desselben gegenüber dem eutektischen Verhältnis bedeutend vor, so kann sie zuerst für sich in größeren Kristallen ausscheiden und dadurch Einsprenglinge erzeugen gegenüber einer nachher entstehenden eutektischen Grundmasse, ein Fall, der relativ oft bei granitporphyrischen Ganggesteinen getroffen wird, deren Struktur man nach Löwinson-Lessing dann als eutektophyrisch bezeichnet. Dasselbe trifft für manche Quarzporphyre mit mikroaplitischer oder mikropegmatitischer Grundmasse aus der Randfazies von sauren Tiefengesteinen und auch für viele lamprophyrische Ganggesteine zu.

2c) Hemikristallin-porphyrische Struktur. Findet in der Ausbildung der porphyrischen Struktur eine nur teilweise Individualisierung der Substanz statt, d. h. muß ein Teil derselben, und das kann natürlich nur in der Ausbildung der Grundmasse geschehen, wegen rascher Abkühlung und hoher Viskosität amorph erstarren, so entsteht eine hemi- oder hypokristallin-porphyrische Struktur. Bei derselben liegen die Einsprenglinge innerhalb einer dichten (kryptomeren) Grundmasse, die unter dem Mikroskop als eine Mischung von kleinsten Kriställchen und mehr oder weniger Glas erscheint. Sie ist insbesondere charakteristisch für Oberflächengesteine (Erguß- oder Effusivgesteine) und ihre Entstehung spielt sich nach Rosenbusch in der Regel wiederum in zwei Phasen ab: in der ersten oder intratellurischen Periode entwickeln sich die Einsprenglinge, in der zweiten oder effusiven unter beschleunigtem Erstarren die Grundmasse. Indessen kann hier auch wieder der zweite der oben für porphyrische Strukturen angeführte Bildungsweg ins Auge gefaßt werden, nur muß dabei wegen des raschen Temperaturfalles ein Teil der eutektischen Mischung amorph erstarren. In der Tat haben nach J. H. L. Vogt gewisse hochsaure („mikrofelsitische") Grundmassen bei der chemischen Analyse die Zusammensetzung eines Quarz-Orthoklaseutektikums gezeigt. Im besonderen pflegt man noch zu unterscheiden: eine trachytische Struktur, wenn bei Glasarmut der Grundmasse in ihr als Hauptbestandteil viele leistenförmige Orthoklase mehr oder weniger parallel angeordnet erscheinen (sie ist hauptsächlich an Trachyten entwickelt, daher der Name); treten dieselben dagegen wegen mehr isometrischer Formentwickelung vorwiegend in quadratischen Querschnitten hervor, so spricht man von orthophyrischer Struktur. Bleiben die Grundmassenfeldspäte feinnadelig, so entsteht die pilotaxitische Struktur, die durch Zunahme der Glassubstanz in die hyalopilitische übergeht, in welcher die Grundmasse „einen glasdurchtränkten Mikrolithenfilz darstellt" (Rosenbusch); beide Modifikationen kommen besonders oft an Andesiten vor. — In der vitrophyrischen Struktur der Pechsteinporphyre liegen die Einsprenglinge in einer nahezu rein glasigen Grundmasse. Umgekehrt können bei hoher Basizität des Magmas, das infolgedessen bei der Abkühlung lange flüssig und kristallisationsfähig bleibt, vorhandene Einsprenglinge einfach weiterwachsen, so daß die Bildung einer Grundmasse unterbleibt und die Struktur einen holokristallin eugranitischen oder ophitischen Habitus annimmt, was an Lager- und Kuppengesteinen der Diabase und Basalte gelegentlich konstatiert werden kann.

3. **Strukturen der metamorphen Gesteine** (Kristalline Schiefer, Kontakt- und Injektionsgesteine; vgl. Bd. VI S. 934ff). Wie nun allgemein anerkannt sein dürfte, vollzieht sich die Metamorphose am festen Gestein so, daß nur minimale Partien desselben

unter Mitwirkung von bestimmten Temperaturen und Drucken gleichzeitig in Umwandlung begriffen sind. Darauf basieren auch die beiden Hauptkennzeichen der Struktur metamorpher Gesteine, die vor wenigen Jahren unter der Bezeichnung kristalloblastische[1]) Struktur (Becke, Berwerth, Grubenmann) in die Wissenschaft eingeführt worden ist: die mangelhafte Formentwickelung der Komponenten und das Fehlen einer Kristallisationsfolge. Die erstere dürfte daraus hervorgehen, daß die Kristallisation im eingeengten Raume erfolgt, so daß die vorhandenen Mineral individuen die Gestaltung der werdenden beeinträchtigen und auch diese wiederum einander in der Erreichung ihrer eigenen Kristallgestalt hemmen

In der Kristallumgrenzung treten besonders gern die Flächen vollkommenster Spaltbarkeit auf, wenn auch buchtige, rundliche und besonders linsenförmig abgeplattete Gestalten und die Formentwickelungen, wie sie bei den Kristalloiden der kristallinischen Aggregate angetroffen werden, weitaus überwiegen. Kristallographisch relativ gut entwickelte Gemengteile werden Idioblasten, schlecht ausgebildete Komponenten Xenoblasten genannt.

Eine Reihenfolge der Ausscheidung fehlt im allgemeinen deshalb, weil die verschiedenen, im Gestein verteilten Lösungen einen ungleichen Inhalt besitzen mögen, so daß gleichzeitig ganz verschiedene Komponenten zur Bildung gelangen können. Hieran knüpft sich als eines der am meisten charakteristischen Merkmale dieser Struktur die Erscheinung, daß jeder Gemengteil eines metamorphen Gesteins den anderen einschließen kann. — Manches in der Erklärung dieser Struktur ist noch hypothetisch, und es wird eine dankbare Aufgabe sein, zunächst in sorgfältiger Einzelforschung, und wenn irgend möglich auch auf experimentellem Wege, einen Grundstock sicherer Erfahrungen zu sammeln.

Aus der Genesis der metamorphen Gesteine geht ohne weiteres hervor, daß dieselben ausnahmslos holokristalline Ausbildung erlangen. Geschieht das Wachsen aller Komponenten gleichmäßig, so resultieren homöoblastische Strukturen, welche zunächst nach der Form der verwachsenen Gemengteile wieder in granoblastische (körnige), lepidoblastische (schuppige) und nemato- oder fibroblastische (faserige) Strukturen sich untergliedern lassen. Zu den granoblastischen Strukturen zählt auch die Pflasterstruktur (Hornfels-, Bienenwaben-, Mosaik- oder zyklopische Struktur) der Kontaktgesteine. Nach der besonderen Art der gegenseitigen Beziehungen der Gemengteile können weiter unterschieden werden: die poikiloblastische Struktur, bei der größere xenoblastische Individuen eines Gemengteiles sich so aneinander schließen, daß eine Art grobkörnigen Grundgewebes entsteht, in welchem kreuz und quer wesentlich kleinere Idioblasten anderer Gemengteile liegen (besonders in Grünschiefern und Glaukophanschiefern verbreitet). Sie hat wiederum große Aehnlichkeit mit der Siebstruktur der Kontaktgesteine, in welcher die einzelnen Gemengteile von anderen (meist Quarz oder Feldspat) siebartig durchlöchert erscheinen. Bei den diablastischen Strukturformen (im speziellen noch als mikro- und kryptodiablastisch unterschieden) sind die einzelnen Gemengteile miteinander verwachsen und durchdringen sich gegenseitig ähnlich wie im Eutektikum; dabei erscheinen strauchartig verzweigte, radiale und parallelfaserige Gebilde. Diese Strukturen pflegen dann aufzutreten, wenn zwei Komponenten unter Entmischung aus einer einzigen hervorgehen und die Auskristallisation im eingeengten Raume erfolgt mit Ausbreitungsmöglichkeit nur nach einer Seite (häufig bei Amphiboliten) oder bei stofflicher Wechselwirkung zwischen zwei Komponenten. In letzterem Falle entstehen in der Regel eine oder mehrere radialstrahlige Zonen um ein Zentrum, das durch den Rest der einen sich umwandelnden Komponente gebildet wird. Dies gilt im besonderen als Kelyphitstruktur (κέλυφος Schale), typisch für Eklogite und Granatamphibolite.

Eilen gewisse Mineralspecies den übrigen Komponenten eines metamorphen Gesteins im Wachstum in der Größe voran, so kommen die heteroblastischen Strukturen zustande. Dabei entsteht gerne eine Art Struktur, welche in ihrer äußeren Erscheinung große Aehnlichkeit hat mit der porphyrischen Struktur der Erstarrungsgesteine und deshalb als porphyroblastische (auch pseudoporphyrische) Struktur bezeichnet wird, wobei man die großen Kristalle als Porphyroblasten und die feiner struierte Hauptmasse als „Grundgewebe" unterscheiden kann. Die Aehnlichkeit mit der porphyrischen Struktur ist indessen nur eine formelle, keine genetische; bei dieser sind nämlich die Einsprenglinge älter als die Grundmasse, während bei porphyroblastischen Gesteinen die großen Kristalle entweder gleichzeitig gebildet sind mit den kleinen Individuen des Grundgewebes oder sogar sich als jünger erweisen, indem zuweilen nachgewiesen werden kann, daß sie die kleineren Gemengteile des Grundgewebes verdrängt und durch Sammelkristallisation aufgezehrt haben. Granat,

[1]) Von βλαστάνω, keimen, wachsen, hervorsprossen.

Staurolith, Disthen, Hornblende und Magnetit treten in Glimmerschiefern und Amphiboliten gern als Porphyroblasten auf.

Wenn die Metamorphose eines Erstarrungsgesteins oder Sedimentes noch nicht vollständig zum Abschluß gelangt ist, lassen sich, halb versteckt durch die neuen Strukturen, oft noch Reste der alten erkennen; in diesem Falle spricht man von Reliktstruktur (Palimpseststruktur, Sederholm) und kennzeichnet sie im speziellen durch die Vorsilbe „blasto" als blastogranitisch, blastophitisch, blastoporphyrisch, blastopsammitisch, blastopelitisch usw., je nachdem die eugranitische, ophitische, porphyrische, psammitische oder pelitische Struktur dem Ausgangsgesteine eigen war. — Endlich können sowohl aus Massengesteinen, als auch aus grobkörnigen Sedimenten durch mechanische Zertrümmerung (Kataklase) aller Komponenten noch besondere Strukturen sich entwickeln, die man als Kataklasstrukturen (auch mechanische Strukturen) bezeichnet. Sie können oft auch den Charakter von Reliktstrukturen haben, so z. B. wenn in der Zertrümmerung von Gesteinen größere Mineralbrocken erhalten bleiben und einsprenglingsartig in einem Grundgewebe liegen, das aus einem Zerreibsel der übrigen Komponenten besteht; dann spricht man von klastoporphyrischer (mechanisch porphyrischer) Struktur. Werden die Komponenten eines deformierten Gesteins von dem gegenseitigen Gereibsel kranzartig eingefaßt, so liegt die Mörtelstruktur vor (findet die Zertrümmerung statt unter gleichzeitigem Vorwärtsbewegen eines sich verfestigenden Massengesteins, so gilt der Vorgang nach Brögger als Protoklase und die Struktur als Protoklasstruktur). — Die Struktur vieler Injektionsgesteine ist charakterisiert durch lokalen Wechsel aplitisch und kristalloblastisch struierter Partien; für die Festlegung einiger ohne Zweifel vorhandener gesetzmäßiger Erscheinungsformen fehlt heute noch eine breitere, wissenschaftlich gesicherte Grundlage.

B. Gesteinstexturen.

Räumliche oder stereometrische Gefüge.

Die Texturen sind weniger eng mit dem substantiellen Wesen der Gesteine verknüpft, sondern hängen zum großen Teil mehr von äußeren Umständen und Faktoren ab, die sich während der Gesteinsbildung geltend machen (Einfluß der Schwerkraft, Richtung und Größe der herrschenden Differentialdrucke, Strömungen und andere Bewegungserscheinungen, Entbindung von Gasen usw.), welche aber imstande sind, die räumliche Anordnung der entstehenden Komponenten und dadurch das Gesteinsgefüge zu beeinflussen.

1. Texturen der Sedimente. Wenn bei chemischen oder klastischen Sedimenten ihre Individuen in isometrischen Gestalten, d. h. als große, grobe oder feine Körner vorliegen, so werden diese sich räumlich zusammenlagern ohne Bevorzugung irgendeiner Richtung und es werden dadurch die Gesteine eine richtungslose Textur annehmen, wie z. B. am Steinsalz, Anhydrit und an Trümmergesteinen beobachtet werden kann. Bei lamellarer Ausbildung der Individuen können sich die Blätter und Schuppen beim Absatz im fließenden Wasser dachziegel- oder fischschuppenartig niedersetzen; in ruhigem Medium dagegen werden sie, einzig der Schwerkraft folgend, ihre größte Fläche senkrecht zu jener einstellen. So entsteht, häufig in kryptomerer Ausbildung, die schuppigschieferige und ebenschieferige Textur mancher Tone. Für lineare Gebilde besteht die Möglichkeit, sich im Raume parallel, radial oder verworren zu lagern, wodurch die faserige Paralleltextur, die Radialtextur und die filzige Textur entsteht (vgl. Fasergyps, manche Kalksinter, Taraspit). Bei der oolithischen Textur des Kalksteins ordnen sich die linearen Kristalle des Calciumkarbonates entweder radial- oder tangential-schalig zu kleinen Kugeln oder Ovoiden an, in welchen die beiden Arten des Zusammentretens auch miteinander abwechseln oder untereinander sich kombinieren können. Ursprünglich richtungslose Dolomite und Kieselkalke werden durch Auslaugung des leichter löslichen $CaCO_3$ eine zellige Textur annehmen.

2. Texturen der magmatischen Gesteine. Die Erstarrung eines Magmas erfolgt im allgemeinen ohne Bevorzugung irgendeiner Richtung, weswegen die richtungslose Anordnung der Komponenten oder die massige Textur für die Erstarrungsgesteine typisch ist. Da frühere Ausscheidungen gelegentlich jüngeren auch als Ansatzpunkte dienen, kann dies zu einer roh zentrischen Textur führen, die sich oft bis zur sphärischen oder Kugeltextur steigert. Auch hier kann dabei wiederum ein radial-strahliges oder ein konzentrisch-schaliges Gefüge bestehen, je nachdem die linearen Individuen sich entsprechend den Radien oder den Tangenten anlagern, wobei sich mit den Schalen oft auch ein Wechsel in der Substanz vollzieht, indem durch Ausscheidung der einen im Ueberschuß sich befindlichen Komponente eine Uebersättigung und damit Ausscheidung der anderen herbeigeführt wird, was an Kugelgraniten und Kugeldioriten zum Ausdruck gelangt. Findet kein Wechsel in der Substanz statt, so spricht man von

sphärolithischer Textur. Parallele Anordnung lamellarer oder linearer Gemengteile, erzeugt durch Strömung oder durch seitlichen Druck, kann während des Erstarrens eine primärschieferige oder primärlineare Textur hervorbringen. Findet hierbei in Lagen oder Bändern ein Wechsel der Substanz und Farbe statt, so ist die Bezeichnung Lagentextur oder Bändertextur gebräuchlich; sie kann ihre Entstehung einer Spaltung des erstarrenden Magmas verdanken, was für einzelne Gabbro der Hebriden und die Ornöite geltend gemacht wird. Fließende Bewegungen des Magmas, wie sie bei der Bildung von Decken, Strömen und auch Gängen stattfinden, rufen in der Anordnung der ausgeschiedenen Gemengteile die fluidale Textur (Fluktuationstextur) hervor, die von den vorher erwähnten Paralleltexturen nicht immer leicht zu unterscheiden ist. Strömungen innerhalb eines erstarrenden Magmas können auch eine ungleichmäßige Verteilung der bereits auskristallisierten Komponenten bewirken, wodurch die schlierige oder durchflochtene Textur (auch Eutaxittextur) entsteht. Der Austritt von Gasen und Dämpfen während des Erstarrens wird zu poröser Textur führen, die man je nach ihrem besonderen Habitus noch als schlackige, schwammige, schaumige (auch Bimssteintextur) zu bezeichnen pflegt. Endlich können die Hohlräume solcher Gesteine durch nachträgliche Sekretionen sich wieder ausfüllen, was dann zur Mandelsteintextur (amygdaloiden Textur) führt, die z. B. an Quarzporphyren und Melaphyren recht oft angetroffen wird.

3. Texturen der metamorphen Gesteine. Da solche Gesteine sowohl aus Sedimenten, als auch aus Erstarrungsgesteinen hervorgehen können, liegt die Möglichkeit vor, daß die Metamorphose die Textur des ursprünglichen Gesteins nicht ganz verwischt, wobei dann am metamorphen Gestein die frühere Textur noch als Relikttextur oder Palimpsesttextur mehr oder weniger durchschimmert, z. B. an Konglomeratgneisen und Granitgneisen; poröse Texturen erhalten sich in metamorphen Gesteinen nicht. Für diese kommen hauptsächlich die verschiedenen Abänderungen der schieferigen Textur in Betracht, welche alle der Einwirkung eines gerichteten Druckes zugeschrieben werden. Sie bestehen in einer mehr oder weniger vollkommen parallelen Lage der Komponenten nach einer Ebene, womit eine verschiedengradige Ablösbarkeit nach derselben Fläche verbunden sein kann. Diese mag bloß die einzelnen Mineralkörner voneinander abtrennen, was besonders bei schlechter spaltbaren Komponenten eintritt, wie bei schieferigen Quarziten und Granuliten, dann spricht man von Adhäsionsschieferung; sie kann aber auch hervorgebracht werden durch die parallele Lage der Spaltflächen der Gesteinskomponenten, in welchem Falle die Kohäsion innerhalb der einzelnen Gemengteile geringer ist, als die Adhäsion zwischen den verschiedenen Mineralien, weshalb diese Schieferung als Kohäsionsschieferung gilt. Sie setzt Komponenten mit ausgezeichneter Spaltbarkeit voraus, wie Glimmer, Chlorite usw. — An ursprünglichen Sedimenten mag Schieferung etwa dadurch sich allmählich ausbilden, daß die Massen unter dem Drucke von überlagernden Gesteinen durch Auspressung von Wassermengen mehr oder weniger zusammenschrumpfen, kleinste lamellare Komponenten dabei ihre Blattflächen senkrecht zur Druckrichtung einstellen und etwa neu entstehende blätterige Individuen in gleicher Lage sich entwickeln. In solchen Fällen gehen ursprüngliche Schichtung und die Schieferung parallel und stehen auch in Konkordanz mit einem vorhandenen Gesteinswechsel. Von größerer Bedeutung dürfte aber diejenige Schieferung sein, die aus seitlicher Pressung oder Streß hervorgeht. Sie gilt als Druckschieferung im engeren Sinne (sekundäre Schieferung, Transversalschieferung, Clivage) und ist häufig mehr oder weniger geneigt, gelegentlich sogar vertikal gestellt; ohne Berücksichtigung des Gesteinswechsels kann sie quer durch Schichten, Lager oder Gänge, oft durch ganze Gebirge hindurchsetzen. Es liegt nahe, in dieser Art Schieferung in oberen Partien der Erdrinde eine rein mechanische Streßleistung zu sehen, denn wenn Ausweichungsmöglichkeit vorhanden ist, werden die Mineralien gebogen, zerbrochen, verschoben und zu linsen- oder lagenförmigen Aggregaten umgeformt („Kristalloklastese"), deren kleinste Durchmesser in der Druckrichtung liegen, während die größten sich annähernd senkrecht dazu stellen. In größeren Tiefen dagegen kann bei herrschenden hohen Drucken und Temperaturen unter dem Einfluß der Plastizität der Kristalle auch an eine bruchlose Umformung („Kristalloplastese") der Komponenten gedacht werden. Die Erscheinungen der Gesteinsmetamorphose ermöglichen aber auch eine Schieferung auf dem Wege der Umkristallisation („Kristalloblastese"), welche nach Becke als Kristallisationsschieferung bezeichnet wird. Unter Mitwirkung minimalster Wassermengen vollzieht sich nach dem Prinzip von Riecke (Bd. VI S. 940) durch Stoffauflösung an Stellen stärksten Druckes und Wiederabsatz des Gelösten an die Orte geringster Pressung langsam ein Molekulartransport, der solange ununterbrochen in Aktion bleibt, bis die Druck-

wirkung ausgelöst ist und eine scheinbar rein mechanische Leistung vorliegt. So werden unter Streßwirkung säulige Aggregate von schieferholden Biotiten in breite Blätter umgeformt, größere Körner von Quarz oder Feldspat in flache Linsen und Tafeln umgewandelt (flaserige, linsige oder lentikulare Textur). In ganz ähnlicher Weise kann auch Kristallisationsstreckung zustande kommen, welche z. B. zu Stengelgneisen führt. — Amerikanische Forscher (Van Hise, Leith) erklären die Kristallisationsschieferung als Folge der in den Gesteinen herrschenden Streß- und Strainverhältnisse, weil an Stellen größter Spannung Löslichkeit und Reaktionsfähigkeit erhöht werden.

Jeder Streß kann in drei aufeinander senkrecht stehende Komponenten zerlegt werden, deren Intensität durch die Länge der Senkrechten ausgedrückt wird; damit läßt sich ein Streßellipsoid konstruieren, das im allgemeinsten Falle ein dreiachsiges ist. Streß erzeugt in den ihm unterworfenen Körpern Spannungszustände (Strains) und jedem Streßellipsoid entspricht dann auch ein Strainellipsoid, dessen Achsen denen des ersteren invers proportional sind: die größte Strainachse liegt also in der Richtung der kleinsten Streßachse und umgekehrt. Die Energiesteigerung schließt sich an das Strainellipsoid an. Neubildungen entstehen dann unter dem geringsten Arbeitsaufwand, wenn sie das Strainellipsoid nachbilden, also plattige Formen annehmen, welche sich annähernd parallel zur Hauptstreßrichtung stellen. Werden größter und mittlerer Streß und damit auch kleinster und mittlerer Strain gleich groß, so müssen lineare Kristallformen entstehen, und dadurch wird die Kristallisationsstreckung zustande kommen. Wenn die Lage der Achsen während der Strainwirkung sich ändert, spricht man von Rotationsstrain; unter seinem Einflusse wird die Parallelität der früher und später entstandenen Komponenten bloß eine annähernde sein und die Texturfläche wird zur Hauptstreßrichtung einen schiefen Winkel bilden. Diese Verhältnisse führen auch dazu, zwischen ebener und schuppiger Schieferigkeit zu unterscheiden.

Der Vorgang der Kristallisationsschieferung wurde durch den Amerikaner F. E. Wright experimentell bestätigt. Mit derselben ist oft die helizitische Textur verknüpft, welche vielfach als eine Art Pseudomorphose nach einer schon vorhandenen Fältelung angesehen wird; öfter mag sie aber durch Verschiebungen in der Streßrichtung zustande kommen, unter Lageänderung schon entstandener Komponenten und teilweiser oder vollkommener Anpassung derselben an die veränderten Strainverhältnisse durch Rekristallisation. Der Ort für die Ausbildung der erwähnten schieferigen Texturen liegt in den oberen und mittleren Zonen der Erdrinde; in tieferen Niveaus dagegen geht der einseitig gerichtete Druck in allseitigen oder statischen Druck über, unter dessen Einfluß sich metamorphe Gesteine mit richtungsloser oder massiger Textur ausbilden, wie sie Eklogiten, vielen Granuliten, auch Marmoren zukommt. — Injektionsgesteine bevorzugen besonders die Augen-, Lagen- und Streifentextur mit vielfachen Uebergängen dieser Formen ineinander; sie kann in sehr vielen Fällen mit einer Injektion aplitischer Massen in dunkle biotitreiche oder hornblendeführende Schiefer in Zusammenhang gebracht werden. Die in sehr launenhafter Verteilung auftretende Fältelung von Injektionsgneisen, die Torsionstextur, wird einer mit Erweichung verbundenen Bewegung des von der Injektion betroffenen Gesteins während des Eindringens der fremden Massen zugeschrieben.

Literatur. ***H. Rosenbusch,*** *Elemente der Gesteinslehre, 3. Aufl. Stuttgart 1910.* — ***H. Rosenbusch und E. A. Wülfing,*** *Mikroskopische Physiographie der Gesteine, Bd. 2, 4. Aufl. Stuttgart 1907.* — ***F. Zirkel,*** *Lehrbuch der Petrographie, Bd. 1, 2. Aufl. Leipzig 1893.* — ***F. Rinne,*** *Praktische Gesteinskunde, 3. Aufl. Hannover 1908.* — ***Derselbe,*** *Salzpetrographie und Metallographie im Dienste der Eruptivgesteinskunde. Fortschritte der Mineralogie, Kristallographie und Petrographie, Bd. 1. Jena 1911.* — ***E. Weinschenk,*** *Grundzüge der Gesteinskunde. Freiburg 1902.* — ***U. Grubenmann,*** *Die kristallinen Schiefer, 2. Aufl. Berlin 1910.* — ***Derselbe,*** *Struktur und Textur der metamorphen Gesteine. Fortschritte der Mineralogie, Kristallographie und Petrographie, Bd. 2. Jena 1912 (mit weiteren Literaturangaben).* — ***J. H. L. Vogt,*** *Physikalisch-chemische Gesetze der Kristallisationsfolge in Eruptivgesteinen. Tschermaks mineralogisch-petrographische Mitteilungen, Bd. 24, 25 und 27. Wien 1904/05 und 1908.* — ***F. Löwinson-Lessing,*** *Studien über Eruptivgesteine. C. R. des internationalen Geologenkongresses in St. Petersburg, 1899.* — ***Derselbe,*** *Porphyrische Struktur und Eutektik. Verhandlungen der russischen kaiserlichen mineralogischen Gesellschaft in St. Petersburg, 1906.* — ***L. Milch,*** *Die primären Strukturen und Texturen der Eruptivgesteine. Fortschritte der Mineralogie, Kristallographie und Petrographie, Bd. 2. Jena 1912 (mit vielen Literaturangaben).* — ***F. Becke,*** *Ueber Mineralbestand und Struktur der kristallinischen Schiefer. Denkschrift der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Bd. 76. Wien 1903.* — ***Ch. K. Leith,*** *Rock cleavage. U. S. Geological Survey, Bull. 239. Washington 1905.* — ***P. Niggli,*** *Die Chloritoidschiefer und die sedimentäre Zone am Nordostrand des Gotthardmassivs. Beiträge zur geologischen Karte der Schweiz, neue Folge, Lieferung 36. Bern 1912.*

U. Grubenmann.

Gesteinsabsonderung.

1. Klüftung der Erstarrungsgesteine. Allgemeines: a) Plattige Absonderung. b) Säulige Absonderung. c) Kubische Absonderung. d) Kugelige Absonderung. e) Kombination verschiedener Absonderungsformen. 2. Klüftung der Sedimentgesteine: a) Austrocknungsformen. b) Schichtung und Schichtfuge. 3. Klüftung der metamorphen Gesteine: a) Die Schieferungsebene (Hauptbruch). b) Zerrklüfte (Querbruch). c) Längsklüfte (Längsbruch). d) Schär- oder Gleitflächen.

Die verschiedenen Gesteinsarten, Erstarrungsgesteine, Sedimente und kristalline Schiefer sind von verschiedenen Arten von Klüften durchsetzt, welche im allgemeinen für sie charakteristisch sind und mit ihrer spezifischen Bildungsweise in genetischem Zusammenhang stehen. Da es sich dabei um Trennungsfugen innerhalb ein und desselben Gesteins oder doch innerhalb ein und desselben Gesteinskomplexes handelt, heißt diese Klüftung Absonderung und liefert die Absonderungsformen der Gesteine. Ihre verschiedene Entstehungsart in den genannten Gesteinsklassen erfordert eine getrennte Behandlung nach denselben.

1. Klüftung der Erstarrungsgesteine. Allgemeines. Die Klüftung der Erstarrungsgesteine wird auf einen Schrumpfungsprozeß zurückgeführt. Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, daß das Volumen aller Magmen größer ist, als das der aus ihrer Verfestigung resultierenden Eruptivgesteine, wobei noch die Kontraktion bei kristalliner Erstarrung größer ist als bei glasiger. Das Resultat dieser Volumenverringerung sind die Absonderungsklüfte. Die Beobachtung lehrt, daß dieselben frühestens während oder nach der Erstarrung entstehen, denn sie zerlegen fertige Kristalle in aufeinander passende Hälften und beeinflussen in keiner Weise eine etwa auftretende Fluidaltextur. Da die Gesteinserstarrung und die sie begleitende Kontraktion im wesentlichen durch Wärmeabgabe erzeugt wird, ist für die Zahl, Art und Lage der Klüfte maßgebend das Wärmegefälle innerhalb des Gesteinskörpers neben dem chemischen und mineralogischen Charakter des Gesteins, mit welchem die Schrumpfungsgröße variiert. Ueber eine Klüftung bei annähernd isothermer Erstarrung, welche immerhin der Ausnahmefall sein mag, fehlt uns heute die Erfahrung. Im allgemeinen geht die Gesteinsschrumpfung von der Abkühlungsfläche aus und wird durch deren Form beeinflußt. In Wirklichkeit ist nur insofern die Form der Abkühlungsflächen für die Klüftung maßgebend, als ihr die Flächen gleichen Wärmeverlustes folgen. Dies ist bei einfacher Oberflächengestalt durchaus der Fall, bei komplizierter aber und stark gegliederter wird die Parallelität nur eine sehr ungefähre sein, die Linien der Flächen gleichen Wärmeverlustes sind einfacher, ganz analog wie sich die Geoisothermen zur Oberflächengestalt der Gebirge verhalten. Auch kommen Abweichungen von der Lage der Abkühlungsflächen zustande an Stellen stärkerer Gasausströmung, in der Nähe von Spalten, infolge unterirdischer Wasserläufe, welche die Konvektion modifizieren, durch lokale Porosität des Gesteins selbst, durch Art, Beschaffenheit und Schichtstellung der umgebenden Gesteine. Immerhin dürften doch die Abkühlungsflächen am meisten bestimmend sein für die Flächen gleichen Wärmeverlustes. Die Abkühlungsfläche erstarrt zuerst. Gesteine sind schlechte Wärmeleiter, darum wird die Wärmeabgabe um so langsamer, je dicker die Kruste wird. Solange alles flüssig ist, ist kein Widerstand gegen die Schrumpfung vorhanden; derselbe wächst mit zunehmender Verfestigung. Der Widerstand ist am geringsten $\parallel$ zur Abkühlungsfläche, am größten $\perp$ dazu, demzufolge wird eine Klüftung zunächst stattfinden $\perp$ zum Widerstandsmaximum, also annähernd $\parallel$ zur Abkühlungsfläche. Da nach innen der Widerstand wächst, wird die Zahl der Klüfte nach innen zu abnehmen.

Bei fortschreitendem Widerstand gesteinseinwärts kann derselbe endlich $\parallel$ zur Abkühlungsfläche größer werden als $\perp$ dazu, zur Parallelklüftung tritt eine senkrechte, die ausgeprägter werden kann als diese oder sie endlich ersetzt. An Hand dieses schließlich eintretenden maximalen Widerstandes senkrecht zur Abkühlungsfläche ist der Begriff des Schrumpfungswinkels aufgestellt worden, der für jede Substanz eine Konstante ist. In der Ebene, in welcher zuerst der Schrumpfungswiderstand $\perp$ zur Abkühlungsfläche kleiner ist als $\parallel$ zu derselben, wird im gegebenen Augenblick die Schrumpfung größer sein als in jeder anderen zu ihr parallelen Ebene nach dem Gesteinsinnern zu. Ein Riß wird also zuerst in dieser Ebene eintreten und wird nach innen zu an Weite abnehmen, sich endlich verlierend. Ist in der angenommenen Ebene das Maximum der Rißweite erreicht, so wird auch der Riß eine bestimmte Länge erhalten haben, die man als Einheit annimmt. Bezeichnet man mit α den halben Winkel, welchen die nach innen konvergierenden Rißwände miteinander bilden, so ist die maximale Schrumpfung $= 2\operatorname{tg}\alpha$, der Schrumpfungswinkel α. Die Schrumpfungsdifferenz zwischen zwei sich folgenden Lagen muß bei rascher Abkühlung größer sein als zwischen zwei sich langsam abkühlenden, der Schrumpfungswinkel der ersteren α' größer als der der letzteren α. Dies ist von Einfluß auf die Zahl der Klüfte. Diese muß im ersteren Fall größer sein als im zweiten und zwar müssen

$\frac{tg\alpha'}{tg\alpha}$ mal mehr Risse entstehen. Die Klüfte treten übrigens nicht überall klaffend auf; vielmehr bedeuten sie vielfach nur ein Minimum der Kohäsion, eine Prädisposition nach bestimmten Flächen zu spalten. Die Verwitterung folgt diesen Flächen und bringt die Risse hervor, auch Gangbildungen aller Art folgen der Klüftung. Für die technische Bearbeitung der Gesteine ist sie von großer Wichtigkeit, da sie den Steinhauern die Formen ihrer Blöcke vorbildet. Die große Zahl der technischen Ausdrücke für die Flächen leichtester Trennung, Bahn, Gare, filo mastro usw. zeugen für ihre Bedeutsamkeit.



Fig. 1. Granit, Schneeberg, Fichtelgebirge. Plattige Absonderung.

Die verschiedenen Arten der Absonderung finden im vorstehenden ihre Erklärung. Man unterscheidet eine plattige, säulige, parallelepipedische und kugelige Absonderung.

1a) Plattige Absonderung. Die plattige Absonderung erfolgt dann, wenn das Widerstandsmaximum gegen die Schrumpfung ⊥ zur Abkühlungsfläche liegt und wird also im allgemeinen || zu derselben verlaufen. Die Dicke der Platten kann von wenigen Zentimetern bis 30 und 40 m gehen. Danach unterscheidet man blätterige, plattige und bankförmige Absonderung. Bei unebenen Begrenzungsflächen heißt die Absonderung krummschalig.

Ergußgesteine sind häufig plattig abgesondert und es können Phonolithe und Basalte so dünne Platten liefern, daß sie zum Dachdecken benutzt werden. Im Innern der Tiefengesteinsmassive, wo die Schrumpfung starkem Widerstande begegnet, dürfte die Bankung die größte Mächtigkeit erreichen (Fig. 1).

1b) Säulige Absonderung. Als einfachste Erklärung für die säulige oder prismatische Absonderung erscheint die Annahme eines Widerstandsminimums gegen die Kontraktion ⊥ zur Abkühlungsfläche. Etwas davon abweichend ist eine von W. Salomon aufgestellte Betrachtungsweise. Er denkt sich das sich abkühlende Erstarrungsgestein durch seine isothermalen

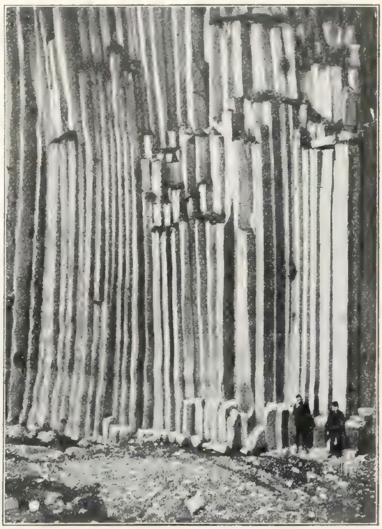


Fig. 2. Basalt, Kuru Seraj, Kleinasien. Säulige Absonderung.



Fig. 3. Basalt, Feldberg, Themar. Säulige Absonderung.



Fig. 4. Granit, Kordofan. Kubische Absonderung.



Fig. 5. Basalt. Käsegrotte, Bertrich, Eifel. Kugelige Absonderung.

Flächen in eine beliebig große Anzahl von Schalen zerlegt. Jede derselben hat infolge der Abkühlung das Bestreben sich von allen Seiten her in sich selbst zu kontrahieren, wodurch „je nach der Intensität der Schrumpfung eine größere oder geringere Zahl von Klüften oder Klüftbarkeitsflächen ⊥ zur isothermalen Fläche entstehen muß". — Bei vollständig homogenem Material und gleichmäßiger Kontraktion müßte ein hexagonaler Querschnitt der Säulen erwartet werden, doch trifft dies meist nicht zu, die Anzahl der Säulenflächen kann in einem und demselben Gesteinskörper eine ganz verschiedene sein. Länge und Dicke der Säulen schwanken ebenfalls stark (Fig 2). Durch eine schwächer entwickelte Absonderung || zur Abkühlungsfläche tritt Quergliederung ein, wobei die einzelnen Säulenglieder bald mit ebenen, bald mit gebogenen Flächen aneinander stoßen. Auch die ganze Säule kann gebogen sein. Die prismatische Absonderung eignet den verschiedensten Erstarrungsgesteinen, ist aber besonders schön bei Basalten entwickelt (Fingalshöhle auf Jaffa, Hebriden-Antrim (Irland), Pallisadendiabase Hudson; Fig. 3).

1c) Kubische Absonderung. Die kubische oder parallelepipedische Absonderung kann als Kombination einer säuligen und einer plattigen Absonderung angesehen werden bei großem Abstand der Absonderungsflächen und quadratischem Durchschnitt der Säulen. Es setzt also ein Widerstandsminimum || zur Abkühlungsfläche und zwei solche ⊥ dazu voraus, welche alle einander ungefähr gleichwertig sein müssen. Die kubische Absonderung ist nur von Tiefengesteinen mit granitischer Struktur bekannt

geworden. Bei der Verwitterung liefern Gesteine mit kubischer Absonderung die Felsenmeere (Fig. 4).

1d) Kugelige Absonderung. Die sphärische oder kugelige Absonderung setzt eine allseitig gleichmäßige Schrumpfung voraus und wird daher eher bei langsamer Abkühlung eintreten können. Die Durchmesser der Kugeln variieren von mikroskopischen Dimensionen (perlitische Ergußgesteine) bis mehr als Meterlänge (Granite, Diorite u. a.). Es hängt dies von der Entfernung der Schrumpfungszentren voneinander ab, welche wiederum durch die Schnelligkeit der Wärmeabgabe bedingt ist. Die Schrumpfungszentren liegen einander um so näher, je rascher dieselbe erfolgt. Die Kugeln berühren einander oder sie liegen vereinzelt im Gestein, was mit einer örtlich ungleichen Distanz der Schrumpfungszentren in Zusammenhang gebracht wird. Der konzentrisch schalige Bau der Sphäroide geht mit Notwendigkeit aus ihrer Natur als Schrumpfungskörper hervor. Kugelige Absonderung wird sowohl bei Tiefengesteinen als auch bei Ergußgesteinen und Gängen gefunden. Sehr schöne Beispiele liefern Granite, Liparite und Diabase (Fig. 5 und 6).

1e) Kombination verschiedener Absonderungsformen. Schon bei der Besprechung der einzelnen Absonderungsarten wurde mehrfach auf eine Kombination derselben hingewiesen und die kubische Absonderung wurde als solche gedeutet. In der Natur können sich aber nicht nur 2, sondern 3 und 4 Kluftsysteme kombinieren. Innerhalb der gegliederten Säulen eines Säulenbasaltes kann noch sphärische Absonderung auftreten, in der Wollsackabsonderungsform vereinigt sich die kubische oder die dickplattige mit der kugeligen Absonderung.

Ein und dasselbe Kluftsystem kann auf weite Strecken von ganz konstanter Orientierung sein, aber auch allmähliche Aenderungen in der Stellung der Klüfte lassen sich konstatieren. Es dürfte dies mit einer Aenderung in der Lage der Abkühlungsflächen zusammenhängen. Sind z. B. bei einem Ethmoliten, wie das Adamellomassiv, die oberen Teile durch Abtragung so weit entfernt, daß an den Rändern schon die trichterförmig einfallenden Grenzflächen zutage treten, so wird man auch die Klüfte denselben folgen und sich in einem spitzeren oder stumpferen Winkel umbiegen sehen. Geringfügigere Ablenkungen mögen durch Spalten und alle jene Umstände hervorgebracht werden, welche Differenzen zwischen der isothermalen und der Abkühlungsfläche verursachen (vgl. S. 1072).

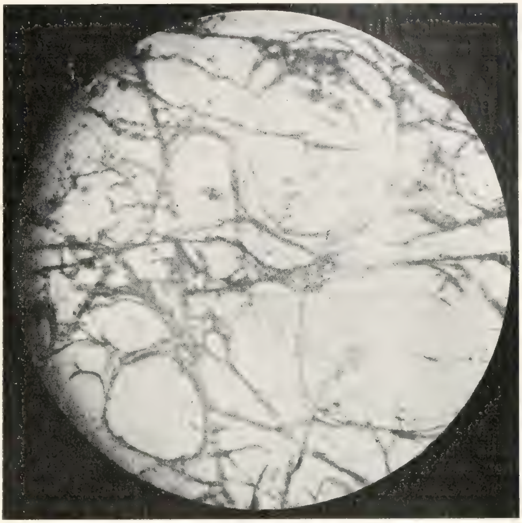


Fig. 6. Perlitpechstein, Ungarn. Kugelige Absonderung. Mikroskopisch.

2. Klüftung der Sedimentgesteine.

2a) Austrocknungsformen. Bei den Sedimentgesteinen kann die Austrocknung zu ähnlichen Absonderungserscheinungen führen wie bei den Eruptivgesteinen, da sie ebenfalls mit einem Schrumpfungsvorgang verknüpft ist. Die Rolle der Abkühlungs- oder isothermalen Fläche wird dann von der Austrocknungsfläche übernommen. Immerhin ist das Auftreten der oben angeführten Absonderungsformen ein mehr ausnahmsweises, sporadisches. Die plattige Absonderung modifiziert sich meist zur dünnplattigen und gibt sich im Blättern mancher Kalksteine, Sandsteine und Tone kund. Kubische Absonderung wird nur bei Sandsteinen gefunden, prismatische entstand bei derselben Gesteinsart in der Nachbarschaft brennender Braunkohlenflöze. Sphärische Absonderung scheint den Sedimenten im allgemeinen fremd zu sein.

2b) Schichtung und Schichtfuge. Die für diese Sedimentgesteine charakteristische Kluftbildung ist die Schichtfuge. Dieselbe gehört zum Wesen der Schichtung und bildet sich mit dieser. Ueber die Entstehung der Schichtung herrscht heute noch keine Einstimmigkeit und die Zahl der einschlägigen Arbeiten ist eine sehr geringe. Es bestehen drei wesentliche Hypothesen, deren älteste, welche in der Schichtung eine Absonderung infolge der Erdumdrehung sieht (Jäger 1839) jetzt kaum mehr diskutiert wird. Die zweite, die Unterbrechungstheorie, schreibt die Schichtung einem zeitlichen Hiatus im Absatz zu; während der Unterbrechung verhärtet die Oberfläche der zuletzt abgesetzten Schicht (Studer, Naumann, v. Fritsch u. a.), woraus eine geringere Adhäsion für das neuerdings abgesetzte Material folgt. Die dritte Theorie nimmt an, daß Schichtung durch einen Wechsel im abgesetzten Material entsteht, also ihren Grund im Wandern der Facies hat. Sie wird hauptsächlich durch J. Walther vertreten. Gegen die Unterbrechungstheorie wird von ihm eingewendet, daß die Tiefseebohrungen im rezenten Gestein deutlich geschichtete Bohrkerne zutage gefördert hätten. Für sie läßt sich aber unmöglich eine zeitliche Unterbrechung in der Sedimentation annehmen, der für die Verhärtung der einzelnen Schichten ausgereicht hätte, vielmehr beweisen sie, daß „nur der unvermittelte Wechsel im Gesteinsmaterial Schichtung hervorruft". Auch da wo große Schichtreihen nur durch Schichtfugen getrennt, aus demselben Material bestehen, ist die Gleichartigkeit nur eine scheinbare. In vielen Fällen ließ sich konstatieren, daß ein zarter Belag einer fremden Substanz der Schichtfuge folgt, z. B. Ton bei Kalksteinbänken. „Die als Schichtfugen auftretenden Trennungsebenen im gleichartigen Gestein sind dann nichts als petrographisch verschiedenartige Schichten von sehr geringer Dicke." Die klaffende Fuge wäre dann wiederum das Resultat der Verwitterung oder der Kontraktion durch Schrumpfung beim Austrocknen. Die Gründe, welche den Wechsel des Materials bedingen, scheinen sehr mannigfaltige zu sein. Es werden dafür angegeben, Wechsel der Jahreszeiten, periodische Klimaschwankungen, Wechsel der Niederschläge und der Hochwasser auf dem Festlande, sukzessive Entblößung verschiedener abschwemmbarer Gesteinsmassen, das Pendeln der Ströme auf ihren Deltas, tektonische Veränderungen der Uferzonen oder des Abspülungslandes u. a. (Heim). Diese Faktoren, mit Ausnahme der zwei erstgenannten, kommen wesentlich für klastische Sedimente in Betracht. Für die chemischen Niederschläge ist vor allem die verschiedene Löslichkeit derselben zu nennen, neben dem Wechsel in der Temperatur des Lösungsmittels. Konzentrationsänderungen werden durch den Niederschlagsprozeß selbst hervorgerufen. Heim möchte die Erklärung „für die hundertfache Periodizität in der Schichtung der chemischen oder chemisch-organogenen Sedimente mit oder ohne Gesteinswechsel in einer Oszillation der chemischen Bedingungen um eine Gleichgewichtslage herum" suchen. „Setzt z. B. ein Meer Kiesel ab, mehr als der Zufuhr entspricht, so wird sein Wasser kieselärmer und relativ kalkreicher. Dadurch hört der Kieselabsatz auf und es setzt der Kalkabsatz ein. Einmal eingeleitet gehen die Umsetzungen in diesem Sinne fort bis die Gleichgewichtslage um eine Spur überschritten ist." Außerdem werden im kalkreichen Meer sich kalkschalenerzeugende Organismen ansiedeln und zu organogenen und chemischen Kalkniederschlägen Veranlassung geben. Dadurch kann das Wasser an Kalkgehalt verarmen und die Lebensbedingungen jener Organismen werden verschlechtert. Zugleich steigt der Kieselgehalt, es mögen Kieselbildner zur Herrschaft gelangen, bis sie dem gleichen Schicksal verfallen wie die Kalkbildner und ihnen wieder weichen müssen. Auch die Arbeiten von Philippi über die Entstehung der Schichtung müssen hier noch erwähnt werden. Dieselben knüpfen sich an die neuesten Tiefseeforschungen an, welche einen bedeutenden Unterschied im Kalkgehalt der verschiedenen Schichten ergaben. Zu ihrer Erklärung wird die Veränderung wichtiger klimatischer Faktoren oder Krustenbewegung herbeigezogen, ein drittes Moment scheint es nach Philippi nicht zu geben.

3. Klüftung der metamorphen Gesteine.

3a) Die Schieferungsebene. Die bei der großen Klasse der kristallinen Schiefer fast ausnahmslos auftretende Fläche größter Trennbarkeit ist die Schieferungsebene. Da dieselbe aber die Gesteinstextur wesentlich bestimmt, wird ihre Entstehung in dem Artikel über Gesteinstexturen klar gelegt (s. o.), hier kann sie nur kurz erwähnt werden.

3b) Zerrklüfte. Neben der Schieferungsebene, dem Hauptbruch, treten in gestreckten Gesteinen noch 2 Klüfte, Längs- und Querklüfte auf. Die Querklüfte werden durch die Tension bei der Streckung hervorgebracht; sie setzen zwei Richtungen maximalen und eine minimalen Druckes oder eine Zugrichtung voraus und liegen in einer Ebene, welche auf die Achse der größten Elongation des Gesteins annähernd ⊥ steht. Ihrer Entstehung gemäß heißen sie auch Zerrklüfte. Gewöhnlich sind sie scharfrandig und folgen einander oft in dichter Scharung.

3c) Längsbruch. Anders die Längsklüfte, welche uneben und parallel gerieft

sind, denn auf ihnen findet eine scherende Bewegung während der Streckung statt. Ein Längsbruch kann sich nur dann bilden, wenn die Intensitäten in den beiden Richtungen des maximalen Druckes nicht ganz gleich sind; bei ganz reiner Streckung verschwindet der Unterschied zwischen Haupt- und Längsbruch.

3d) Scherflächen oder Gleitflächen. Von großer Bedeutung für die metamorphen Gesteine sind die Scher- oder Gleitflächen. Jeder Differentialdruck, der zwischen zwei Gesteinspartikeln wirkt, erzeugt nämlich eine gleitende oder scherende Spannung in Ebenen, welche im einfachsten Fall (keiner Drehung der Hauptdruckrichtung während der Dauer der Einwirkung) die Hauptdruckrichtung in einem Winkel von ca. 45° schneiden. Man nennt sie Ebenen des maximalen tangentialen Strains. Zu jedem Strainellipsoid (vgl. im vorhergehenden Artikel „Strukturen und Texturen der metamorphen Gesteine") gehören zwei Gleitflächen. Ihre Lage im Ellipsoid entspricht prinzipiell den beiden möglichen Kreisschnitten. Daher liefern sie bei einfachem Streß zwei sich schneidende, gleichwertige Systeme leichtester Ablösbarkeit, welche zur Schieferungsfläche geneigt sind. Der Winkel von 45° wird modifiziert durch kompliziertere Stresse, durch Inhomogenität und Sprödigkeit des Gesteins, durch Schnelligkeit und Dauer der Streßwirkung. Bei komplizierterer Streßwirkung, dem gewöhnlichen Fall, verhalten sich die beiden Ebenen verschieden. Die eine Fläche ist (was sich mathematisch nachweisen läßt) während der ganzen Deformation in gleicher Lage und kann sich daher gut entwickeln. Die andere verändert ihre Lage stetig und kommt nicht zur Wirkung. Die klastische und die sogenannte falsche Clivage, gewisse Parallelklüfte und die Richtungen ausgequetschter Mittelschenkel bei Fältelungen folgen der ersteren Fläche, welche oft von Gleitspuren oder Mineralneubildungen bedeckt ist.

Literatur. ***H. Rosenbusch,*** *Elemente der Gesteinslehre. Stuttgart 1910.* — ***J. P. Iddings,*** *The columnar structure in the igneous rocks of Orange Mountain. N. J. Am. Journ. 1886,* **31**. — ***W. Salomon,*** *Die Adamellogruppe. Abhandlungen der geologischen Reichsanstalt Wien,* **21**, *1908.* — ***J. Walther,*** *Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. Jena 1893/94. Abschnitt: Die Auflagerungsflächen.* — ***Alb. Heim,*** *Einige Gedanken über Schichtung. Geologische Nachlese,* **21**. — ***E. Philippi,*** *Ueber das Problem der Schichtung und über das Problem der Schichtbildung am Boden der heutigen Meere. Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft,* **60**, *1908.* — ***Fr. Becke,*** *Ueber Mineralbestand und Struktur der kristallinischen Schiefer, I. Denkschrift der Wiener Akademie der Wissenschaften, 7. Mai 1903.* — ***U. Grubenmann,*** *Strukturen und Texturen der metamorphen Gesteine. Fortschritte der Mineralogie, Bd.* **2**, *1912.* — ***Ch. K. Leith,*** *Rock cleavage. Bulletin* **233**, *of the U. S. Geological Survey, 1905.* — ***L. M. Hoskins,*** *Flow and fracture of rocks as related to structure.* **16**. *Annual Report of the U. S. Geological Survey, 1896.* — ***P. Niggli,*** *Die Chloritoidschiefer und die sedimentäre Zone am N.-O.-Rand des Gotthardmassivs. Beiträge zur geologischen Karte der Schweiz. Neue Folge. Lieferung* **36**.

L. Hezner.

Gesteine.

Technisch wichtige Gesteine.

I. Verwendung der Gesteine im allgemeinen. 1. Hau- oder Werksteine. 2. Dekorations- und Skulpturensteine. 3. Rundsteine. 4. Pflastersteine. 5. Kleinschlag. 6. Schieferplatten. 7. Gesteine für chemische Industrie. II. Technisch wichtige Gesteine: A. Eruptivgesteine: Granit, Syenit, Diorit, Gabbrogesteine; Granitporphyr, Aplit; Quarzporphyr, Diabas, Basalt, Melaphyr, Trachyt, Phonolith, Andesit, Porphyrit. B. Sedimente (ausgenommen Salzlager, Karbonatgesteine und Eisenerze): Vulkanische Tuffe, Sandstein, Grauwacke, Quarzit, Kieselschiefer, Kieselgur, Sand; Tonschiefer, Kaolin, Ton, Lehm, Bauxit; Phosphorit, Flußspat, Schwerspat, Strontianit, Gips. C. Metamorphe Gesteine (ausgenommen Karbonate und Eisenerze): Kontaktgesteine (Hornfels, Fruchtschiefer); Kristalline Schiefer: Gneis, Granulit, Hornblendeschiefer, Nephrit, Jadeit, Granatfels, Eklogit, Chloritschiefer, Serpentin, Asbest, Topfstein, Smirgel. III. Makroskopische und mikroskopische Kennzeichnung der wichtigsten Gesteine.

I. Verwendung der Gesteine im allgemeinen.

Für die Verwertbarkeit eines Gesteins sind viele Gesichtspunkte maßgebend. Sie betreffen nicht nur Eigenschaften des Gesteins selbst, wie Festigkeit, Beständigkeit gegen Verwitterung, Frost, hohe Temperatur, Härte, Art der Abnützung, Farbe, Polierfähigkeit, geologisches Vorkommen, z. T. chemische Zusammensetzung, sondern auch die Absatzverhältnisse: Transportwege, Zölle, Arbeitslöhne, Geschmacksrichtung. Je nach ihren Eigenschaften finden Gesteine Verwendung als:

1. Hau- oder Werksteine. Hau- oder Werksteine werden gewöhnlich roh gespalten oder behauen im Bauwesen gebraucht. Verlangt wird eine gewisse Druckfestigkeit, Wetter- und Frostbeständigkeit, gleichmäßige Beschaffenheit und die Gewinnbarkeit in größeren, rißfreien Stücken. Dieselben Ansprüche werden auch an gewöhnliche Mauersteine gestellt, die außerdem nur wenig Wasser aufnehmen dürfen, wenn sie zu Grund- oder Kellermauern

verwendet werden; für höher gelegene Mauerteile ist eine gewisse Porosität günstig.

2. Dekorationssteine. Dekorationssteine sollen gefällige, beständige Farbe oder Farbenzeichnung haben, dürfen vor allem nicht „rosten", d. h. durch Zersetzung eisenhaltiger Gemengteile (meist Eisenkies) gelbe Flecke und Streifen bekommen. Sie sollen für Außendekorationen wetterbeständig, meist auch politurfähig sein, sich in großen Blöcken gewinnen und leicht bearbeiten lassen. Für die Verwendung als Skulpturenstein ist außerdem noch gleichmäßiges, nicht zu grobes Korn erforderlich.

3. Rundsteine. Rundsteine für Mühlen- und Holzschleifereibetrieb müssen bei spärlicher und gleichmäßiger Abnützung rauh bleiben; etwas poröse, verbandfeste Gesteine sind bevorzugt. Für Schleif- und Wetzsteine zur Bearbeitung von Werkzeugen wird kompaktes Gefüge, sehr gleichmäßig feines Korn und meist Quarzhärte gefordert.

4. Pflastersteine. Pflastersteine fertigt man aus druckfesten Gesteinen (gewöhnlich über 1000 kg auf 1 qcm), die sich langsam, gleichmäßig und rauh abnützen, an den Kanten scharf bleiben, also zäh, nicht spröde sind, wenig Wasser und Schmutz aufsaugen. Poröse Gesteine sind untauglich, weil sie sich schlecht reinigen lassen. Zur Herstellung von Mosaikpflaster werden plattige Gesteine von den angegebenen Eigenschaften benützt.

5. Kleinschlag. Kleinschlag (Steinschlag, Klarschlag, Knack) wird als Straßenschotter, Gleisbettung u. dgl. verwendet und erfordert ebenfalls druckfeste, zähe und schwer verwitternde Gesteine von geringer Abnützung und geringem Wasseraufnahmevermögen; sie sollen keinen zähen Schlamm liefern, der ein Aufwickeln der Wegoberfläche zur Folge hat. Während bei der Gewinnung von behauenen Pflastersteinen immer noch eine gewisse Größe der Gesteinsstücke und die leichte Erzielung ebener Bruchflächen Bedingung ist, lassen sich zu Kleinschlag auch kurzklüftige Gesteine mit unregelmäßigem Bruch sowie die Abfallstücke von Werk- und Pflastersteinen verarbeiten, die bei noch geringeren Dimensionen Betonsteinschlag (als Zumischung zu Zement) liefern. Geringere Anforderungen betreffs Festigkeit werden an Packlagersteine gestellt.

6. Schieferplatten. Schieferplatten werden aus Gesteinen mit ebenen Spaltflächen hergestellt; die Kluftflächen, welche die Schieferungsebene durchschneiden, dürfen nicht zu eng geschart sein. Für Dachschiefer sind dünnplattige, leichte und wetterbeständige (besonders eisenkies- und karbonatfreie) Schiefer von gleichmäßig dunkler Farbe gesucht, die wenig Wasser aufnehmen und sich leicht lochen lassen.

7. Gesteine für die chemische Industrie. Die Verwendung von Gesteinen in der chemischen Industrie hängt von einem Gehalt an erwünschten Stoffen und oft von dem Grade der Reinheit des Materials ab.

II. Technisch wichtige Gesteine.

In allen Gesteinsgruppen, Eruptivgesteinen, Sedimenten und metamorphen Gesteinen finden sich technisch nutzbare Vorkommen; am wenigsten ergibt die letztgenannte Gruppe.

A. Eruptivgesteine.

Unter den Eruptivgesteinen eignen sich besonders Tiefengesteine wegen ihrer häufig bankförmigen Absonderung zur Gewinnung großer Blöcke und liefern dadurch das Hauptmaterial für Werk- und Dekorationssteine. Obenan steht die am weitesten verbreitete Familie der Granite. Mittel- und feinkörnige Arten werden bevorzugt, grobkörnige wegen geringerer Druckfestigkeit und Wetterbeständigkeit selten gebraucht, desgleichen glimmerreiche Vorkommen, die sich zudem schlecht polieren lassen und leicht Wasser saugen. Die Druckfestigkeit schwankt bei frischen Graniten von 700 bis 3000 kg/cm² (schwedische Granite geben z. B. 2200 als Mittelwert). Wetter- und Frostbeständigkeit sind bei glimmerarmen Arten verhältnismäßig groß, die Politurfähigkeit ist gut, die Bearbeitung nicht schwierig. Die hellen, oft lebhaften Farben, hellgrau und besonders rot, geben in Verbindung mit dunklen Plagioklasgesteinen (Diorit, Gabbro) oder mit Serpentin wirkungsvolle Gegensätze bei der Verwendung als Denkmal- und Dekorationsstein. Besondere Farbwirkungen zeigen Granite mit milch- bis violblauem Quarz (Schweden) oder mit großen, einsprenglingsartigen Feldspaten, meist Orthoklasen, die bisweilen, wie in dem finnländischen Rapakiwi, anders gefärbte Mäntel von Plagioklas tragen. — Weiterhin finden mittel- und feinkörnige Granite wegen ihrer gleichmäßigen, etwas rauhen Abnutzung ausgedehnte Verwendung als Trottoirplatten, Treppenstufen und behauene Pflastersteine, deren Herstellung die Hauptaufgabe nicht weniger Bruchbetriebe ist. Mehr nebenbei werden Mauersteine, Packlagerstücke und Kleinschlag (Schotter) gewonnen. — Hauptgebiete für die Granitindustrie sind in Deutschland: das Königreich Sachsen im Bereich des mittelkörnigen Lausitzer Granitits besonders um Bischofswerda-Kamenz (die Südlausitz ist wegen der dort durchsetzenden großen Verwerfungszone steinbrucharm); das Elbtal unterhalb Meißen mit glimmerarmem Ganggranit und Aplit; die erzgebirgischen Granitmassive (Eibenstock, Schneeberg, Kirchberg, Aue, Lauterbach-Bergen). — Das Fichtelgebirge im

Granitgebiet Ochsenkopf-Kösseine-Schneeberg und den nördlich vorgelagerten Massen: Reuth (besonders um Gefrees), Waldstein, Kornberg. — Der Odenwald mit regem Betrieb: u. a. die grauen hornblendeführenden Granite vom Felsberg und die roten der Tromm. — Der Schwarzwald im Murg-, Kinzig-, Acher- und oberen Enztale, bei Triberg und Kandern. — Die Gegend von Passau. — Schlesien: bei Striegau, Jauer, in den Kreisen Neiße, Schweidnitz, Strehlen. — Schweden mit großen Betrieben, die fast alle an der Südwest- und Südostküste liegen; billige Fracht, wenig Abraum, intensive Farben begünstigen Gewinnung und Absatz. Die Südwestküste liefert die grauen Granite von Bohuslän, die Ostküste u. a. den roten Vangagranit mit rauchgrauem Quarz (Schonen), den roten Virbo- und den Vånevikgranit (Småland), letzteren wie auch den Grafversforsgranit (Vestergötland) mit blauem Quarz, den grauen Stockholmgranit. — Italien: weißer und blaßroter Granit von Baveno. — Im Altertum wurde der ziegelrote Hornblende-Biotitgranit von Syene (Assuan) zu Obelisken, Riesenstatuen, Sarkophagen u. dgl. viel verarbeitet. — In der Gesteinstechnik wird übrigens der Name Granit auch auf andere körnige Gesteine von ganz abweichender Mineralzusammensetzung übertragen. „Schwarzer schwedischer Granit“ ist Diabas und Gabbro; granito verde smeraldino ein korsischer Saussurit-Smaragditgabbro; belgischer, sardinischer, eifeler, Rohrdorfer (S. von Rosenheim in Bayern) Granit und granito d'Istria sind Kalksteine.

Syenit hat dieselben Eigenschaften wie Granit, ist wegen des fehlenden Quarzes etwas leichter zu bearbeiten und neben Granit der einzige Hartstein, der auch in roten Arten vorkommt. Die Druckfestigkeit hält sich meist zwischen 1500 und 2200 kg/cm². Seine Verbreitung ist weit geringer als die des Granits. Große Betriebe finden sich im roten Hornblendesyenit des Plauenschen Grundes bei Dresden; wegen reichlicher Zerklüftung werden hier ebenso wie in dem dunkelgrauen Augitsyenit von Riesa a. d. Elbe seltener Werkstücke, hauptsächlich Pflaster- und Mauersteine, auch Kleinschlag gewonnen. Dagegen liefern Alkalisyenite des südlichen Norwegen, besonders dunkel blaugraue Arten mit labradorisierendem Anorthoklas (sogenannter schwedischer Labrador) aus dem Langesundfjord gesuchte und viel gebrauchte Dekorationssteine. — Unter dem Namen Syenit gehen in der Gesteinstechnik auch körnige Diabase (Lausitz) und Diorite („Odenwaldsyenit“).

Die Diorite stehen in Eigenschaften und Verwendungsmöglichkeit den Graniten und Syeniten nahe. Wo sich größere Blöcke gewinnen lassen, benutzt man die mittelkörnigen, schwarzgrün und weiß gesprenkelten Gesteine zu Denkmälern und Dekorationszwecken, wie z. B. die Odenwälder Vorkommnisse von Lindenfels und Bensheim. Kürzerklüftige Diorite geben gute Pflaster- und Schottersteine.

Viel verarbeitet werden Gesteine der Gabbrofamilie (Gabbro, Hyperit, Norit). Ihre dunkle, zum Teil schwarze Farbe, gute Politurfähigkeit und Wetterbeständigkeit machen sie zu Grab- und Denkmalsteinen geeignet, wie die schwedischen Vorkommen vom Wetternsee, von Kristinehamn und aus Småland (sogenannter schwarzer schwedischer Granit). Die ophitische Verschränkung der Mineralgemengteile verleiht dem Gestein große Zähigkeit und Druckfestigkeit und macht mittelkörnige Arten zu einem ausgezeichneten Pflaster- und Schottermaterial, wie z. B. die helleren und dehalb als Dekorationssteine weniger gesuchten, auch kürzer brechenden Gabbro und Norite des Harzer Radautals. Lebhafte Farbenwirkung gibt auf polierten Flächen Saussurit-Smaragditgabbro (Korsika, Wurlitz im Fichtelgebirge), dessen Diallag in smaragdgrüne Hornblende umgewandelt ist.

Erguß- (und Gang-) gesteine sind wegen der Häufigkeit und meist geringen Entfernung ihrer Absonderungsklüfte nur ausnahmsweise in größeren Blöcken zu gewinnen und als Denkmal- und Dekorationssteine zu verwenden. Sie liefern aber wegen ihrer großen Verbandfestigkeit zum Teil ausgezeichnetes Pflaster- und Schottermaterial und Bruchsteine. Dies ist z. B. die Hauptverwendung der Granitporphyre (Schwarzwald, Odenwald, Sachsen), wenn auch gelegentlich (Beucha bei Leipzig) mächtige Werkstücke gewonnen werden. Ebenso verarbeitet man die belgischen Quarzdioritporphyrite (Quenast) und viele Granitaplite (Meißen) ganz vorzugsweise zu Pflastersteinen. Früher brauchte man fast glimmerfreie Aplite in der Glas- und Porzellanfabrikation; heute verwendet man hierzu mehr die mächtigen Feldspatmassen granitischer und syenitischer Pegmatite (Südnorwegen, Schweden), deren Muscovittafeln bei genügender Größe Ofenfenster, Lampenzylinder u. dgl. liefern (Kanada, Sibirien).

In großer Menge werden Quarzporphyre, lokal auch ihre jungen Vertreter, Liparite, abgebaut. Der Quarzreichtum, große Härte, geringe Abnutzung, hohe Verband- und Druckfestigkeit (1500 bis 3000 kg/cm²) und minimale Wasseraufsaugung machen die Gesteine zu einem vorzüglichen Pflaster- und Schottermaterial. Ausgedehnte Betriebe finden sich im südlichen Odenwalde (zwischen Dossenheim und Schriesheim), im Nahegebiete, in der Gegend von Baden-Baden, im nord-

westlichen Sachsen (besonders die dunklen Pyroxenquarzporphyre des Leipziger Kreises), in Schlesien (Kreise Liegnitz und Waldenburg). Plattig abgesonderte Porphyre liefern Mosaikpflaster, poröse Arten des Thüringer Waldes und manche Liparite Oberungarns Mühlsteine. Selten nur gewinnt man Denkmal- und Dekorationssteine, wie aus dem Bozener und dem Elfdalener Porphyr (Blybergporphyr).

Nächst Quarzporphyr werden Ergußgesteine der Diabas-Basaltfamilie am meisten abgebaut. Wie Gabbro liefern auch körnige Diabase wegen ihrer dunklen Farbe, Politurfähigkeit, Wetterbeständigkeit und bedeutenden Druckfestigkeit (2000 bis 2850 kg/cm²) gute Denkmal-, Dekorations- und Grabsteine. Schweden, die Lausitz (hier Syenit genannt) und das Fichtelgebirge (zum Teil als Dioritporphyr bezeichnet) enthalten die Hauptbetriebe. Die große Zähigkeit, bedingt durch oft vorhandene ophitische Struktur, gleichmäßige Abnutzung und geringes Wasseraufsaugevermögen machen mittelkörnige Diabase zu einem geschätzten Pflaster- und Schottermaterial; dichte Arten nutzen sich glatt ab und sind deshalb als Pflastersteine wenig geeignet, weil sie ein Ausgleiten der Zugtiere veranlassen. — Auch die verschiedenen Arten Basalt liefern hauptsächlich Pflaster- und Schottersteine. Die Druckfestigkeit (1000 bis 5000, meist zwischen 2500 und 3500 kg/cm²) übertrifft noch die des Diabases. Zähigkeit und geringe Abnutzung sind dieselben, ebenso das Glattwerden dichter Arten im Pflaster. Als Schotter liefert Basalt zwar dauerhafte, aber auch harte Straßen, deren Decke infolge Bildung eines zähen Schlammes zum Aufwickeln unter den Wagenrädern neigt. Nicht brauchbar zu Pflastersteinen und Bauzwecken sind sogenannte „Sonnenbrenner", das sind Basalte, die bei kurzem Liegen an der Luft durch Zersetzung ihres Nephelins rundliche graue Flecke bekommen und in eckige Körner zerfallen. Wie Leppla angibt, erkennt man solche Basalte daran, daß frische Splitter nach mehrstündiger Behandlung mit warmer Ammoniumkarbonatlösung oder warmer Essigsäure bereits die Flecke zeigen. — Die säulenförmige oder plattige Absonderung der Basalte gestattet leichtes Gewinnen ohne Sprengarbeit. Die Säulenstücke verwendet man zu Uferbauten, Grund- und Festungsmauerwerk, als Prellsteine und zu Gartenziergruppen. Manche poröse Basaltlaven (Niedermendig am Laacher See) liefern Mühlsteine und große Quadern für Mauerwerk. — Im ganzen mitteldeutschen Basaltgürtel von der Eifel über Siebengebirge, Westerwald, Vogelsberg mit seinen Ausläufern (Anamesitströme von Steinheim bei Hanau), Hessen, Rhön, Fichtel- und Erzgebirge bis nach der Lausitz und nach Schlesien hinein, ebenso im nördlichen Odenwalde, im Kaiserstuhl und im Hegau findet reger Steinbruchbetrieb statt, der nicht nur die Umgebung, sondern bei günstigen Frachtverhältnissen (Wasserwege) auch den steinarmen Norden versorgt. Wegen der Dauerhaftigkeit des Materials werden in basaltarmen Gegenden auch kleine Vorkommen benutzt und bis in erreichbare Tiefe völlig abgebaut. Aehnlich liegen die Verhältnisse in außerdeutschen Basaltgebieten: Nordböhmen, Italien, Zentralfrankreich, Schonen, Nordirland u. a.

Zu Pflaster- und Schottersteinen werden auch die ganz ähnlich zusammengesetzten Melaphyre gebraucht, deren frische Arten dem Basalt an Güte kaum nachstehen. Besonders die Nahegegend, dann auch der Südharz (Ilfeld), Thüringerwald, Sachsen (Zwickau, Oschatz) und Schlesien (Kreis Landshut) enthalten große Bruchbetriebe.

Gegenüber Porphyr, Diabas und Basalt finden andere Ergußgesteine geringere Verwendung; so Trachyte, deren Druckfestigkeit sich meist zwischen 600 und 700 kg/cm² hält und die, zumal wenn sie reichlich Sanidineinsprenglinge führen, wenig wetterbeständig und überhaupt nicht politurfähig sind. Sie werden als Werk- und Pflastersteine gebraucht, da sie sich leicht behauen lassen und bei der Abnutzung rauh bleiben, auch wohl zu Kleinschlag verarbeitet (Siebengebirge, Westerwald, nördlicher Odenwald, Ungarn, Euganeen, Kampanien). Verwandte Gesteine vom Cabo de Gata an der spanischen Ostküste benutzt man wegen ihres Kalireichtums und des örtlich 7 bis 30% betragenden Apatitgehalts als Düngemittel. Bekannt ist die Verwendung liparitischen und trachytischen Bimssteins, von welchem die Insel Lipari die Hauptmenge liefert, als Schleif- und Putzmittel.

Phonolithe werden wegen ihrer dickplattigen Absonderung und der 1700 bis 2300 kg/cm² betragenden Druckfestigkeit öfter als Mauersteine, Fußbodenplatten (obwohl sie sich glatt abnützen), zum Eindecken von Gräben und Schleusen, auch als Packlager und Gleisbettung benutzt. Die Lausitz, Nordböhmen, die Rhön zeigen Bruchbetriebe. Leucithaltige Phonolithe gebraucht man ihres Kaligehaltes wegen gemahlen als Düngemittel (Eifel).

Andesite und Porphyrite finden als Mauer- und Pflastersteine und als Kleinschlag Verwendung. Siebengebirge und Ungarn sind die Hauptgebiete für die Gewinnung von Andesit, die Umgegend von Dresden und das Nahegebiet für Porphyrit. Im Altertume verarbeitete man den durch Manganepidot rot gefärbten Hornblendeporphyrit vom Dschebel Dokhan zwischen

Nil und Rotem Meer, den porfido rosso antico, zu Vasen, Sarkophagen, kleinen Statuen und Mosaikplatten, wegen seiner schönen Farbwirkung auch den grünen Labradorporphyrit von Marathonisi, den porfido verde antico, zu Dekorationssteinen und Mosaikplatten.

B. Sedimente

(mit Ausschluß der Salzlager, Karbonatgesteine und Eisenerze)*).

Von vulkanischen Tuffen finden Porphyrtuffe, Trachyt- und Phonolithtuffe und Diabastuffe Verwendung. Porphyrtuffe werden trotz ihrer geringen Druckfestigkeit (200 für das Gestein des Rochlitzer Berges in Sachsen, 180 bis 340 für das des Zeisigwaldes bei Chemnitz), der leichten Abnutzung, geringen Wetterbeständigkeit und des großen Wasseraufnahmevermögens als Bau- und Verblendsteine, zu Säulen, Treppenstufen und gröberen Ornamenten verarbeitet. Sie lassen sich leicht behauen und zeigen (Rochlitz) einen warmen, beständigen Farbenton. Verkieselte und deshalb sehr feste und widerstandsfähige Porphyrtuffe geben vorzügliche Schottersteine. Buntgestreifte Tuffe dieser Art, z. B. von Gnandstein in Sachsen (sogenannter Bandjaspis) wurden früher zu kleinen geschliffenen und polierten Gegenständen verarbeitet. — Im Brohltale und seinen Seitentälern baut man Trachyttuff (Traß, Tuffstein, Duckstein) in großen Brüchen ab. Die weichen, sehr wenig druckfesten Tuffe werden zu Werksteinen zersägt oder zur Herstellung von Wassermörtel gemahlen auch als Allagit zur Wasserreinigung benutzt. Auch der in der Umgegend von Neapel viel gewonnene graue kampanische Tuff läßt sich bergfeucht leicht zu würfelförmigen Bausteinen zurechtschlagen oder sägen. Die besonders bei Bajae im großen abgebaute Pozzolana, gleichfalls ein Trachyttuff, dient zur Mörtelbereitung. — Leucitphonolithtuff aus dem Laacher Seegebiet (Weibern, Bell, Rieden) gibt wegen seiner Feuerfestigkeit gute Herdsteine, ist leicht zu bearbeiten und dauerhaft und wird deshalb auch als Baustein und zu Bildhauerarbeiten benützt, obwohl seine Druckfestigkeit nur 150 beträgt. — Gelegentlich verwendet man auch festere, wenig oder nicht schieferige Diabastuffe als Mauer- und Verblendsteine (Vogtland, Nassau), auf wenig beanspruchten Wegen auch als Schotter, obwohl sie sich bald abnutzen und zähen Schlamm liefern.

Wie sich die Sandsteine durch Korngröße, Farbe, Art und Menge des Bindemittels und infolgedessen abweichende Druckfestigkeit, Abnutzung, Bearbeitbarkeit und Wetterbeständigkeit unterscheiden, ist auch die Verwendungsart und -möglichkeit eine recht wechselnde. Grobkonglomeratische Arten sind unbrauchbar, gleichmäßig mittel- und feinkörnige bevorzugt. Von großer Bedeutung ist das Bindemittel. Kieselige (quarzitische) Sandsteine geben die höchsten Werte für Druckfestigkeit, die im ganzen zwischen 150 und 2200 schwankt, erleiden die geringste Abnutzung und sind am wetterbeständigsten, bei reichlicher Verkieselung aber auch am schwierigsten zu bearbeiten. Tonige und mergelige Sandsteine lassen sich besonders im bergfeuchten Zustande leicht behauen, bei feinem, gleichmäßigem Korn und angenehmer Farbe auch zu Bildhauerarbeiten verwenden; sie liefern die Hauptmenge aller gewonnenen Sandsteine. Bei reichlichem Bindemittel nehmen sie aber viel Wasser auf, lassen dann in ihrer Druckfestigkeit stark nach, zerfrieren auch leicht. Auch kalkige und dolomitische Sandsteine sind leicht bearbeitbar, werden aber durch schweflig- und schwefelsäurehaltige Rauchgase (besonders in Städten mit vorwiegender Braunkohlenfeuerung) bald stark angegriffen. Darauf ist z. B. die Zerstörung des am Kölner Dom viel verwendeten Schlaitdorfer Sandsteins zurückzuführen, aus dessen dolomitischem Zement sich Bittersalz und Gips bilden, die ein Abblättern des Gesteins bewirken. Eisenkiesgehalt im Sandstein führt zur Bildung von Brauneisen (Rostflecken), Eisenvitriol und Schwefelsäure, die dann weiter etwa vorhandenes karbonatisches Bindemittel angreift. Kohlereiche, graue oder schwärzliche Sandsteine bleichen, weil sich die organische Substanz an der Luft oxydiert. — Sandsteine werden aus den verschiedensten geologischen Formationen gewonnen. Präkambrische Sandsteine (z. B. der Gäflesandstein und der zu Mühlsteinen verarbeitete quarzitische Dalasandstein) und solche silurischen Alters werden in Schweden gebrochen. Aus dem Karbon (und Perm) stammen grünliche und graue Bausandsteine der Pfalz und der glimmerreiche Kohlesandstein von Flöha in Sachsen, der wegen seiner Feuerbeständigkeit zu Feuerungsanlagen verwendet wird. Reich an Steinbrüchen ist das Gebiet des Buntsandsteins, dessen mittlere (Hauptbuntsandstein) und obere Abteilung (der dickbankige Voltziensandstein) bei oft kieseligem Bindemittel gesuchte Werk- und Mauersteine von meist rötlicher Farbe liefern. Nordvogesen und die Pfalz (hier auch die als Flurplatten gebrauchten „Plattensandsteine“ des oberen Buntsandsteins), der ganze Ostrand des Schwarzwaldes, der rote „Mainsandstein“ des Vorspessart, der „Neckarsandstein“ zwischen Neckarelz und Heidelberg enthalten die Hauptbetriebe.

---

*) Siehe die Artikel „Karbonatgesteine“, „Salzlagerstätten“ und „Erzlagerstätten“.

Im Keuper sind besonders zwei Sandsteinhorizonte der mittleren Abteilung technisch wichtig: der graugelbe „Schilfsandstein" oder Stuttgarter Werkstein, den man u. a. in der Gegend von Maulbronn und Heilbronn gewinnt, und der weiße, sehr weiche „Stubensandstein" oder Tübinger Werkstein, beide wenig wetterbeständig. Einen Ruf hat der Keupersandstein Unterfrankens (Burgreppach) und der gelbe, zu Bildhauerarbeiten taugliche, feinkörnige Rhätsandstein an den Seebergen bei Gotha erworben. Der Jura liefert besonders in den Eisensandsteinen des Doggers aus Mittelfranken und der Oberpfalz, die Wealdenformation im Deistersandstein brauchbare Werksteine. Für die Kreideformation liegt das Hauptgewinnungsgebiet mit zahlreichen Brüchen im sächsischen Elbtale oberhalb Dresden. Den Betrieben kommt die durch drei Absonderungs- bezw. Kluftrichtungen bedingte quaderförmige Zerteilung der Felsmassen und der unmittelbar benachbarte billige Wasserweg zugute. Außer Werkstücken und Mauersteinen werden hier auch warmgelbe, feinkörnige Bildhauersandsteine gewonnen (Großcotta). Spärlicher sind die Brüche in dem anschließenden nordböhmischen und lausitzer Kreidegebiete verteilt (Gegend von Zittau). Weiter werden die gelblichen bis weißen Sandsteine des schlesischen Heuscheuergebirges, des Hilsgebirges und die grünlichen glaukonitischen Sandsteine der Gegend von Regensburg und Westfalens (Ruthen) gebrochen. Der „Karpathensandstein" des Wiener Waldes, dem Tertiär und der Kreide angehörig, gibt einen gesuchten Baustein. Während die Hauptmenge der Sandsteine zu Werkstücken und Mauersteinen benutzt wird, finden einige wenige Vorkommen auch andere Verwendung. Tertiäre kieselige (und etwas kalkhaltige) Sandsteine von Fontainebleau im Pariser Becken geben gute Pflastersteine. Als Mühlsteine sind die durch Basaltgänge etwas gehärteten, rauhen Kreidesandsteine von Jonsdorf bei Zittau in Sachsen unübertroffen. Schleifsteine werden mehrorts hergestellt. Sehr gleichmäßig feines Korn macht quarzitische Kulmsandsteine Oberfrankens und Molassesandsteine Oberbayerns zu Wetzsteinen geeignet. Hingewiesen sei auf den Abbau glaukonitreicher, mürber Sandsteine Nordwestdeutschlands zu Düngezwecken, kaolinhaltiger Sandsteine Thüringens zur Gewinnung des Kaolins, und der bleiglanzführenden Sandsteine von Commern in der Eifel des Erzes wegen.

G r a u w a c k e n geben außer Mauersteinen besonders Pflastersteine und Kleinschlag. Bestimmend für ihre Brauchbarkeit ist wie bei den Sandsteinen die Korngröße und namentlich die Art des Bindemittels. Kieselige (quarzitische) Grauwacken sind am festesten und wetterbeständigsten, kalkreiche Arten weniger geeignet, schieferige, sehr feinkörnige Gebilde wegen geringer Druckfestigkeit und Zähigkeit unbrauchbar. Nordsachsen und das Vogtland liefern Mauersteine und Schotter, der Harz außerdem behauene Pflastersteine (Wildemann mit einer Druckfestigkeit von 2500 und darüber), ebenso die quarzitische Grauwacke von Gommern bei Magdeburg (Druckfestigkeit 1150 bis 2880), das Rheinland, Schlesien (besonders im Regierungsbezirk Oppeln) und die Pfalz.

Die festen und sehr wetterbeständigen Q u a r z i t e sind allenthalben ein gesuchtes Schottermaterial. Reine, besonders eisenfreie Arten werden zur Glasfabrikation benutzt. Poröse Quarzite geben wegen ihrer Härte und rauhen Abnutzung Mühlsteine, wie namentlich die jungen Süßwasserquarzite des Pariser Beckens und Oberungarns. Sehr gleichmäßig feinkörnige und dichte Arten liefern Schleif- und Wetzsteine. Viel gebraucht werden Quarzite zur Herstellung feuerfester Steine. Reiner Quarz „wächst" in der Hitze. Um dies auszugleichen, verwendet man entweder Quarzite mit gewissen Beimengungen oder setzt diese künstlich zu. Die Dinassteine z. B. enthalten 1 bis 2% Kalkkarbonat; zu ihrer Herstellung gebrauchte man anfänglich den Quarzit vom Dinasfelsen in England, während jetzt hauptsächlich oligocäne Braunkohlenquarzite, die sogenannten Knollensteine, hierzu verwendet werden. Der zur Auskleidung von Bessemerbirnen gebrauchte Ganister ist gemahlener und mit wenig Ton versetzter Quarzit. — Wie Quarzite werden auch Quarzitschiefer hin und wieder als Schotter und Mauersteine benutzt, obwohl sie weniger druckfest sind.

Die harten und festen K i e s e l s c h i e f e r eignen sich wegen ihrer Sprödigkeit und glatten Abnutzung nicht zu Pflastersteinen, geben aber dauerhaften Schotter, auch Gleisbettungen. Vogtland und Ostthüringen, der Harz und Westfalen enthalten Bruchbetriebe. Zu gleichen Zwecken benutzt man auch die verwandten, weniger verbreiteten Adinole und Hornsteine.

Lose Anhäufungen von kieseligen Diatomeenschalen, die Diatomeenerde oder K i e s e l g u r, und ihre dünnschieferigen Verfestigungsprodukte, der P o l i e r s c h i e f e r (Tripel, Saugschiefer) verwendet man wegen des sehr gleichmäßig feinen und dabei harten Materials als Putz- und Poliermittel für Metalle, wegen ihrer großen Porosität als Wärmeschutzhüllen und zum Aufsaugen des Nitroglyzerins in der Dynamitfabrikation, auch zu Wasserfiltern. Nordböhmen (Franzensbad, Bilin), Lüneburger Heide, Habichtswald, Vogelsberg, Ungarn, die Vereinigten

Staaten Nordamerikas, Japan enthalten mächtige Lager.

Bekannt ist die Verwendung loser Sande und Kiese beim Wegebau, bei der Mörtelbereitung, zu Filterzwecken, als Schleifmaterial für weiche Gesteine. Reine Quarzsande braucht man in der Glasfabrikation, schwach tonige (sogenannte Formsande) zur Herstellung von Gußformen. — Hingewiesen sei auf die Ausbeutung der Seifen, das sind Sande mit Gehalt an Edelmetallen (Gold, Platin) oder Edelsteinen (Diamant, Rubin, Spinell) oder anderen nutzbaren Mineralien (Zinnstein, Monazit). Sie ermöglichen leichte Gewinnung der wertvollen Beimengungen, erschöpfen sich aber gewöhnlich bald.

Konglomerate und Breccien finden nur ausnahmsweise Verwendung, wie manche Nagelflue der Schweiz und manche Konglomerate des Alleghanygebirges als Mülsteine, Porphyrbreccien des Odenwaldes als Schotter, Vogtländische Diabasbreccien als Baustein.

Die Gewinnung von Tonschiefern und Phylliten zu Dachschiefern ist an dünnplattig und ebenflächig spaltende Gesteine von gleichmäßiger, dunkler Farbe gebunden. Eingelagerte Linsen und Knauern von Quarz, Eisenkies, Kalkspat sowie enge Faltung stören das Herauslösen ebener Platten, zu eng gescharte Vertikalklüfte den Abbau hinreichend großer Stücke. Die Wetterbeständigkeit wird beeinträchtigt durch einen Gehalt an feinverteiltem Kalkspat oder Eisenkies, die sich bald lösen oder zersetzen und den Schiefer mürbe und brüchig machen. Dichtes Gefüge wird gefordert, damit die Gesteine möglichst wenig Wasser aufnehmen, eine gewisse Zähigkeit, damit sie sich lochen lassen. Als die besten Schiefer gelten englische aus den Brüchen von Wales; auch liefern die belgischen und französischen Ardennen, Angers in Frankreich, viele Gebiete Deutschlands (Thüringen, Rheinland, Harz, Westfalen) gesuchte Dachschiefer, auch dickere Tisch- und Fußbodenplatten. — Als Tafelschiefer werden weichere und kohlereichere, schwarze Tonschiefer von gleichmäßig feinem Korn und ebenen Spaltflächen benutzt, die durchaus frei von untergeordneten Fältelungen sein müssen. Wales, Thüringen (Gräfenthal, Sonneberg), Ludwigstadt in Bayern, Elm in der Schweiz, Rouen, Lavagna bei Genua sind Hauptsitze der Industrie. — Bei den Griffelschiefern ermöglichen zwei einander in geringen Abständen durchsetzende Kluftrichtungen das Herausspalten langer stengeliger Stücke. Thüringen (Haasenthal) liefert die Hauptmenge. — Sehr kohlereiche, schwarze, feinerdige und milde Tonschiefer, sogenannte Zeichenschiefer, geben unmittelbar oder aus ihren Schlämmprodukten Schreib- und Zeichenstifte. Man gewinnt sie in Thüringen (Hasselbach, Saalfeld), Ludwigstadt in Bayern, Marvilla in Andalusien.

Manche Tonschiefer und verwandte Gesteine werden wegen eines Gehalts an nutzbaren Stoffen verarbeitet; so der bituminöse Kupferschiefer aus dem Mansfeldischen wegen seines Kupfer- und Silbergehaltes. Bitumenreiche Oelschiefer und Brandschiefer liefern bei der Destillation Paraffin, Schmieröl, und ähnliche Produkte, wie z. B. die im württembergischen Lias mehrorts (Boll) abgebauten Vorkommen, die 28 bis 36% Bitumen enthaltenden Mergelschiefer von Garmisch und Mittenwald in Oberbayern, die Brandschiefer von Oschatz in Sachsen, schwedische und nordamerikanische derartige Gesteine. — Die kohlereichen Alaunschiefer (Vitriolschiefer) verdanken ihren Alaungehalt einer reichlichen Beimengung von Eisenkies, bei dessen Zersetzung Eisenvitriol und wegen der dabei freiwerdenden Schwefelsäure Alaun entsteht; bei hinreichender Menge laugt man ihn aus.

Lose Tonmassen finden in der keramischen Industrie und im Bauwesen ausgedehnte Verwendung. Die reinste Art, der schneeweiße Kaolin, ist ein Umwandlungsprodukt verschiedener feldspatreicher Gesteine, besonders von Granit (Karlsbad, Aue im Erzgebirge, Limoges in Frankreich), von Quarzporphyr (Altenburg, Halle) oder dessen Pechstein (Meißen), auch von Liparit und Trachyt (Japan). Er liegt teils noch auf primärer, teils auf sekundärer Lagerstätte und enthält in beiden Fällen fast immer für das Brennen schädliche Beimengungen, die durch Schlämmen entfernt werden müssen. Das sind namentlich Quarzkörner, unzersetzte Feldspatreste, Glimmerschüppchen, Zirkonkriställchen u. dgl. Die Verwendung reinen Kaolins in der Porzellanindustrie ist bekannt. Minder reine Massen, mit Quarzsand, Glimmerschuppen, Kohlestäubchen, Kalk und anderen Substanzen gemengt, haben als Ton weite Verbreitung. Ihre Eigenschaft, mit Wasser befeuchtet plastisch zu werden, in der Glühhitze aber den Wassergehalt zu verlieren, harte, feste, feuer- und säurebeständige Massen zu liefern, bedingen die Verwendung zu Gefäßen, Leitungsröhren und feuerfestem Material. Beimengungen von Eisen, Alkalien und Kalk drücken den Schmelzpunkt herab und vermindern dadurch die Feuerbeständigkeit. Eine Zumischung von feinem Quarzsand, Graphit oder gepulverter Schamotte wirkt dem Schwinden und Rissigwerden beim Brennen entgegen. Tonlager sind besonders im Tertiär an vielen Orten reichlich vorhanden und haben den Anlaß zur Entstehung reger Tonwarenindustrie gegeben.

Auch das Diluvium und die jüngeren mesozoischen Formationen, seltener paläozoische Schichten enthalten brauchbare Tonlager. — Durch reichlichen Gehalt an Eisenkies, bei dessen Zersetzung sich Eisenvitriol und Alaun bilden, ist der Alaunton ausgezeichnet, den man wie Alaunschiefer auslaugt. — Die Verwendung des Lehmes, eines durch Quarzsand und Eisenoxyd, auch wohl durch Kalk und Glimmerschuppen stark verunreinigten Tones diluvialen und alluvialen Alters, der wie Ton im feuchten Zustande knetbar, aber nicht in so hohem Grade plastisch und wegen seiner Beimengungen weit weniger feuerbeständig ist, zur Herstellung von Ziegeln, Estrichfußböden, Lehmmauern und zu Formen für Metallguß ist allbekannt. — Auf der Eigenschaft, Fett und Oel begierig aufzusaugen, beruht die Verwendung der Walkerde, eines tonartigen Zersetzungsproduktes von Gabbro, in der Tuchindustrie. Roßwein in Sachsen und Riegersdorf in Schlesien sind die Hauptfundorte. Aehnliche, aber nicht an Gabbro gebundene Massen kommen an mehreren Orten im württembergischen Keuper, als „fullers earth“ auch im Jura von Kent und Bedfordshire vor.

Nicht Aluminiumhydrosilikat (wie im Ton), sondern Aluminiumhydroxyd gemischt mit Eisenoxyd liegt im Bauxit vor, dessen gelbliche, braune oder rote Massen zur Herstellung sehr feuerfester Schmelztiegel und Steine und zur Aluminiumgewinnung dienen. Die Hauptmenge stammt von Baux bei Arles, aus dem Vogelsberge, aus Kärnten, Kanada und den Vereinigten Staaten von Nordamerika (besonders aus einer Zone von Georgia bis Alabama).

Mächtigere Lager und Nester von Phosphorit, oft durch Einwirkung der Phosphorsäure benachbarter Schalsteine oder Diabase auf Kalkstein entstanden, werden zur Verwendung des Kalkphosphats als Düngemittel abgebaut und mit Schwefelsäure aufgeschlossen. Die Lagerstätten im Nassauischen (Staffel an der Lahn) sind so gut wie erschöpft, andere von Amberg in Bayern, in Nordfrankreich und Belgien, in Nordamerika (Florida), in Algier und die reichen Vorkommen von Tunis noch im Betriebe. Gleichem Zwecke dient der Sombrerit, ein durch Guanoabwässer in Phosphat umgewandelter Kalkstein der westindischen Insel Sombrero.

Flußspat, dessen Gänge früher mehr als heute als Zuschlag beim Erzschmelzen abgebaut wurden, wird jetzt hauptsächlich zur Darstellung von Flußsäure, gewisser Glasuren und des Milchglases gewonnen. Solche Gänge finden sich im südlichen Schwarzwalde, im Thüringerwalde, im Fichtelgebirge, im Bayerischen Walde, im Erz- und Riesengebirge und im Harz (vgl. den Artikel „Mineralien“, optisch wichtige Mineralien).

In der chemischen Industrie werden reine, weiße Vorkommen von Schwerspat (Baryt) zur Darstellung von Baryumpräparaten gebraucht. Bruchbetriebe bestehen in Gängen des Schwarzwaldes, Odenwaldes, Spessarts, des Rheinlandes, im Dillenburgischen, auch im Thüringerwalde.

Desgleichen benutzt man den Strontianit der 0,3 bis 3 m mächtigen Gänge der Umgegend von Münster in Westfalen zur Darstellung von Strontiumverbindungen und in der Zuckerfabrikation.

Von den zahlreichen Gipsvorkommen werden fast nur die reineren, namentlich die wasserklaren, spätigen Arten gewonnen und zu mannigfachen Zwecken gebraucht. Sie liefern durchsichtige Tafeln, die sich aber nicht als Ofenfenster eignen, weil sie schon bei 75° durch Wasserverlust trübe werden. Schwach gebrannt und gemahlen dient Gips, der das verlorene Wasser leicht wieder aufnimmt und dann bald erhärtet, zur Herstellung von Stuck, Figuren, Abgüssen und Formen, Wänden, Gipsverbänden, künstlichen Marmors. Auch als Zusatz bei Glasuren, zur Glas- und Porzellanmasse wird reiner Gips gebraucht, weniger reines Material als Düngemittel. — Die Alabaster (Marmor di Castellina) genannte feinkörnige Abart des Gipses verarbeitet man zu allerhand geschnitzten und gedrehten Gegenständen. Der Porphyrgips des Röt von Jena wird in Plattenform zu Innendekorationen verwendet.

C. Metamorphe Gesteine
(ausgenommen Karbonate und Eisenerze).

Im Kontaktbereiche von Tiefengesteinen erlangen sonst unbrauchbare Sedimente, z. B. weiche Tonschiefer, Grauwackeschiefer, oft dadurch technischen Wert, daß in der inneren Kontaktzone die Schieferung undeutlicher oder völlig verwischt wird und das feinklastische, weiche Gestein durch Umkristallisieren bedeutende Festigkeit, Härte und Wetterbeständigkeit erhält. Die zähen, Andalusit und Cordierit führenden Hornfelse aus Schieferkontakthöfen geben ein vorzügliches Schottermaterial; ebenso gewinnen die aus Grauwacken und Grauwackeschiefern entstandenen Quarzglimmerfelse große Verbandfestigkeit und eignen sich zur Verwendung als behauene Pflastersteine, Mauersteine und Schotter. Auch Gesteine der Fruchtschieferzone werden in großen Betrieben gewonnen (Theuma und Tirpersdorf im Erzgebirge) und zu Flurplatten, Grabsteinen, Wegesäulen, säurefesten Tischplatten und Bottichen, als Wandverkleidung, auch als Mauersteine verwendet.

Aus der Reihe der kristallinen Schiefer

sind dünnschieferige oder feinflaserige und glimmerreiche Gesteine bei höheren Anforderungen unbrauchbar, weil diese Eigenschaften die Druck- und Verbandfestigkeit sowie die Politurfähigkeit stark vermindern und das Wasseraufnahmevermögen und die Gefahr des Zerfrierens erhöhen.

So werden von Gneisen nur die schwachflaserigen, granitähnlichen und nicht zu glimmerreichen Arten als Werk- und Dekorationssteine benutzt, minder gute Vorkommen für den lokalen Bedarf auch als Mauersteine und Schotter verwendet. Schwedische Gneise zeichnen sich (wie die Granite) zum Teil durch lebhaft rote (grobkörnige Augengneise von Bohuslän und Halland) oder grüne Farbe aus, wie der Pyroxengneis von Warberg („Warberggranit"). — Glimmerarmut, feines Korn und festes Gefüge machen manche, besonders fast richtungslos struierte Granulite zu gesuchten Bau-, Pflaster- und Schottersteinen, namentlich die schwarzen Pyroxengranulite des sächsischen Mittelgebirges mit ihrer 1600 übersteigenden Druckfestigkeit sind bevorzugt.

Hornblendeschiefer und Amphibolite werden hin und wieder als Schotter, seltener als Bausteine gewonnen. — Den Nephrit, ein grünes, aus dicht verfilzten, feinen Strahlsteinnädelchen bestehendes Gestein, verarbeitete man früher wegen seiner außerordentlichen Zähigkeit viel zu Steinbeilen. Jetzt fertigt man aus ihm, da er auch gute Politur annimmt, im Orient Säbelgriffe, Becher, Schalen, Amulette, Siegelsteine u. dgl. Bis vor kurzem anstehend nur im turkestanischen Karakaschtale, im Sajangebirge südlich von Irkutsk, in den chinesischen Provinzen Kansu und Yunnan, von der Westküste der Südinsel Neuseelands, aus Alaska, Britisch-Kolumbien und der brasilianischen Provinz Bahia, in Europa lediglich als schmale Adern zu Jordansmühl und Reichenstein in Schlesien bekannt und als loses Geröll mehrorts in Sibirien und einigen Alpenflüssen, auch im norddeutschen Schwemmlande angetroffen, ist Nephrit in den letzten Jahren, nachdem seine Bildungsbedingungen in Gabbro-Serpentingebieten bekannt waren, an nicht wenigen Orten anstehend gefunden worden: bei Sestri Levante, im Harz (Harzburg), in Graubünden (Oberhallstein), im Fichtelgebirge.

Aehnliche Verwendung fand und findet noch der weißliche bis apfelgrüne Jadeit, ein dichtes und zähes Aggregat von Natrium-Aluminiumpyroxen, das anstehend in Birma, in Piemont und Ligurien bekannt ist.

Granatfelse besonders des sächsischen Mittelgebirges werden in geringem Umfange zur Verarbeitung auf Schleifmaterial gewonnen. Dies geschieht auch mit Eklogit, den man seiner schönen Farbe wegen (roter Granat und grasgrüner Pyroxen sind die Gemengteile) auch zu Platten verschliffen hat; doch ist das Gestein schwer zu bearbeiten und nur selten in größeren Blöcken zu gewinnen (Gegend von Münchberg im Fichtelgebirge; Norwegen). — Chloritschiefer erlangen nur ausnahmsweise genügende Druckfestigkeit (zu Einsiedel bei Chemnitz z. B. 1048) und werden dann als Mauersteine gebrochen.

Vielseitige Verwendung finden dagegen Serpentine. Gefällige dunkle Farben oder Farbenzeichnung, die Weichheit, die ein leichtes Schneiden und Bearbeiten auf der Drehbank gestattet, verbunden mit Politurfähigkeit machen das Gestein zur Herstellung geschliffener und polierter Platten und allerlei geschnittener und gedrehter Gegenstände (Schalen, Vasen u. dgl.) geeignet. Sowohl Bronzit- als auch Granatserpentin wird hierzu verwendet, letzterer nur dann, wenn die Granate in weiche chloritische Aggregate umgewandelt sind. Hauptsitze der Industrie sind seit langem Zöblitz und Waldheim in Sachsen, Epinal in den Vogesen. Als Dekorationsstein wird er besonders im Innern von Gebäuden gebraucht. Schönfarbige Arten liefert besonders Oberitalien, bekannt als Verde di Susa (Florenz), Verde di Prato und Verde di mare (Genua); Verde di Genova und Verde di Pegli sind Serpentinbreccien. Aus Korsika stammt der Verde stella (Vert de mer), aus Griechenland die Serpentinbreccie von Larissa („Thessalischer Marmor"). Wegen seiner Feuerbeständigkeit benutzt man Serpentin bisweilen zu Ofengestellen, Herd- und Brandmauern. Seine Weichheit und geringe Druckfestigkeit (750 bei dem Zöblitzer Gestein) machen ihn als Baustein und Schotter ungeeignet.

Der feinfaserige Serpentinasbest (Chrysotil) und der säurebeständige Hornblendeasbest (Amiant) werden wegen ihrer Feuerbeständigkeit und schlechten Wärmeleitung als Wandausfüllung feuersicherer Kassen, Umhüllung von Dampfrohren, zu unverbrennlichen Geweben (Feuerwehrhandschuhe, Bühnendekorationen) und Asbestpappe gebraucht. Die Hauptgewinnung findet in Kanada und Oberitalien statt

Den weichen und dabei wetterfesten Topfstein, ein Gemenge von Talk und Chlorit, verwendet man zu Ornamenten und Skulpturen, seiner Feuerbeständigkeit wegen auch zu Schmelztiegeln und Feuerungsanlagen. Brüche liegen in der Gegend von Handöl in Jemtland.

Smirgel, hauptsächlich aus Korundkörnchen bestehend, wird zur Verwendung als Schleif- und Poliermittel besonders auf den Inseln Naxos und Samos, bei Magnesia in Kleinasien und zu Chester in Massachusetts gewonnen.

III. Makroskopische und mikroskopische Kennzeichnung der wichtigsten Gesteine (mit Ausschluß der Karbonat- und Salzgesteine)*).

1. Eruptivgesteine.

Granit.

Granite sind hellfarbige, grob- bis feinkörnige Gesteine, die als wesentliche und mit bloßem Auge erkennbare Gemengteile Feldspat, Quarz und Glimmer oder auch statt oder neben diesem Amphibol oder seltener Pyroxen enthalten. Akzessorisch führen alle geringe Mengen mikroskopisch kleiner Kriställchen von Apatit und Zirkon, meist auch Eisenerz, in manchen Arten Titanit, Orthit, Monazit, Turmalin, Topas, Flußspat, Cordierit (Pinit) u. a.

Unter den Gemengteilen herrscht quantitativ der Feldspat vor, der auch durch seine weiße oder rote, bei Verwitterung gelbliche Farbe die Gesamtfärbung des Gesteins bestimmt. Von manchen Alkaligraniten abgesehen, kommen Kali- und Kalknatronfeldspat nebeneinander vor. Der Kalifeldspat, bald Orthoklas, bald gegitterter Mikroklin, die beide bisweilen (in Alkaligraniten meist) perthitisch ausgebildet sind, kommt in dicktafeligen, häufig nach dem Karlsbader Gesetz verzwillingten Kristallen vor. Der Plagioklas ist Oligoklas bis Andesin, in Alkaligraniten auch Albit, in der Regel mit zahlreichen Zwillingslamellen nach dem Albitgesetz versehen und wie Orthoklas durch Umwandlung in Serizit oder Kaolin mehr oder weniger getrübt. Beide Feldspate verwachsen bisweilen in paralleler Stellung miteinander, wobei Plagioklas meist den Kern, seltener (wie u. a. im Rapakiwi) die äußere Hülle bildet. Die Menge des Plagioklases nimmt mit der der dunklen Gemengteile, besonders mit dem Eintreten von Hornblende, zu und vermittelt dadurch Übergänge in Quarzdiorite; in typischen Alkaligraniten fehlt er ganz. — Der Quarz bildet als zuletzt festgewordener Gemengteil unregelmäßig begrenzte Körner von rauchgrauer, seltener bläulicher oder roter Farbe; nur in quarzreichen, besonders Zweiglimmergraniten, macht sich eine Neigung zur Ausbildung roh doppelpyramidenförmiger Individuen bemerkbar. Die im Dünnschliffe wasserklaren Quarzschnitte lassen allerlei mikroskopische Einschlüsse besonders deutlich erkennen, vor allem Züge von Flüssigkeitseinschlüssen, Apatitnädelchen, Zirkonkriställchen. — Der Glimmer ist meist braunschwarzer Biotit mit starkem Pleochroismus und sehr kleinem Achsenwinkel. Um eingeschlossene Zirkone zeigen sich dunkle, pleochroitische Höfe. Die Umwandlung erfolgt meist in Chlorit unter Abscheidung des Titansäuregehalts als Rutil oder Titanit, oder der Biotit bleicht, wird erst tombakbraun, dann muscovitähnlich silberweiß. Neben Biotit, nie neben Hornblende oder Augit, findet sich in manchen Graniten Muscovit in selbständigen Schuppen oder paralell mit Biotit verwachsen. Ein hellblonder, eisenhaltiger Lithiumglimmer ist Graniten mit Gehalt an Turmalin, Topas und gewöhnlich auch Zinnstein eigen. Von Amphibolen findet sich in Kalk-Alkaligraniten gemeine grüne Hornblende in kurzen, gewöhnlich nur in der Vertikalzone von Kristallflächen begrenzten Prismen, die sich häufiger in Epidot als in Chlorit umwandeln; in Alkaligraniten sitzt Riebeckit oder Arfvedsonit. Unter den im ganzen wenig verbreiteten Pyroxenen ist farbloser bis blaßgrünlicher Diopsid am häufigsten, Hypersthen auf eine bestimmte Gruppe beschränkt, der saftgrüne Aegirin nur in Alkaligraniten zu treffen. — Die kleinen, farblosen Nädelchen des Apatits durchspießen alle Hauptgemengteile und nehmen im allgemeinen mit wachsender Basizität des Gesteins an Menge zu. Auch die gedrungenen, stark licht- und doppelbrechenden Prismen des Zirkons liegen in allen anderen wesentlichen Gemengteilen. Von Eisenerzen kommen Magnetit, seltener Titaneisenerz, gelegentlich auch Pyrit oder Magnetkies vor, alle nur vereinzelt.

Das Mengenverhältnis der genannten Mineralien, namentlich der wesentlichen Gemengteile, ist nicht nur in den verschiedenen Granitarten und -vorkommen, sondern auch in einem und demselben Granitkörper ziemlich großen Schwankungen unterworfen. Im allgemeinen wiegen die hellen Mineralien (Feldspate und Quarz) stark vor, so daß die farbigen Gemengteile z. B. in muscovitführenden und Lithionitgraniten nur wenige Prozente betragen. In Hornblende- und Diopsidgraniten können sie bis zur Hälfte der Gesteinsmasse ansteigen. Innerhalb größerer Granitkörper wird häufig ein Gegensatz zwischen Mittel- und Randpartie beobachtet derart, daß letztere gewöhnlich dunkler und basischer ist, auch wohl durch Aufnahme neuer mit oder ohne Ausfallen alter Gemengteile nicht nur in andere Granitarten, sondern in andere Gesteine übergeht (nicht selten in Diorit oder Syenit). Außerdem durchziehen frühzeitige Anreicherungen dunkler Gemengteile als basische Schlieren und Putzen (nicht zu verwechseln mit fremden, oft stark umgearbeiteten Gesteinsbruchstücken) den Granit.

Die Struktur normaler Granite ist die für Tiefengesteine charakteristische hypidiomorph-körnige, wobei zuerst Akzessorien, dann die dunklen Gemengteile, darauf Feldspate und zuletzt Quarz ausgeschieden wurden (* Fig. 1). Gleichmäßig und

*) Siehe die Artikel „Karbonatgesteine“ und „Salzlagerstätten“.

*) Sämtliche Figuren aus Reinisch: Petrographisches Praktikum II.

richtungslos körniges Gefüge ist die Regel, porphyrartige Struktur mit großen Individuen von Kalifeldspat, selten von Quarz, ebenso wie primäre Parallelstruktur meist auf die Randpartien beschränkt, Kugelbildung mehrorts bekannt. Eine feindrusige, miarolitische Struktur



Fig. 1. Biotitgranit. Pulsnitz, Sachsen. Quarz hell, Feldspate trübe, Biotit schraffiert. Vergrößerung 15.

wird öfter durch Ausfüllung der Hohlräume mit Quarz, Muscovit oder, wie in den sogenannten Kalkgraniten, durch Kalkspat verdeckt. Alle diese Strukturen verwischen sich teilweise oder vollständig, wenn der Granit im Gebirgsdruck, z. B. längs großer Verwerfungen, kataklastisch deformiert wird. Das Gestein zerfällt dann in polyedrische Klötzchen, die Quarze zeigen undulöse Auslöschung und Trümmerränder (Mörtelstruktur), die Glimmer Stauchung unter Chloritbildung aus Biotit und Abscheidung des Titangehalts als Rutil, die Feldspate Biegung und Zertrümmerung unter reichlicher Serizitbildung. Die feinkörnigen Trümmeraggregate und die Serizitmenge erleichtern das Gleiten der zerdrückten Massen und ihre Streckung zu serizitgneis- und serizitschieferartigen Gesteinen oder zu äußerlich tonschieferähnlichen Produkten, denen jeder Anklang an den früheren Granit abgeht.

Syenit.

Syenite sind grob- bis feinkörnige Gesteine von roter, weißlicher oder seltener (Laurvikit) blaugrauer Farbe, die makroskopisch als wesentliche Gemengteile Feldspate und Hornblende oder Biotit oder Pyroxen erkennen lassen. Von akzessorischen Mineralien sind Titanit und Apatit immer, etwas Eisenerz und Zirkon meist, Quarz nicht selten vorhanden, aber mit Ausnahme des Titanits gewöhnlich mikroskopisch klein.

Die Feldspate gehören vorwiegend (in manchen Alkalisyeniten ausschließlich) dem Alkalifeldspat an. Weißer oder roter Orthoklas von denselben Eigenschaften wie im Granit herrscht vor, Mikroklin ist weit seltener; Perthit und Anorthoklas, z. T. als Rhombenfeldspat ausgebildet und labradorisierend, gewinnen in Alkalisyeniten große Verbreitung. Der Plagioklas, meist Oligoklas oder Andesin, in Pyroxensyeniten zuweilen Labrador, gleicht ebenfalls dem der Granite. Die Amphibole sind in gewöhnlichen Syeniten durch gemeine grüne Hornblende vertreten, die sich gern in Epidot umsetzt, in Alkalisyeniten durch braunen Barkevikit oder grünlichblauen Arfvedsonit. Von Pyroxenen ist farbloser bis blaßgrüner Diopsid am verbreitetsten, bisweilen begleitet von Hypersthen; in Alkalisyeniten findet sich grüner Aegirin oder Aegirinaugit selbständig oder als Rinden um Diopsid. Der Biotit (Muscovit kommt nicht vor) gleicht dem der Granite, ebenso der Quarz. Titanit zeigt verschiedene Ausbildung; in Kalk-Alkalisyeniten sind seine diamantglänzenden Kriställchen schwarzbraun im Handstück, bräunlichgelb im Dünnschliff, in Alkalisyeniten honiggelb bezw. hellgelblichgrau, in beiden Fällen nicht selten verzwillingt.

Die Struktur der Syenite ist die hypidiomorph-körnige (Fig. 2). Neben richtungs-



Fig. 2. Hornblendesyenit. Meißen. Feldspat trübe, Hornblende dunkel, in der Mitte Titanit. Vergrößerung 15.

losen Arten sind primär parallelstruierte mit gleichgerichteten Feldspattäfelchen oder -rhomben häufiger als bei Granit, porphyrartige seltener, Kugelbildungen nicht bekannt.

Wie bei den Graniten finden sich auch hier Schwankungen im Mengenverhältnis der Mineralien, Bildung von Schlieren und Randfazies sowie Uebergänge in andere Gesteine, besonders in Granite, selten in Diorit.

Diorit.

Diorite sind grünliche oder weiß und grünschwarz gefleckte Gesteine, die als wesentliche Gemengteile dem bloßen Auge Plagioklas und Hornblende oder Biotit oder Pyroxen (Diopsid, Hypersthen), in manchen Arten auch

Quarz zeigen; dazu kommen im Dünnschliffe als akzessorische Mineralien Apatit, Eisenerze, Zirkon, bisweilen Titanit.

Der weiße oder grünliche, vielfach verzwillingte Plagioklas gehört Mischungen vom Oligoklas bis zum Labrador an; die sauren Glieder finden sich besonders in quarz- oder biotitführenden, die basischen in pyroxenhaltigen Arten. Die gemeine, grüne, seltener braune Hornblende, aus welcher oft Epidot entsteht, der braune Biotit und der immer allotriomorphe Quarz zeigen keine Abweichungen von der Ausbildung in Graniten oder Syeniten, auch Diopsid tritt in denselben farblosen bis blaßgrünen Körnern oder kurzen Säulchen, Hypersthen (gern mit Biotit vergesellschaftet) in pleochroitischen Prismen auf. Ebenso schwankt das Mengenverhältnis dieser Mineralien; im allgemeinen überwiegen in Quarzglimmerdioriten die hellen, in pyroxenführenden Arten die dunklen Gemengteile, Hornblendediorite haben eine Mittelstellung. Schlierenbildung ist häufig. Uebergänge erfolgen besonders durch die Granodiorite mit ihrem Orthoklasgehalt nach Graniten hin, seltener in Syenit, auch in Norite.

Die Struktur ist hypidiomorph-körnig, die Ausscheidungsfolge (Akzessorien, dunkle, dann helle Gemengteile) bei Glimmer- und Hornblendedioriten schärfer ausgeprägt als bei basischen Augitdioriten, wo die Bildungsperioden von Augit und Plagioklas weit übereinandergreifen und dadurch Anklänge an die Struktur der Gabbrogesteine zuwege kommen. Richtungslose Gesteine von mittlerem bis feinem Korn herrschen vor, porphyrartige, parallelstruierte und Kugeldiorite sind selten.

Gabbrogesteine.

Die Gabbrofamilie umfaßt grob- bis feinkörnige, dunkle Gesteine, die als wesentliche Gemengteile außer basischem Plagioklas noch Diallag (im Gabbro) oder rhombischen Pyroxen (im Norit) oder beide enthalten; das Hinzutreten von Olivin bedingt Unterabteilungen. Von Nebengemengteilen kommen Biotit, braune Hornblende, seltener Quarz, bisweilen so reichlich vor, daß Gesteinsabarten entstehen. Apatit und titanreiches Eisenerz ist immer, Magnetkies oft zugegen.

Der leistenförmige Plagioklas (Labrador bis Anorthit), weiß, bläulichgrau, nie rot, zeigt im Dünnschliff meist eine charakteristische bräunliche oder graue Bestäubung und eine gleichzeitige Zwillingsbildung nach dem Albit- und Periklingesetz. Reich an mikroskopischen, blatt- oder stäbchenförmigen Einlagerungen ist auch der bräunliche oder ölgrüne, stets allotriomorphe Diallag und der gewöhnlich eisenarme, schwach pleochroitische Hypersthen. Verbreitet ist eine Umwandlung des Diallags in grüne Hornblende (Uralit oder Smaragdit), oft begleitet von Saussuritbildung aus dem Feldspat. Wo Olivin auftritt, bildet er unregelmäßige Körner, die an den Berührungsstellen mit Plagioklas (nicht mit Pyroxen) einen aus lichtgefärbten Amphibolstengelchen bestehenden Reaktionsrand entwickeln (Fig. 3).

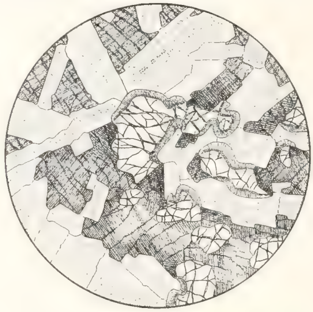


Fig. 3. Olivingabbro. Oelme, Schweden. Diallag dunkel, Plagioklas staubig, Olivin hell, zum Teil mit Hornblendesaum. Vergrößerung 15.

Nicht selten liegen im Olivin kleine Oktaeder von Chromspinell, mitunter auch massenhaft winzige, staub- oder nadelförmige Interpositionen eines unbekannten Minerals.

Die Struktur ist gröber oder feiner hypidiomorph-körnig. Während aber bei dem Norit die normale Ausscheidungsfolge (erst dunkle, dann helle Gemengteile) noch innegehalten wird, wenn auch mit weit übereinandergreifenden Bildungsperioden, kehrt sich das Verhältnis in dem so häufig ophitisch struierten Gabbro (und Hyperit) um. Außer den vorherrschenden richtungslos körnigen kommen auch gebänderte Gabbrogesteine vor, in welchen pyroxenreiche mit plagioklasreichen Lagen abwechseln.

Schwankungen im Mineralbestande sind bei Gabbrogesteinen häufig und so weitgehend, daß eine Anzahl besonderer, geologisch mit ihnen verbundener Felsarten zustande kommt. Durch Ausfallen des Pyroxens aus Olivingabbro oder Olivinnorit entsteht der weiße, dunkelgrüngefleckte Forellenstein oder Troktolith, welcher wesentlich nur allotriomorphen basischen Plagioklas und mehr oder weniger serpentinisierten Olivin enthält. Verliert sich auch noch der Olivin, dann resultieren helle Labradorfelse oder Anorthosite[1]). Andererseits bilden sich durch Ausfallen des Plagioklases feldspatfreie, dunkle Gesteine heraus. Sie enthalten entweder, wie in den Peridotiten, wesentlich Olivin rein (Dunit) oder mit großen, schillernden Enstatitindivi-

[1]) Andere, weiter verbreitete Anorthosite stehen mit Hypersthengranit in geologischem Verbande.

duen (Harzburgit) oder mit Diallag (Wehrlit) oder Diopsid und rhombischem Pyroxen (Lherzolith) oder Amphibol (Amphibolperidotit); oder sie führen, wie in den Pyroxeniten hauptsächlich Pyroxen, selten weit vorwiegend Hornblende (Hornblendite) oder schwarze Eisenerze (Magnetitfels, Ilmenitfels).

Ganggesteine.

Die so weit verbreiteten Granitporphyre sind holokristallin-porphyrische Gesteine von grauer, roter oder bräunlicher Farbe mit Einsprenglingen von Kalifeldspat, Plagioklas, Quarz und Glimmer, seltener von Pyroxen, in einer nicht völlig dichten Grundmasse, die wesentlich aus Feldspat und Quarz bei geringer Beteiligung farbiger Gemengteile besteht; akzessorisch finden sich Apatit, Zirkon und spärlich Eisenerze. Unter den Feldspateinsprenglingen ist Orthoklas und saurer Plagioklas vertreten. Die dihexaedrischen Quarze führen neben Flüssigkeits- auch wohl Glaseinschlüsse und sind magmatisch korrodiert, die braunen, idiomorphen Täfelchen des Biotits (Muscovit ist nur selten vorhanden) ohne Resorptionsrand, Enstatit und Bronzit gern in bastitische Faseraggregate umgewandelt.

In der Grundmasse sind die stark vorherrschenden Feldspate (meist Orthoklas) und Quarz mikrogranitisch oder mikropegmatitisch oder poikilitisch verwachsen; hin und wieder liegen kleine Biotitschuppen eingestreut.

Unter den hellen Ganggesteinen sind Granitaplite am häufigsten, hellgraue bis rötliche, feinkörnige Gesteine von panidiomorph-körniger Struktur, welche fast nur aus Kalifeldspat (Orthoklas oder Mikroklin), etwas Oligoklas und Quarz bestehen, der hier dem Feldspat gegenüber selbständigere Formentwickelung zeigt als im Granit (Fig. 4). Gewöhnlich kommt noch spärlicher Muscovit, vereinzelt etwas Biotit, akzessorisch Apatit, Zirkon, bisweilen Turmalin hinzu.

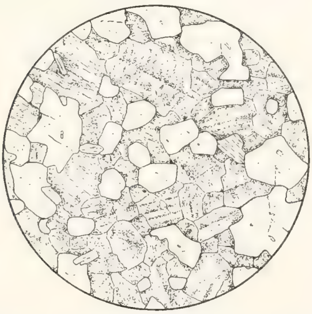


Fig. 4. Granitaplit. Warnsdorf, Böhmen. Quarz hell, Feldspat trübe. Vergrößerung 15.

Bei den Lamprophyren lassen sich Minette und Kersantit im Handstück nicht immer sicher unterscheiden. Beide sind dunkelgraue bis schwarze Gesteine, die in feinkörniger Grundmasse glänzende Einsprenglinge von Biotit führen. Im Dünnschliffe zeigen beide in der panidiomorphkörnigen Grundmasse trübe Feldspate, Biotitschuppen, oft auch größere Diopside (meist in Chlorit und Calcit umgewandelt), bisweilen Olivin (durch Calcit verdrängt oder von spießiger Hornblende ersetzt), dazu reichlich Apatit und etwas Eisenerz. Aber der Feldspat ist in der Minette fast ausschließlich Orthoklas, im Kersantit Plagioklas.

Quarzporphyr und Liparit.

Quarzporphyre sind altvulkanische, graue oder braune, selten schwarze Ergußgesteine, die in dichter Grundmasse Einsprenglinge von Orthoklas und Plagioklas, Quarz, etwas Biotit, in einer Art auch Pyroxen führen. Dabei sind die roten oder gelblichen Einsprenglinge von Orthoklas und Oligoklas (in Pyroxenquarzporphyren auch Labrador) ebenso wie die oft korrodierten und mit Glaseinschlüssen versehenen Quarze (Fig. 5) bald zahlreich und groß,



Fig. 5. Quarzporphyr. Eggental, Tirol. Einsprenglinge von korrodiertem Quarz (hell), Feldspat (trübe) und Biotit (dunkel) in Quarz-Feldspatgrundmasse. Vergrößerung 15.

bald klein und nur spärlich vorhanden, die gewöhnlich stark resorbierten Täfelchen des braunen Biotits nur in geringer Menge zugegen, die Pyroxene (Diopsid und Enstatit bis Bronzit) teilweise in bastitische Faseraggregate umgewandelt. Recht wechselnd ist die Struktur der hauptsächlich aus Quarz und Feldspat aufgebauten Grundmasse; neben holokristalliner (mikrogranitischer, -pegmatitischer oder -poikilitischer) kommt hypokristalline Ausbildung vor, die durch wachsende Menge des Glases zur vitrophyrischen der Porphyrpechsteine hinüberführt. Verbreitet ist die Umwandlung glasiger Grundmasse in Mikrofelsit. Fluidale und

sphärolithische Struktur ist gewöhnlich schon im Handstück zu erkennen, blasiges oder poröses Gefüge (z. B. in den sogenannten Mühlsteinporphyren) verhältnismäßig selten.

In den jungvulkanischen Lipariten (Rhyolithen) ist der Kalifeldspat wasserklarer Sanidin, die Zusammensetzung sonst wie bei Quarzporphyr, das Gestein aber frischer, hypokristalline Struktur häufiger, graue oder grünlichgraue Farbe vorherrschend. Auch glasige Ausbildung ist häufiger. Die meist dunkelgrauen bis schwarzen liparitischen Obsidiane zeigen dem bloßen Auge in ihrer muschelig brechenden Masse entweder gar keine oder nur vereinzelte Einsprenglinge von Feldspat, seltener von Quarz, manchmal sphärolithische Kügelchen; im Dünnschliffe gewahrt man meist eine Unzahl winziger, durchsichtiger Nädelchen oder opaker Trichite von verschiedener Gestalt und Aggregierung, gern zu fluidalen Zügen geordnet. — Die weißen oder hellgrauen Liparitbimsteine haben öfter langfaseriges Gefüge und Seidenglanz als rundblasig schaumigen Habitus, die Glasfäden langgezogene Gasporen, auch wohl Sanidin- und Diopsidkriställchen eingeschlossen.

Trachyt.

Trachyte sind hellgraue oder rötliche, junge Ergußgesteine mit Einsprenglingen von Sanidin, meist auch Plagioklas, dazu spärlicher Biotit oder Amphibol oder Pyroxen in einer dichten, sich gewöhnlich rauh anfühlenden Grundmasse. Die großen, oft einschlußreichen Sanidine zeigen bald tafelige, bald stabförmige Ausbildung, ebenso die Plagioklase, die in Biotit- und Hornblendetrachyt dem Oligoklas bis Andesin, in basischen Augittrachyten auch dem Labrador angehören. Biotiteinsprenglinge und die Säulchen der braunen Hornblende erweisen sich im Schliffe oft stark resorbiert, nicht die in vielfach durchbrochenen oder zerlappten Individuen auftretenden Natronamphibole (Arfvedsonit, Katophorit, Aenigmatit) der Alkalitrachyte. Von Pyroxenen kommt am häufigsten blaßgrüner Diopsid vor, seltener Hypersthen, in Alkalitrachyten zum Teil Aegirin. Die Grundmasse vieler Trachyte ist ein ausgezeichnet fluidales Gewebe von Sanidinleistchen (Fig. 6) mit eingestreuten spärlichen dunklen Gemengteilen (trachytische Struktur). Akzessorisch kommen Apatit und Eisenerz, gelegentlich wenig Zirkon, Titanit, Quarzkitt, Tridymit in wasserhellen, dachziegelähnlich gruppierten Schuppen, in manchen Alkalitrachyten Sodalith vor. — Trachytische Obsidiane und Bimssteine sind oft nur durch Analyse oder ihre geologischen Verbandverhältnisse von liparitischen zu unterscheiden.



Fig. 6. Sodalith-Trachyt-Ischia. Sanidineinsprengling in fluidaler Grundmasse aus Sanidinleistchen. Vergrößerung 25.

Phonolith.

Diese grünlichgrauen bis lederbraunen, oft dünnplattig spaltenden jungen Ergußgesteine enthalten als wesentliche Gemengteile Sanidin (resp. Anorthoklas), Nephelin, in manchen Arten Leucit, immer Aegirin oder Aegirinaugit, die sämtlich (Nephelin und Aegirin selten) als Einsprenglinge auftreten. Von akzessorischen Gemengteilen fehlt Apatit und honiggelber, im Schliffe grauer Titanit wohl nie, Hauyn selten; gelegentlich findet sich ein arfvedsonitartiger Amphibol in makroskopischen Säulchen, in Leucitophyren gern Melanit. Die Grundmasse ist in Nephelinphonolithen bald reich an Nephelin in kurzen, sechsseitigen Prismen (Fig. 7) und dann im Handstück

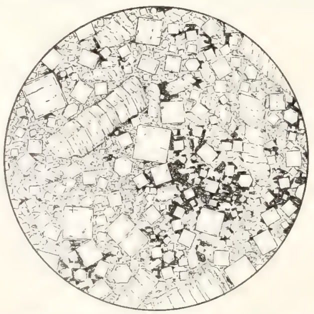


Fig. 7. Nephelin-Phonolith. Brüx, Böhmen. Rechtecke von Nephelin, lange Schnitte von Sanidin, Aegirin dunkel. Vergrößerung 35.

schwach fettglänzend, bald reich an fluidalen Sanidin- oder Anorthoklastäfelchen bei nur spurenhaftem, allotriomorphem Nephelin, dann im Stück etwas schimmernd, und führt in beiden Fällen Aegirin als kleine Säulchen oder garbenförmige Büschel oder allotrio-

morphe Partien. In Leucitophyren tritt Leucit hinzu. Weitverbreitet sind zeolithische Neubildungen (besonders Natrolith aus Nephelin und unter Kalkabscheidung auch aus Haüyn; Analcim aus Leucit), ebenso die Bildung einer charakteristischen weißen Verwitterungsrinde am Gestein.

Porphyrit und Andesit.

Porphyrite sind altvulkanische, Andesite junge Ergußgesteine, die wesentlich aus Plagioklas und Biotit oder Hornblende oder Pyroxen bestehen, zu welchen in manchen Arten noch Quarz kommt. Biotit- und hornblendehaltige Glieder haben mehr graue oder braune, die pyroxenreichen dunkle bis schwarze Farbe. Alle Hauptgemengteile bilden Einsprenglinge, gewöhnlich in der Kombination von Plagioklas mit einem dunklen Mineral. Diese großen Plagioklase (Andesin bis Labrador) zeigen im Dünnschliffe nicht selten zahlreiche Glaseinschlüsse oder ein Glasgeäder; Biotit und die braune Hornblende sind, wie in Ergußgesteinen üblich, oft stark resorbiert, die Pyroxene Diopsid oder rhombische Pyroxene von verschiedenem Eisengehalt, selten gemeiner Augit. Die Grundmasse ist bald holokristallin, aus vorwaltendem Plagioklas, wenig dunklen Gemengteilen (nie Hypersthen) und oft etwas Quarzkitt in körnigem Gemenge aufgebaut, bald hypokristallin und dann gern pilotaxitisch oder bei größerem Glasreichtum hyalopilitisch aufgebaut (Pyroxenandesite). Akzessorisch finden sich Apatit und titanhaltiger Magnetit wohl immer, etwas Orthoklas oft in quarzführenden Arten, besonders in Daziten.

Quarzfreie Andesite und Dazite unterliegen durch Thermalwirkungen vielorts einer Propylitisierung, wobei aus den dunklen Gemengteilen grüne Mineralien, besonders Chlorit und uralitische Hornblende (auch Epidot) gebildet und die Gesteine gewöhnlich mit sulfidischen Erzen imprägniert werden.

Basalt, Melaphyr, Diabas.

Basalte sind dunkelgraue bis schwarze, junge Ergußgesteine, die immer ein Pyroxenmineral (gemeinen oder Titanaugit, selten Diopsid mit Rändern von Aegirinaugit) und reichlich titanhaltigen Magnetit oder Titaneisen enthalten. Dazu kommen je nach der Basaltart einzeln oder zu mehreren vergesellschaftet basischer Plagioklas (Labrador bis Anorthit). Nephelin meist als Fülle, Leucit gewöhnlich mit Kornkränzchen, oder Melilith, oder helle Gemengteile fehlen ganz und Glas von meist brauner Farbe tritt reichlich auf. Weitere Unterschiede entstehen durch das Hinzutreten oder Fehlen von wesentlichem Olivin. Besonders Olivin und Augit, oft Leucit, seltener Plagioklas bilden in den porphyrischen Arten makroskopische Einsprenglinge. Alle genannten Mineralien, am wenigsten Olivin, dazu oft Glas, beteiligen sich auch am Aufbau der Grundmasse, die bei plagioklasreichen Arten bisweilen fluidal (Fig. 8) oder



Fig. 8. Plagioklas-Basalt. Frickhofen, Westerwald. Kleine Einsprenglinge von Augit (schraffiert) und Olivin (hell) in einer Grundmasse aus Plagioklas, Augit, Magnetit. Vergrößerung 20.

intersertal, sonst regellos körnig, bald holo-, bald hypokristallin ausgebildet ist. Akzessorisch ist Apatit reichlich, Picotit oft als Einschluß im Olivin vertreten, Perowskit auf Melilith führende Arten, braune Hornblende, Haüyn oder Sodalith, Rhönit und geringer Kitt von Alkalifeldspat auf Basalte der Alkalireihe beschränkt, lokal Hypersthen, Graphit, gediegen Eisen zu finden. Von akzessorischen Bestandmassen haben Olivinknollen weite Verbreitung. Außer kompakten Basalten sind Mandelsteine mit Calcit, Delessit oder häufiger mancherlei Zeolithen in den Hohlräumen nicht selten, poröse und schlackige Varietäten als oberflächliche Partien von Decken und Strömen oft erhalten.

In den makroskopisch körnigen Doleriten, die besonders von plagioklasreichen sowie von Nephelinbasalten und Nepheliniten bekannt sind, pflegt Olivin zurückzutreten. Die bei Plagioklasdoleriten verbreitete ophitische Struktur ist (besonders im angewitterten Gestein) schon mit bloßem Auge sichtbar.

Melaphyre, die altvulkanischen Aequivalente der (echten) Plagioklasbasalte, haben denselben Mineralbestand wie diese (basischen Plagioklas, Augit, Eisenerz, fast immer Olivin), sind aber im allgemeinen unfrischer, Plagioklase und Augite oft unter Abscheidung von Calcit zersetzt, Olivin in Serpentin oder braunroten Iddingsit umgewandelt, die Gesteine dann violettbraun statt schwarz. Sie zeigen bald reichliche Einsprenglinge von Plagioklas und Olivin in basisarmer Grundmasse (Navittypus), bald makroskopische Olivine (und Augite) in glasreicher Grundmasse (Weiselbergittypus), bald intersertale Struktur ohne nennenswerte größere

Ausscheidungen (Tholeiittypus). Mandelsteine sind weit verbreitet, die Hohlräume sind meist mit Kieselmineralien (Achat) oder Calcit, selten mit Zeolithen ausgekleidet.

Wie die Plagioklasdolerite zu den Plagioklasbasalten, so verhalten sich die Diabase zu den Melaphyren, deren Doleritform sie darstellen. Es sind mittel- bis kleinkörnige, vortertiäre Gesteine, die wesentlich basischen Plagioklas und Augit enthalten, öfter olivinarm und olivinfrei als olivinreich sind und akzessorisch Titaneisenerz, reichlich Apatit, oft Pyrit, gelegentlich Magnesiumdiopsid oder, wie besonders im Proterobas, Biotit und primäre Hornblende führen. Gleich den Plagioklasdoleriten sind sie häufig ophitisch struiert. Im gefalteten Gebirge tragen sie infolge Umwandlung des Augits in grünen Chlorit und grüne Hornblende statt der schwarzen Farbe der ungestörten frischen Vorkommen dunkelgrüne und statt des doleritischen den Grünsteinhabitus an sich.

2. Sedimentgesteine.

Vulkanische Tuffe.

Porphyrtuffe sind rote oder grünlichgraue, bisweilen geflammte oder gebänderte Gesteine von feinerdigem bis sandsteinähnlichem Aussehen und mehr oder weniger deutlicher Schichtung, welche hauptsächlich aus zersetzten Aschenteilchen (im Tonstein) bestehen oder neben diesen Kristalle von Quarz und Feldspat sowie Biotitschuppen (im Kristalltuff), mitunter auch Lapilli und fremde Gesteinsbröckchen enthalten. Zersetzungsvorgänge haben außer Kaolin und Sericit besonders Kieselmineralien (Quarz, Chalcedon, Hornstein) geliefert, welche oft Spalten erfüllen oder Drusenräume auskleiden oder in verkieselten Tuffen das ganze Gestein durchtränken, es hart und fest machen.

Trachyttuffe zeichnen sich durch weißliche, hellgraue oder gelbliche Farbe und lockeres Gefüge aus. An ihrer Zusammensetzung beteiligen sich außer trachytischen Glas- und Bimssteinsplittern meist auch Kristalle oder Kristallbruchstücke von Sanidin, Hornblende, Augit sowie Biotitschuppen, nicht selten (z. B. im Traß) weiße, kaolinisierte Trachytbröckchen und Fragmente fremder Gesteine. Oft finden sich Nester und Adern von gemeinem, selten von Edelopal.

In Basalttuffen, braunen oder ziegelroten Verfestigungsprodukten von ursprünglich losem, basaltischem Auswurfsmaterial, herrschen bald feine Aschenteilchen vor, bald wohlausgebildete Kristalle und Kristallbruchstücke, besonders von Augit, Hornblende, Olivin, auch von Leucit, bald bilden Lapilli die Hauptmasse. Das Bindemittel ist gewöhnlich reich an Calcit oder an Zeolithen. Im schwarzbraunen, harzglänzenden Palagonittuff bilden die rundlichen, bräunlichgelb durchscheinenden Palagonitkörner den Hauptbestandteil.

Die feinerdigen, grünen Diabastuffe lassen meist infolge weitgehender Umwandlung nur wenig von ihrer ursprünglichen Zusammensetzung aus diabasischen Glassplittern und ausgeworfenen Plagioklasen, Augiten und Titaneisenerzkörnern erkennen. Heute bilden, wie auch in den durch Kalk- und Tonschlamm verunreinigten, schmutzig grünen bis lederfarbenen oder violetten und meist geschieferten Schalsteinen Chlorit, Calcit, sekundäre Hornblende, Epidot, Quarz, Tonsubstanz, Sericit und feinkörnelige bis erdige Titanitaggregate die Hauptmasse, welcher mitunter diabasische Lapilli und Bomben, auch fremde Gesteinsbruchstücke beigemengt sind.

Kieselgesteine.

Am verbreitetsten sind Sandsteine, d. s. verfestigte Quarzsande von vorherrschend weißer, gelblicher oder roter Farbe, die außer weit verwaltenden gerundeten oder eckigen Quarzkörnern verschiedener Herkunft in geringer Menge auch andere, schwer zerstörbare Mineralien (Muscovit, Zirkon, Granat, Turmalin), oft auch frische oder kaolinisierte Feldspatbröckchen, lokal Glaukonit, kohlige Substanz oder Bitumen enthalten. Dazu kommt ein verschiedenartiges Bindemittel in wechselnder Menge. In den harten und festen kieseligen Sandsteinen ist es meist Quarz (mitunter als sogenannte ergänzende Kieselsäure, Fig. 9,

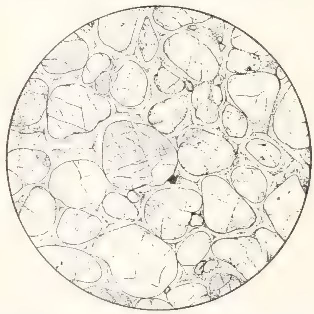


Fig. 9. Sandstein, Wildbad. Schwarzwald. Um die runden Quarzkörner Säume von ergänzendem Quarz. Vergrößerung 25.

gleichsinnig um die alten, klastischen Quarzkörner orientiert), seltener Chalcedon oder Opal; in Kalksandsteinen Calcit, in den selteneren dolomitischen Dolomit; in tonigen Arten ein Gemenge von Ton und Sericit; in eisenschüssigen vorwiegend Brauneisen. Außer der regelmäßigen Schichtung (bisweilen mit abweichender Korngröße oder

Färbung der einzelnen Lagen) kommt hin und wieder auch Diagonalschichtung vor.

Auch die dunkelgrauen oder grünlichen Grauwacken bestehen hauptsächlich aus klastischen Quarzkörnchen, enthalten aber in ihren körnigen Arten daneben reichlich Feldspate, Glimmer- und Chloritschuppen, und kleine Bruchstücke verschiedener Gesteine, namentlich Kieselschiefer, Quarzitschiefer, Tonschiefer, Hornstein. Geringe Beimengungen von Zirkon, Turmalin, Rutil, Granat und anderen widerstandsfähigen Mineralien fehlen auch hier nicht. Das Bindemittel ist meist ein feinkörniges Gemenge von Quarz, Sericit- und Chloritschuppen, seltener wesentlich Quarz oder Calcit. Die vorherrschenden mittel- bis kleinkörnigen Arten werden durch Aufnahme von Geröllen zu konglomeratischen Grauwacken, während andererseits in den scheinbar homogenen dichten Grauwacken und Grauwackeschiefern das Korn bis zu Staubfeinheit herabsinkt.

Die Quarzite, weiße oder durch Brauneisen gelblich gefärbte, harte und feste Gesteine, setzen sich vorzugsweise aus verzahnten Quarzkörnern zusammen und enthalten gewöhnlich nur spurenhaft andere Gemengteile, besonders silberweiße Schuppen von Muscovit. Bei grob- und mittelkörnigen Arten zeigen die Gesteinsbruchflächen ausgesprochenen Fettglanz. Die hellfarbigen, porösen Süßwasserquarzite dagegen bestehen hauptsächlich aus Chalcedon und Opal, haben auch ihre Hohlräume mitunter von Chalcedonkrusten überzogen und zeigen oft Abdrücke von Blättern, Süßwasserkonchylien und Grashalmröhren.

Die dunkelgrauen bis sammetschwarzen Kieselschiefer sind dichte und spröde, oft von weißen Quarzadern kreuz und quer durchzogene Gesteine, die sich im Dünnschliffe wesentlich als ein sehr feinkörniges Gemenge von Quarz, Chalcedon und etwas Opal erweisen. Die dunkle Farbe wird bedingt durch zahlreich eingelagerte Partikel einer kohligen Substanz, die sich bisweilen auf Kluft- oder Rutschflächen zu glänzenden, anthrazitischen Häuten anreichert. Manche Vorkommen zeigen im Dünnschliffe Reste von Radiolarien, an welchen in einigen Fällen noch das Maschenwerk und die Stacheln der Gitterkugel erkennbar sind; meist ist die organische Struktur verwischt, so daß nur wasserhelle, runde, von Chalcedon erfüllte Partien den ehemaligen Reichtum an Radiolarien verraten.

Tongesteine.

Die Tonschiefer erscheinen dem bloßen Auge als dünnschieferige, homogene Gesteine mit matten oder etwas schimmernden Spaltungsflächen. Sie bestehen, wie der Dünnschliff zeigt, zur Hauptsache aus winzigen Quarzkörnchen oder flachlinsenförmigen Quarzschmitzen, Sericit, Chlorit und toniger Substanz. Grünlichgraue Farbe der Schiefer wird durch reichlicheren Gehalt an Chlorit hervorgerufen, rötliche und violette durch Beimengung von staubförmigem Roteisenerz oder von Eisenglanzschüppchen, schwarze durch kohlige Substanz. Außerdem finden sich in den meisten Vorkommen kurze, haarförmige Nädelchen von Rutil, hin und wieder kleine Turmaline, auch Pyrit, manchmal feinverteilte Partikel von Calcit.

Die tiefschwarzen Alaunschiefer sind Tonschiefer mit bedeutendem Gehalt an Kohlesubstanz, die nicht selten auf den Schichtflächen anthrazitische Häute oder im Gestein Nester bildet, und mit reichlicher Beimengung von Pyrit oder Markasit. Durch Oxydation der Eisensulfide bildet sich neben Eisenvitriol freie Schwefelsäure, aus deren Einwirkung auf den Tongehalt des Schiefers Alaun hervorgeht.

Gips.

Gipsmassen sind weiche, schon mit dem Fingernagel ritzbare Gesteine von dichtem, kleinkörnigem oder spätigem Gefüge und weißer oder grauer, gelblicher bis roter Farbe, welche sich unter dem Mikroskope als körnige oder strahlig-blätterige Aggregate von vorwaltendem Gips erweisen. Nur vereinzelt sieht man mit bloßem Auge akzessorische Beimengungen: glänzende Kristalle von Boracit, Pyrit, Glimmerschuppen, in den mit Solfataren genetisch verbundenen Vorkommen bisweilen Schwefel; mikroskopisch kleine Bergkristalle, Tonflocken, Anhydrit sind öfter, aber spärlich vorhanden, im dunklen Stinkgips zum Teil reichlich Bitumen.

3. Metamorphe Gesteine.

Kontaktgesteine.

Die aus Tonschiefer und Phylliten in der äußeren Zone eines Kontakthofes hervorgegangenen Fleckschiefer unterscheiden sich von dem Ausgangsmaterial durch dunkle, rundliche Flecke auf den Schieferungsflächen, welche sich im Dünnschliffe als Anreicherungen kleiner Kohle- oder Eisenerzpartikel oder Chloritschuppen erweisen; die Gesteine sind sonst nicht weiter verändert. Die Frucht- oder Knotenschiefer der mittleren Zone haben deutlich kristalline Struktur und etwas gröberes Korn angenommen, sind härter, auf den Schichtflächen glänzender geworden und lagenweise oder durch ihre ganze Masse von getreidekornähnlichen, dunklen Prismen durchsetzt. Wie das Mikroskop zeigt, bestehen diese Knoten in den allermeisten Fällen aus Cordierit, sind oft als Drillinge ausgebildet und von zahlreichen Eisenerzpartikeln und Glimmerschuppen durchstäubt. Die ehemalige klastische Schiefermasse ist zu einem feinkörnigen Aggregat

von Quarz, Biotit und Muscovit geworden, die Schieferung des Gesteins ist erhalten geblieben. — In den Gesteinen der inneren Zone ist das Korn noch gröber. Sie sind entweder als Andalusitglimmerschiefer mit reichlichem Muscovit, Biotit, Quarz und Andalusitprismen ausgebildet, oder als ungeschieferte, bläulichschwarze andalusit- und cordieritreiche Hornfelse oder Cornubianite; diese zeigen im Schliffe außer polygonalen, von runden Biotitscheibchen durchwachsenen Quarzkörnern hauptsächlich noch Cordierit, Andalusit in vielfach durchbrochenen Körnern oder Säulchen, Biotit und Muscovit, dazu Eisenerzkörnchen, vereinzelte Zirkone und Turmaline.

Auch aus Grauwacken entstehen in der äußeren Zone gefleckte Gesteine ohne sonstige nennenswerte Veränderungen, die Fleckgrauwacken, in der mittleren Knotengrauwacken mit größeren, oft zersetzten Cordieriten in der durch neugebildeten Quarz, Biotit und Muscovit feinkristallin gewordenen Gesteinsmasse. Die Quarzglimmerfelse der inneren Zone sind durchaus kristalline, dunkle Gesteine aus vorherrschendem Quarz. Muscovit und Biotit, die oft noch Cordierit, Feldspat, Strähne dünner Sillimanitnädelchen, auch etwas Turmalin oder bei ursprünglich kalkreichem Bindemittel Epidot enthalten. Die Quarzglimmerfelse zeigen ebenso wie die aus denselben Mineralien bestehenden, aber dichten und splittrig brechenden Grauwackenhornfelse ausgezeichnete Pflasterstruktur im Dünnschliffe.

Die aus Diabasen und Diabastuffen hervorgehenden grünlichschwarzen oder (besonders wenn aus Tuffen entstanden) gebänderten Kontaktprodukte bestehen hauptsächlich entweder aus grünen, strahlsteinartigen Hornblendesäulchen oder aus blaßgrünen Körnern von Malakolith. Den Hornblendeschiefern ist gewöhnlich Plagioklas und Quarz, manchmal auch lagenweise angereichert oder gleichmäßig verteilt Epidot, den Malakolithschiefern und -felsen außer wechselnden Mengen von Hornblende manchmal Skapolith beigemengt. Schwarze Eisenerzkörnchen, Biotit, auch kalkreiche Granate kommen gelegentlich in beiderlei Gesteinen vor.

Gneis.

Gneise sind grob- bis feinkörnige, flaserige, schieferige oder gebänderte Gesteine, die in ihren verbreitetsten Arten wesentlich aus Quarz, Kalifeldspat, Plagioklas, Glimmer oder Hornblende bestehen. Außer den allgemein verbreiteten Akzessorien Zirkon, Apatit, wenig Eisenerz und gelegentlich vorkommendem Turmalin, Titanit, Rutil und Spinell treten zahlreiche andere Mineralien bald spärlich, bald in solcher Menge auf, daß sie besondere Gneisarten bedingen. Es sind, meist schon makroskopisch erkennbar, besonders Granat, Cordierit, Sillimanit, Epidot, Pyroxen, Graphit. Der Kalifeldspat (Orthoklas oder Mikroklin) und der Plagioklas (Albit bis Andesin) gleichen in Farbe und Verwitterungserscheinungen granitischen Feldspaten, sind aber kaum jemals idiomorph. Auch dem Quarz fehlt Kristallumgrenzung. Von Glimmern kommen Biotit und Muscovit, in Gneisen der oberen Stufe auch Sericit vor, von Amphibolen vorwiegend gemeine, grüne Hornblende, sehr selten Arfvedsonit, von Pyroxenen hellgrüner Diopsid und Hypersthen. Der im Handstück rote Granat, teils Almandin, teils gemeiner Granat, bildet meist rundliche Körner mit zahlreichen Einschlüssen von Quarz. Cordierit, blau im Handstück, ist im Dünnschliffe fast farblos und quarzähnlich, aber an gelben, pleochroitischen Höfen um eingeschlossene Zirkone und an chloritischen oder sericitischen Zersetzungsprodukten längs der Sprünge und Ränder kenntlich. Sillimanit kommt gewöhnlich in Lagen und Strähnen feiner Nädelchen vor, die im Handstücke als seidenglänzende, weiße Partien erscheinen; er begleitet gern den Cordierit. Epidot in gelblichen Körnern und Säulchen findet sich besonders in Gneisen der oberen Stufe.

Nicht nur das Mengenverhältnis zwischen hellen und dunklen Mineralien schwankt bei verschiedenen Gneisarten und -vorkommen, bei Paragneisen mitunter in einem Block, in weiten Grenzen, so daß einerseits fast weiße, andererseits recht dunkle Gesteine vorliegen, sondern ebensosehr auch der Grad der Flaserung oder Schieferung. Glimmerarme oder hornblende- und besonders pyroxenführende Arten sowie Gneise der tiefsten Stufe zeigen bisweilen nur Andeutung einer Parallelstruktur, glimmerreiche Gesteine und solche der oberen Stufe dagegen werden mitunter dünnschieferig. Flaserung und Schieferung wird nicht nur durch annähernd parallel gelagerte Glimmerschuppen (Fig. 10) oder Hornblendesäulchen, sondern auch durch langgestreckte Quarz- oder Feldspatkörner oder schmitzenförmige Quarz-Feldspataggregate hervorgebracht. In Augengneisen sind die großen, einsprenglingsartig hervortretenden Gemengteile meist Kalifeldspat, seltener Muscovitpacken, Granate oder andere Mineralien. In allen Gneisen ist das Fehlen einer Ausscheidungsfolge charakteristisch, wenn auch einzelne Gemengteile ihre Kristallform besser zur Geltung bringen als andere.

Granulit.

Diese in ihren typischen Arten weißen, ebenschieferigen Gesteine sind hauptsächlich feinkörnige Gemenge von perthitischem Orthoklas und Quarz, zu welchen häufig roter Granat in makroskopischen kleinen Körnchen tritt. Biotit ist dann nur spurenhaft zugegen, nimmt aber in Biotitgranuliten zum Teil an

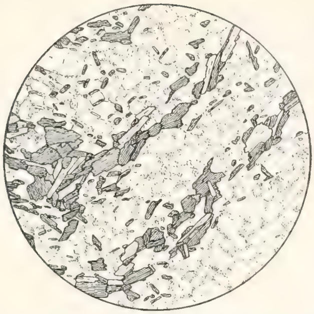


Fig. 10. Gneis. Nollendorf, Erzgebirge. Parallele Glimmerzüge und Quarz-Feldspatgemenge. Vergrößerung 15.

Menge bedeutend zu, während Granat verschwindet. Von akzessorischen Gemengteilen ist wohl immer Rutil in goldgelben mikroskopischen Nädelchen, bisweilen Cyanit in makroskopischen, hellblauen Täfelchen, mit ihm vergesellschaftet Sillimanit in kleinen, fächerförmigen Nadelbüscheln, lokal grüner Spinell als Haufwerke kleiner Körner, Korund und Turmalin vertreten. Die granoblastische Struktur ist oft durch kataklastische Beeinflussung etwas verdeckt.

Ganz abweichend hiervon bestehen die schwarzen, sehr feinkörnigen und ungeschieferten Pyroxengranulite aus einem granoblastischen Gemenge von Plagioklas, Hypersthen und graugrünem Augit, zu welchen Eisenerz, Apatit, Rutil und wechselnde Mengen von Orthoklas, rotem Granat, Quarz und Biotit kommen.

Glimmerschiefer.

Glimmerschiefer sind hellgraue, gelbliche oder seltener schwarzbraune, schieferige Gesteine, die wesentlich aus Muscovit oder Biotit oder beiden Glimmern und Quarz bestehen. Dabei bildet Muscovit glänzende, oft wellig gebogene Häute, Biotit mehr schuppige Lagen, Quarz flache Linsen zwischen ihnen, die besonders auf dem Querbruche des Gesteins zu sehen sind, außerdem nicht selten große, dicklentikuläre Knauern. Von Nebengemengteilen sind makroskopisch wahrnehmbar brauner oder roter Granat in Körnern oder Rhombendodekaedern, schwarzbraune Prismen von Staurolith, blaue bis farblose Säulchen von Disthen, graublauer Glaukophan, Chloritoidblättchen, Turmalin, selten Beryll, andere, wie z. B. Zirkon, Rutil, Eisenglanz, Epidot, schwarze Eisenerze meist mikroskopisch klein, Graphit, Calcit oder Dolomit, auch Feldspat in gewissen Arten reichlich vorhanden.

Die dünnschieferigen, grauen oder bei Gehalt an Eisenglanz violetten Sericitschiefer bestehen hauptsächlich aus schwach seidenglänzenden Häuten von Sericit und dazwischengeschalteten dünnen Lagen von Quarzkörnchen; hin und wieder kommt Chlorit, Albit oder Calcit hinzu. Die Gesteine sind meist dünnschieferig und zeigen im Mikroskope die Merkmale starker Kataklase.

In den weißen, dünnschieferigen Paragonitschiefern findet sich neben vorwaltendem Paragonit mikroskopischer Quarz, Rutil, manchmal Biotit, makroskopisch zuweilen Cyanit in blauen, Staurolith in dunkelbraunen Prismen.

Aus den Muscovitschiefern entwickeln sich durch Zurücktreten des Glimmers Quarzitschiefer, weiße, graue oder rötliche, schieferige Gesteine aus gestreckten, verzahnt ineinandergreifenden Quarzkörnchen und vereinzelten Schuppen, kurzen Membranen oder dünnen Ueberzügen von Muscovit auf den Schieferungsflächen. Die akzessorischen Mineralien sind dieselben wie in Quarziten.

Chloritschiefer.

Die dunkelgrünen und weichen, gewöhnlich mehr schuppigen als schieferigen Gesteine bestehen wesentlich aus Chlorit (häufiger Klinochlor als Pennin) und wenig Quarz, der auch größere, linsenförmige Massen bildet. Von akzessorischen Mineralien erreichen Rhombendodekaeder von rotem Granat bisweilen Walnußgröße und darüber, Oktaeder und Zwillinge von Magnetit sowie Rhomboeder von Magnesitspat oder Breunnerit 1 cm und mehr im Durchmesser; auch Hornblende- oder Strahlsteinsäulchen und Turmalinprismen sind oft schon makroskopisch sichtbar, ebenso Talk- und Glimmerschuppen, dagegen Rutil, Chromit, Apatit, Albit meist erst im Dünnschliffe zu erkennen.

Talkschiefer.

Die sehr weichen und fettig anzufühlenden Talkschiefer sind gelbliche oder grüngraue Gesteine, die wesentlich aus Talkschuppen oder -blättern und oft etwas Quarz, Chlorit oder Glimmer bestehen. Wie die Chloritschiefer enthalten sie manchmal große Kristalle von Magnetit, Magnesitspat oder Strahlstein, hin und wieder mikroskopisch Apatit. Die Gesteine sind bald feinschuppig, bald großblätterig, ebenschieferig oder wellig verbogen. — Durch reichliche Aufnahme von Chlorit geht aus Talkschiefer der dichte, im Dünnschliffe feinfilzige Topfstein, durch Anwachsen des Quarz- und Magnesitgehalts der Listwänit hervor.

Phyllite.

Die Phyllite, vollkommen schieferige, sehr feinkörnige bis dichte Gesteine von

grünlichgrauer, braunvioletter oder schwarzer Farbe und glimmerglänzenden Schieferungsflächen bestehen wesentlich aus Quarzkörnchen und Schuppen von Muscovit, Sericit und Chlorit. Akzessorisch kommen außer mikroskopischen Rutilnädelchen und vereinzelten Zirkonen zum Teil makroskopische Kriställchen von Magnetit, grünlichschwarze, glänzende Schuppen von Ottrelith und Albitkörner vor. Grüne Farbe der Gesteine rührt von feinverteiltem Chlorit her, violette von Eisenglanz, schwarze von anthrazitischem Staube her. Kalkphyllite sind reich an Körnern, Linsen oder Lagen von Calcit.

Amphibolgesteine.

In den bald schieferig, bald richtungslos-struierten Amphibolgesteinen ist der Hauptbestandteil entweder gemeine, grüne Hornblende (Hornblendeschiefer und Amphibolite) oder Strahlstein (Strahlsteinschiefer) oder Glaukophan (Glaukophanschiefer und Glaukophanite).

Die grünlichschwarzen, mittel- bis feinkörnigen Hornblendeschiefer (Amphibolschiefer), öfter dick- als dünnschieferig ausgebildet, und die richtungslosen Amphibolite bestehen hauptsächlich aus länglichen Körnern oder Säulchen oder feinen Nädelchen der gemeinen, grünen bis olivgrünen Hornblende. Dazu kommt in den meisten Fällen allotriomorpher Quarz und albitischer Plagioklas in wasserhellen Körnchen, bisweilen einschlußreicher, roter Granat, Biotit, lichtgrüner malakolithischer Augit, wenig Diallag oder rhombischer Pyroxen, beide nur in größeren Individuen, in den Amphibolschiefern der oberen Stufe gern Chlorit, gelbgrüne Körnchen oder Säulchen von Epidot, farblose von Zoisit. Mikroskopisch kleine Apatite, tropfenförmige Titanitkörnchen, Titaneisenerz, auch Rutil sind weit verbreitet. Hin und wieder finden sich Relikte der Diabase und Gabbrogesteine, aus denen der größte Teil der Amphibolschiefer hervorging: nicht ganz verwischte ophitische Struktur, teilweise bestäubte Plagioklase, dunkle Titaneisenhaufwerke in der Hornblende als Reste der Einschlüsse im ehemaligen Diallag.

In den lauchgrünen Strahlsteinschiefern (Aktinolithschiefern) bilden dünnere oder dickere Stengel von Strahlstein die Hauptmasse; untergeordnet treten hinzu Quarzkörnchen, Epidot, Talk und Chlorit, auch Rutil und wenig Eisenerze. — Eine eigentümliche Abart ist der grüne bis graugrüne Nephrit, ein dichtes und zähes, in dünnen Platten durchscheinendes Gestein von splitterigem Bruche, welches wesentlich aus feinen Strahlsteinnädelchen besteht. Gelegentlich kommt Chlorit, etwas Diopsid, grünlicher Granat oder Chromspinell hinzu. Im Dünnschliffe liegen die Strahlsteinnädelchen gewöhnlich wirr filzig durcheinander, seltener schlicht oder büschelig gruppiert.

Die meist dickschieferigen, dunkel blaugrauen Glaukophanschiefer und die richtungslos struierten Glaukophanite bestehen wesentlich aus Säulchen von Glaukophan. Unter den zahlreichen Nebengemengteilen sind Muscovitschuppen, Körner von rotem Granat, blaßgrüner Diopsid, Epidot, Rutil, Titanit und Eisenglanz am weitesten verbreitet, die vier erstgenannten oft schon makroskopisch kenntlich.

Eklogit.

Die schönen, wesentlich aus grasgrünem Omphacit und rotem Granat bestehenden Gesteine zeigen meist richtungslose Struktur bei mittlerem bis feinem Korn, selten eine Bänderung durch abwechselnd granat- und omphacitreiche Lagen. Die Granate bilden einschlußreiche Rhombendodekaeder (Fig. 11), selten Körner, der Omphacit

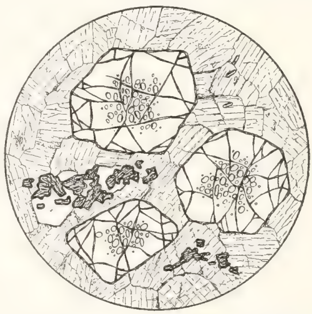


Fig. 11. Eklogit. Fattigau, Fichtelgebirge. Große, einschlußreiche Granate, Omphacit (reich an Spaltrissen), Rutil (dunkel). Vergrößerung 15.

nur Körner. Als Nebengemengteile finden sich makroskopisch erkennbar Muscovit, dunkelgrüne Hornblende, selten Cyanit, meist erst im Dünnschliffe festzustellen sind goldbraune Körner und Körnerhaufen von Rutil, allotriomorpher Quarz, gelegentlich Säulchen von Zoisit.

In dem sehr feinkörnigen bis dichten, grünlichgrauen Jadeitit macht auch ein Pyroxen, der im Schliffe farblose Jadeit, als allotriomorph-körniges Aggregat die Hauptmasse des Gesteins aus, welches außerdem nur geringe Beimengungen von Chlorit, Muscovit, Sericit und Rutil enthält.

Serpentin.

Serpentine sind düster gefärbte, grünlichschwarze oder rotbraune, auch geflammte oder geaderte Gesteine von geringer Härte und dichtem Gefüge, an deren Aufbau wesentlich entweder Chrysotil (Faserserpen-

tin) oder, wie in den selteneren schieferigen Arten, Antigorit (Blätterserpentin) beteiligt ist; in diesem Falle zeigen die Gesteine mikroskopische Balken- oder Gitterstruktur, Chrysotilserpentine dagegen Maschenstruktur. Beide Arten enthalten nicht selten in verschiedener Menge noch frische Olivinreste als wasserhelle, mikroskopische Körnchen. Makroskopisch sichtbar liegen in manchen Serpentinen Individuen von Bronzit oder Diallag, in anderen blutrote Körner von Pyrop, die gewöhnlich von einer Kelyphitrinde umgeben (Fig. 12), manchmal in chloritische Massen umgewandelt sind. Im Dünnschliffe wird in vielen Vorkommen Chromeisenerz und Magnetit an alte Sprünge oder die Umrisse ehemaliger Olivine gebunden oder in Körnerschwärmen beobachtet. Beide Erze finden sich auch ebenso wie Chlorit, Talk, Magnesit und bisweilen Opal als makroskopische, nesterweise Anhäufungen und in Adern. Auch Adern von gelblichem, seidenglänzendem Chrysotil in parallelen Fasern durchziehen zuweilen das Gestein.

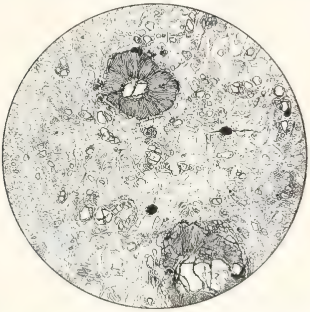


Fig. 12. Granatserpentin. Greifendorf, Sachsen. Granat mit Kelyphitrinde in Serpentin mit Maschenstruktur und kleinen Olivinresten. Vergrößerung 15.

Smirgel.

Smirgel kommt als dunkelgraues bis schwarzes, hartes und schweres Gestein vor, welches wesentlich aus einem klein- bis feinkörnigen Aggregat von blaßblauen, unreinen Korundkörnchen besteht. Beigemengt sind gewöhnlich Magnetit und Eisenglanz, in geringerer Menge auch Diaspor, Spinell, Chloritoid, Rutil. Schichtung fehlt dem Gestein oder ist nur angedeutet.

Literatur. ***v. Dechen-Bruhns***, *Die nutzbaren Mineralien und Gesteinsarten im Deutschen Reiche. Berlin 1906.* — ***Koch***, *Die natürlichen Bausteine Deutschlands. Berlin 1892.* — ***Hirschwald***, *Die bautechnisch verwertbaren Gesteinsvorkommnisse des preußischen Staates und einiger Nachbargebiete. Berlin 1911.* — ***Herrmann***, *Steinbruchindustrie und Steinbruchgeologie. Berlin 1899.* — ***Gäbert, Spielmann und Steuer***, *Handbuch der Steinbruchindustrie. Stuttgart 1915.* — ***Brackebusch***, *Die technisch nutzbaren Gesteinsarten des Herzogtums Braunschweig. Braunschweig 1912.* — ***Schmidt***, *Die natürlichen Bau- und Dekorationsgesteine. Wien 1896.* — ***Hedström***, *On the natural building and ornamental stones of Sweden. Stockholm 1909.* — *Zeitschriften: Der Steinbruch. Stuttgart.* — *Steinbruch und Sandgrube. Halle.*

R. Reinisch.

Gesteinstechnik.

1. Art des Vorkommens technisch nutzbarer Gesteine. 2. Absonderung. 3. Klüftung. 4. Teilbarkeit 5. Druckfestigkeit. 6. Zähigkeit. 7. Härte. Abnutzung, Bearbeitbarkeit, Bergfeuchtigkeit. 8. Porosität. Luftdurchlässigkeit, Wasseraufnahmevermögen. 9. Wetterbeständigkeit (Verwitterung, Farb- und Frostbeständigkeit). 10. Feuerfestigkeit. 11. Bruchflächenbeschaffenheit, Politurfähigkeit.

Für die Gesteinstechnik, das ist die Gewinnung, Verarbeitung und Verwendung von Gesteinen, sind besonders folgende Eigenschaften wichtig:

1. Die Art des Vorkommens. Im allgemeinen sind zum Abbau nur größere, einheitliche Gesteinsvorkommen geeignet, weil sie Gewähr für längere Zeit ausreichendes Material und für dessen gleichmäßige Beschaffenheit bieten. Bei Tiefengesteinen wählt man die großen Massive und mächtigen Gänge, bei Ergußgesteinen größere Kuppen, mächtigere Decken und Gänge. In kleineren Vorkommen würden die oft zersetzten oder blasigen oder glasreichen und deshalb unerwünscht spröden Randpartien zu reichlichen Abfall ergeben. Ebenso sind bei Sedimentgesteinen mächtige, anhaltende und gleichmäßig ausgebildete Schichten bevorzugt, während z. B. häufige Wechsellagerung mit unbrauchbarem Gestein den Bruchbetrieb unrentabel machen kann. — Weil überhaupt Gesteine der geringeren Betriebskosten wegen mit wenigen Ausnahmen in offenen Steinbrüchen (Tagebauen), nicht im Tiefbau gewonnen werden, ist die Lage der nutzbaren Massen mehr oder weniger nahe der Erdoberfläche von Bedeutung. Daher muß bei Steinbruchsanlagen die Mächtigkeit des Abraums berücksichtigt werden, das ist der über dem zu gewinnenden Gestein lagernden unbrauchbaren Decke von Verwitterungsprodukten oder anderen Gesteinen, ferner die Neigung (das Fallen) der Schichten, welche sie unter Umständen bald in solche Tiefen hinabführt, in denen die

Gewinnung wegen kostspieliger Hebevorrichtungen, Wasserandrang und wachsenden Abraums unlohnend wird. Günstig legt man Steinbrüche in geneigten Schichten so an, daß die Gesteinsplatten nach dem Bruche zu einfallen, weil dann die losgelösten Stücke leichter auf die Bruchsohle befördert werden können. — Vermeiden wird der Bruchbetrieb solche Zonen, die reichlich von fremden Gesteins- oder Mineralgängen durchzogen oder von Verwerfungen durchsetzt sind. An letzteren wird das Gestein infolge der Druckwirkungen zerrüttet und unbrauchbar. Auch machen kleine und enge Faltungen in schieferigen Gesteinen diese da wertlos, wo es sich um die Gewinnung ebenflächiger Platten handelt.

2. **Die Art der Absonderung.** Nirgends in der Natur treten Gesteinskörper als ungeteilte, völlig einheitliche Massen auf; immer sind sie von trennenden Flächen durchzogen und in Stücke zerlegt. Soweit diese Zerspaltung auf Schrumpfungsvorgänge (Abkühlung bei Eruptivgesteinen, Austrocknen bei Sedimenten) zurückzuführen ist, wird sie als Absonderung bezeichnet. Man unterscheidet: säulen- oder pfeilerförmige Absonderung, die namentlich bei Ergußgesteinen (besonders Basalten und Diabasen), selten bei Tiefengesteinen auftritt. Sie ermöglicht zwar eine leichte Gewinnung der Gesteine im Bruche, liefert aber nur kleinere Stücke, die keine vielseitige Verwendung zulassen. Säulig abgesonderte Sandsteine aus der Nähe eines Eruptivdurchbruchs sind unbrauchbar. Der Umstand, daß die Säulen senkrecht auf den Schrumpfungs- (meist Abkühlungs-)flächen stehen, bei Eruptivdecken z. B. vertikal, bei Gängen mehr oder weniger horizontal, bei Primärkuppen divergentstrahlig gerichtet sind, führt leicht zur Erkennung der Lagerungsform solcher Vorkommen. — Plattige Absonderung, verbreitet bei Phonolithen, manchen Porphyren und Kalksteinen. Auch sie erleichtert den Abbau, spart auch an der Bearbeitung der Stücke, läßt aber ebenfalls nur eine beschränkte Verwendung zu. — Kugelige Absonderung. Sie findet sich besonders bei Basalten, Diabasen, auch Lamprophyren und Graniten, verhindert die Gewinnung großer Stücke und liefert in den meist verwitterten Schalen reichlichen Abfall. Kleinkugelig (perlitisch) abgesonderte Gesteine sind wegen geringer Verbandfestigkeit unbrauchbar. — Unregelmäßig polyedrische Absonderung, die bei Tiefengesteinen mitunter auftritt; sie ist ungünstig für die Verwertung der Gesteine zu Werkstücken, weil sie viel Bearbeitung und unverhältnismäßig viel Abfall bedingt. — Bankförmige Absonderung, die Zerteilung einer Gesteinsmasse in dicke, plattenförmige Körper, die durch schwach wellig verlaufende Grenzflächen voneinander getrennt werden. Sie findet sich besonders bei Tiefengesteinen (Granit) und tritt im verwitterten Gestein deutlicher hervor als im frischen. Die Bänke werden deshalb nach oben zu immer dünner, nach der Tiefe hin immer mächtiger. Weil sie häufig parallel der heutigen Felsoberfläche verlaufen, hält sie Herrmann für eine Verwitterungs-, keine ursprüngliche Kontraktionserscheinung. Wie bei Schichten ist auch bei Bänken ihre Mächtigkeit bestimmend für die Höhe der zu gewinnenden Werkstücke (vgl. oben „Gesteinsabsonderung" und „Gesteinsstruktur und -textur").

3. **Die Klüftung.** Außer den meist flachliegenden Trennungsflächen der Bankung durchsetzen den Gesteinskörper noch steilstehende, nach der Verfestigung des Gesteins entstandene Druckklüfte, die durch Bewegungsvorgänge in der Erdrinde entstanden. Diese „Lose", wie sie der Steinbrecher nennt, halten in einer Gegend bald eine oder zwei bestimmte Richtungen inne, bald verlaufen sie regellos. Ihre Entfernung voneinander bedingt die Länge und Breite der Werkstücke. Zonen enggescharter Lose, sogenannte Riegel, sind gewöhnlich nicht abbaufähig, weil bei solcher Kurzklüftigkeit die Gesteinsstücke zu klein ausfallen, das Gestein hier meist auch innerlich zerrüttet ist. Gelegentlich finden sich neben diesen offen sichtbaren Druckklüften feine, mit bloßem Auge oft nicht erkennbare Haarrisse, die sogenannten Stiche. Die Steinarbeiter fürchten sie, weil sie nicht selten ein Auseinandergehen des in Arbeit befindlichen Stückes bewirken, auch auf polierten Flächen störend hervortreten.

4. **Die Teilbarkeit.** Diese Eigenschaft vieler Gesteine, in einer bestimmten, nicht durch Trennungsfugen vorgezeichneten Richtung besonders leicht und ebenflächig zu spalten, wird bei dem Zerteilen und weiteren Zurichten größerer Gesteinsblöcke benutzt. Die Richtung dieser „Gare" genannten Teilbarkeit verläuft in parallel struierten Gesteinen parallel der Flaserungs- oder Schieferungsebene, in geschichteten parallel der Schichtung, in gebankten parallel der Bankung. Nach der Tiefe zu nimmt die Teilbarkeit ab.

5. **Druckfestigkeit.** Der für die Art der Verwendung eines Gesteins wichtige Widerstand gegen Zerdrücktwerden wird ermittelt, indem man Gesteinswürfel (meist von 7 cm Kantenlänge) mit genau ebenen und parallelen Flächen zwischen den gut anliegenden Platten einer hydraulischen Presse so lange steigendem Druck unterwirft, bis der Probekörper birst. Dabei lösen sich gewöhnlich von den seitlichen, nicht an den Druckplatten liegenden Würfelflächen Gesteinsschalen ab, die nach innen zu immer kleiner werden, so daß roh doppelpyramidenförmige Körper übrig

bleiben. Bei manchen Gesteinen treten kurz vor dem Zusammenbruche eigentümliche, sich kreuzende Sprungsysteme, die Mohrschen Linien, auf. Die Druckfestigkeit wird als Mittelwert aus mehreren Versuchen in Kilogramm auf 1 qcm angegeben. Dies ist indessen nicht die absolute Festigkeit; niedrigere (plattenförmige) Probekörper geben höhere, säulenförmige meist niedrigere Werte. Wie Prandtl und Rinne zeigten, stellt sich bei weicheren Gesteinen eine gewisse Konstanz ein, wenn die Länge des Probekörpers das Dreifache seines Durchmessers erreicht oder etwas überschreitet, bis bei allzu schlanken Stücken Durchbiegung den Versuch beeinträchtigt. Marmorstücke von quadratischem Querschnitt (45 mm) ergaben im Mittel eine Druckfestigkeit von

1940 kg/qcm	bei einer Höhe	=	18,5 mm
1650 ,,	,, ,, ,,	=	30 ,,
1500 ,,	,, ,, ,,	=	45 ,,
1330 ,,	,, ,, ,,	=	90 ,,
1280 ,,	,, ,, ,,	=	135 ,,
1280 ,,	,, ,, ,,	=	225 ,,

Bei Melaphyr wurde Konstanz schon von Würfelhöhe an beobachtet. Die in der Technik herkömmlicherweise angegebene Würfelfestigkeit ist also hauptsächlich eine Vergleichszahl.

Die Druckfestigkeit eines Gesteins hängt nicht so sehr von der Druckfestigkeit seiner Mineralgemengteile, als vielmehr von der Art ihrer Verbindung zum Gestein ab. Kristalline Felsarten, deren Mineralien verzahnt und zackig ineinandergreifen, sind widerstandsfähiger als solche mit mehr geradlinig aneinandergrenzenden Gemengteilen. Besonders hohe Werte geben Gesteine mit ophitischer Struktur, d. h. mit einem Feldspatsparrenwerk, in dessen Lücken andere Gemengteile liegen, wie z. B. Diabase, Gabbro, manche Basalte, ebenso Gesteine mit feinfilzig verwobenen Mineralelementen, wie Nephrit. Bei Sedimentgesteinen ist die Art und Menge des Bindemittels (Zements) von Bedeutung; z. B. ergeben Sandsteine mit mildem, tonigem oder kalkigem Zement geringere Werte als kieselige Arten. Schieferige Gesteine zeigen größere Festigkeit senkrecht zur Schieferung als parallel zu ihr beansprucht. Bei allen Gesteinen erweisen sich kompakte Stücke fester als poröse, frische fester als angewitterte oder durch Gebirgsdruck beeinflußte. Durchtränkung mit Wasser vermindert die Druckfestigkeit, ebenso vorhergehendes Gefrierenlassen. — Die höchsten Zahlen weisen Eruptivgesteine auf: Basalte 900 bis 4000, vereinzelt 5000; Quarzporphyre 2000 bis 3000; Diabase 1500 bis 2900; Granite 700 bis 2700. Bei Sedimentgesteinen erhält man im allgemeinen geringere Werte: bei Kalksteinen und Dolomiten 500 bis 1900; bei Sandsteinen 150 bis 1150; Porphyrtuff (nicht verkieselt) 180 bis 330; Phonolithtuff 150; bei quarzitischen Gesteinen bis 2900.

Von viel geringerer Bedeutung für die Technik ist die Zugfestigkeit von Gesteinen, die etwa im Durchschnitt $^1/_{30}$ ($^1/_8$ bis $^1/_{60}$) der Druckfestigkeit beträgt und wesentlich vom Gefüge bei kristallinen, vom Bindemittel bei klastischen Gesteinen abhängt. Auch die Biegungsfestigkeit ist nicht groß: $^1/_2$ bis $^1/_{12}$, im Durchschnitt etwa $^1/_7$ der Druckfestigkeit.

6. Zähigkeit. Für manche Verwendungsarten (Straßenpflaster, Kleinschlag, Gleisbettung) wird eine gewisse Zähigkeit (Stoß- oder Schlagfestigkeit) der Gesteine gefordert. Sie ist abhängig von der Struktur der Gesteine. Solche mit verzahnten oder verfilzten Gemengteilen oder mit ophitischer Ausbildung sind besonders schwer zersprengbar, glasreiche dagegen spröde. Zur Ermittelung der Schlagfestigkeit läßt man auf Sand liegende Probeplatten (10 : 10 : 2 cm) durch eine aus verschiedener Höhe fallende Stahlkugel von bestimmtem Gewicht zertrümmern.

7. Härte. Nur bei einfachen Gesteinen (Kalkstein, Quarzit, Serpentin, Gips u. dgl.) ist die Gesteinshärte gleich der ihrer Gemengteile. Gemengte Gesteine dagegen haben eine Durchschnittshärte, bedingt durch Härtegrad und Mengenverhältnis der Gemengteile. Von der Härte und mehr noch von der Verbandfestigkeit, das ist von dem Zusammenhalt der Gemengteile, ist die Abnutzbarkeit und die schwierigere oder leichtere Bearbeitbarkeit (Sägen, Bohren, Behauen, Schleifen) eines Gesteins abhängig. So sind z. B. Sandsteine mit tonigem Bindemittel trotz der harten Quarzkörner leicht zu bearbeiten, weil dabei meist die Quarzkörner aus dem Verbande losgerissen, nicht selbst zerteilt werden. Verbandfeste Gesteine aus harten und weichen Gemengteilen nutzen sich rauh ab, da die harten Mineralien als kleine Erhöhungen ihre weichere Umgebung etwas überragen; auch poröse Gesteine behalten eine rauhe Oberfläche. Diese Eigenschaft wird bei Fußsteig- und Flurplatten, Treppenstufen, Mühlsteinen u. dgl. gefordert; die sich glatt abnutzenden dichten Basalte und Diabase sind hierzu ungeeignet. — Der Grad der Abnutzbarkeit läßt sich auf verschiedene Weise ermitteln: Abschleifen von Gesteinsplatten durch Schmirgel- oder Karborundscheiben bei bestimmter Umdrehungsgeschwindigkeit, Wegstrecke und Belastung; Angreifen durch ein Sandstrahlgebläse; Abreiben würfeliger Gesteinsstücke in einer sich drehenden Trommel (Rüttelprobe); Wirkung eines Fallbohrers nach einer bestimmten Anzahl von Schlägen aus gleicher Höhe.

Vielfach zeigen Gesteine in bergfeuchtem (bruchfeuchtem) Zustande geringere Verbandfestigkeit und lassen sich leichter bearbeiten

als nach dem Austrocknen; die Erscheinung ist besonders auffallend bei manchen Tuffen (Kampanien, Laacher Seegebiet, Rochlitz in Sachsen), aber auch bei Sandsteinen, Graniten u. a. bemerkbar.

8. **Porosität.** Für eine Anzahl technisch wichtiger Eigenschaften, wie Raumgewicht, Luftdurchlässigkeit, Wasseraufnahmevermögen, ist die Porosität der Gesteine von Bedeutung. Bei technischen Gewichtsberechnungen (Transport, Belastung) wird das Raumgewicht (r), nicht das spezifische Gewicht (s) zugrunde gelegt. Der Dichtigkeitsgrad $d = \frac{r}{s}$, der ein Maß für den Porenreichtum abgibt, ist bei kompakten Gesteinen 1, bei porösen kleiner als 1. Als Porositäts- oder Undichtigkeitsgrad (u) bezeichnet man den Wert $1 - d$. — Soweit die Poren eines Gesteins bei nicht zu großen Dimensionen untereinander in Verbindung stehen, beeinflussen sie das Wasseraufnahmevermögen, welches also nicht ohne weiteres proportional dem Porositätsgrade ist. Es wird durch die prozentuale Gewichtszunahme einer bei 100° getrockneten Gesteinsprobe in wassersattem Zustande ausgedrückt. Stark wassersaugende Gesteine (z. B. Sandsteine mit reichlichem, tonigen Bindemittel, Tuffe) sind ungeeignet zu Grundmauern, weil sie feuchte Räume ergeben und durch Ausblühungen wasserlöslicher Salze zerstört werden. Man hat die Höhe festgestellt, bis zu welcher Wasser in Gesteinssäulen aufsteigt, wenn ihr Fuß eben darin eintaucht, und damit ein Maß gewonnen, von welcher Höhe Grundbau, z. B. schwer durchlässiger Granitbau, aufgeführt werden muß, um darüber verwendeten Sandstein trocken zu halten. — Auch die Luftdurchlässigkeit wird durch Reichtum an Poren, die miteinander in Verbindung stehen, erhöht.

9. **Wetterbeständigkeit.** Der Widerstand von Gesteinen gegen die zersetzenden Wirkungen der Witterung ist nach der Zusammensetzung und der Struktur verschieden. Die atmosphärischen Niederschläge wirken besonders durch ihren Gehalt an gelösten Gasen (Kohlensäure, Sauerstoff, schwefliger und Schwefelsäure in Orten mit viel Feuerung kieshaltiger Braunkohle) zerstörend, zumal auf der Wetterseite. Leicht lösliche Gemengteile, z. B. Kalkspat, werden weggeführt (Marmor verliert seine Politur; Sandsteine mit Kalkzement werden oberflächlich mürbe und sanden ab), andere zersetzt. Feldspate und Verwandte trüben sich unter Kaolinbildung, eisenhaltige Gemengteile (Glimmer, Hornblende, Pyroxene, Eisenerze) verockern unter Braunfärbung des Gesteins. Besonders Eisenkies wirkt störend, weil sich bei seiner Zersetzung neben Eisenvitriol auch freie Schwefelsäure bildet, die dann weiter Karbonate (Kalk, Dolomit) unter Bildung von Gips und Bittersalz oder Tonbeimengungen unter Alaunbildung angreift. — Gegenüber dieser chemischen Verwitterung kommt in gemäßigtem Klima die mechanische Zerstörung weniger in Betracht, bei welcher Gesteine durch rasche, regelmäßig wiederkehrende Temperaturschwankungen von größerem Ausmaße infolge verschiedener Ausdehnung der Gemengteile eine Lockerung des Gefüges und schließlich Zerfall zu Grus erfahren. Wassersaugende oder spaltenreiche (z. B. im Gebirgsdruck zerklüftete) Gesteine erleiden bei wiederholtem Gefrieren durch die Sprengwirkung des sich bildenden Eises eine Lockerung und damit Beeinträchtigung ihrer Druckfestigkeit, oder werden ganz zerstört. Tonreiche Gesteine, Schiefer, glimmerreiche, flaserige Felsarten unterliegen dem Prozesse besonders stark, kompakte nur wenig. Technisch prüft man die Frostbeständigkeit durch mehrmaliges Gefrierenlassen der Gesteinsstücke und Feststellung des Gewichtsverlustes in Raumprozenten, außerdem durch Ermittelung der Druckfestigkeit an so behandelten Würfeln. — Da mit dem Verwitterungsvorgange oft Farbenänderungen des Gesteins auftreten, die z. B. bei Denkmal- und Dekorationssteinen störend wirken, ist für die hierzu verwendeten Gesteine Farbbeständigkeit erwünscht. Eisenkies bewirkt bei der Oxydation braune Flecke, ebenso Eisenkarbonat (z. B. in weißem Marmor); kohlereiche Gesteine bleichen. Selten ändern Reduktionsprozesse z. B. in roten Sandsteinen und Tuffen rund um kohlige Partikel die Farbe in graugrün.

Um das Eindringen von Niederschlagswasser in die Gesteine zu hindern, überzieht oder tränkt man sie mit wasserabweisenden Mitteln und erschwert damit zugleich die Ansiedelung niederer Pflanzen. Hierher gehören: Verputz von Mauern, Anstrich mit Oelfarbe oder mit Paraffin; Anwendung von Flüssigkeiten, die mit Gemengteilen des Gesteins oder untereinander im Gestein schwerlösliche oder schwernetzbare Verbindungen bilden; Barytwasser (liefert Baryumkarbonat oder -sulfat); Wasserglas (gibt mit Kalk, Magnesia und Tonerde schwerlösliche Verbindungen); alkalische Lösung von Oelseife und essigsaure Tonerde (es entsteht ölsaure Tonerde); Lösung von weicher Seife und von Alaun; Wasserglas und Chlorcalciumlösung; Kaliwasserglas und Lösung von schwefelsaurer Tonerde; Fluorsilikate von Aluminium, Magnesium und Zink u. a. Mittel mehr. Auch die Politur wirkt schützend.

10. **Feuerbeständigkeit.** Feuerbeständigkeit wird namentlich bei Benutzung von Gesteinen zum Ofenbau verlangt. Nur wenige vertragen Temperaturen bis zu 1200 und 1500°,

ohne zu schmelzen; das sind besonders reine oder fast reine Quarzgesteine (z. B. die sogenannten Dinassteine, ein natürliches oder künstliches Gemenge von Quarz mit 1 bis 2% Kalk), ferner Bauxit, Magnesiagesteine (Talkschiefer, Topfstein, Speckstein, Serpentin, gebrannter Magnesit) und manche Tone. Für gewöhnliche Mauersteine hat die Feuerfestigkeit insofern Bedeutung, als sie durch Erhitzung (z. B. bei Bränden) in verschiedenem Grade rissig und mürbe werden und an Festigkeit verlieren. Man pflegt deshalb die Druckfestigkeit von Gesteinen auch an geglühten Proben zu bestimmen. — Nur selten kommt das Wärmeleitungsvermögen in Betracht; es ist immer nur gering, etwa 0,5, wenn das des Silbers 100 ist. Poröse Gesteine leiten schlechter als kompakte, was bei Mauersteinen Beachtung verdient. In richtungslos struierten Gesteinen ist die Leitfähigkeit gleich groß in jeder Richtung, bei schieferigen parallel der Schieferung größer als senkrecht dazu. Dies ist von Einfluß auf die Temperatur in Bergwerken und Tunnelstrecken, weil steilstehende Schichten die Wärme leichter ableiten, flachliegende sie mehr zurückhalten.

11. **Bruchflächenbeschaffenheit.** Sie ist besonders bei Ornament- und Bausteinen wichtig und hängt von Größe und Art der Gemengteile und von der Gesteinsstruktur ab. Grobkörnige kristalline Gesteine lassen auf den Bruchflächen die einzelnen Mineralgemengteile gesondert hervortreten, namentlich dann, wenn sie durch Farbe oder Größe verschieden sind; sie wirken „körnig". Feinkörnige Gesteine erscheinen gleichförmig einfarbig. Reichtum an großen, gut spaltbaren Mineralien (Feldspate, Glimmer, auch Hornblende) gibt wegen der spiegelnden Flächen lebhafteren Glanz; dichte oder poröse Gesteine haben matte Bruchflächen. Bei richtungslos körnigen Gesteinen zeigen sie in jeder Richtung das gleiche Aussehen, bei schieferigen oder flaserigen oder schichtigen Gesteinen ein anderes parallel zur Schieferung (auf dem Hauptbruche) als senkrecht dazu auf dem Querbruche. Einschlüsse, Adern und Gänge, Fossilreichtum, Kugelbildung unterbrechen die gleichmäßige Beschaffenheit der Bruchflächen und sind teils erwünscht, wenn sie angenehme Farbenzeichnungen hervorrufen, teils störend.

Die Gesamtwirkung von Gesteinsflächen wird oft durch Politur gehoben, dadurch auch ein Gegensatz zu grob behauenen oder gestockten Stücken erzielt. Die Politurfähigkeit hängt ab von der Art der Gemengteile und der Verbandfestigkeit. Nicht polieren lassen sich im allgemeinen Sandsteine, Tuffe, tonige Kalksteine, Trachyte, poröse Gesteine. Bei Gesteinen mit ungleich harten Gemengteilen ragen die harten reliefartig etwas über ihre weichere, mattere Umgebung hervor. Weiche und zugleich gut spaltbare Mineralien, wie z. B. Glimmer in Granit und Gneis, Chlorit in Diabas, bleiben ebenso wie Erze (Magnetit, Titaneisen, Pyrit) immer etwas matt, ohne daß geringer Härtegrad an sich Politur verhinderte; Marmor und Serpentin z. B. nehmen guten Glanz an. Nur bei Gesteinen mit Härte 2 und darunter (Talkschiefer, Topfstein) ist Polieren unmöglich.

Literatur. ***Hirschwald,*** *Handbuch der bautechnischen Gesteinsprüfung. Berlin 1911.* — ***Derselbe,*** *Bautechnische Gesteinsuntersuchungen. Berlin, seit 1910.* — ***Herrmann,*** *Steinbruchindustrie und Steinbruchgeologie. Berlin 1899.*

R. Reinisch.

Geuther
Anton.

Wurde am 23. April 1833 in Neustadt (Koburg-Gotha) geboren, starb am 23. August 1889 in Jena, wo er seit 1863 als Ordinarius der Chemie gewirkt hat, nachdem er als Schüler Wöhlers in Göttingen einige Jahre Dozent gewesen war. Seine zahlreichen Experimentaluntersuchungen, die in den Annalen der Chemie, dem Journal für praktische Chemie, der Zeitschrift für Chemie und der Jenaischen Zeitschrift für Chemie und Naturwissenschaften erschienen, gehören meist der organischen Chemie an, einige aus früherer Zeit der anorganischen. Besonders die Arbeiten, die sich mit dem Acetessigester beschäftigen, sind grundlegend gewesen. Sein Lehrbuch der Chemie 1869 gründet sich auf die Typenlehre, enthält aber auch eigene Gedanken. Außerdem hat Geuther für den Laboratoriumsunterricht Anweisungen zur chemischen Analyse geschrieben.

E. von Meyer.

Gewebe.
Gewebe der Tiere.

Organe. II. Nervengewebe: a) Ganglienzellen. b) Nervenfasern. c) Endigungen der Nervenfasern.

Allgemeines. Die tierischen Organismen, an deren Spitze der Mensch steht, bauen sich auf aus Zellen. Die Zelle ist aber nicht bloß der Baustein der Organismen, sie ist auch der Elementarorganismus, denn jeder Organismus, auch der Mensch, geht als Individuum aus einer Zelle, dem befruchteten Ei hervor. Der fertig gebildete Körper der Tiere und des Menschen ist ein Komplex von Organsystemen. Jedes Organsystem besteht aus einer Mehrheit von Organen, die in ihrem Zusammenwirken einer bestimmten Funktion dienen. Wie der Organismus sich aus Organsystemen aufbaut, so besteht jedes Organsystem aus Organen. Jedes Organ setzt sich seinerseits zusammen aus verschiedenen Geweben, die sich in mannigfaltiger Weise durchdringen; und jedes Gewebe besteht aus besonders ausgebildeten Zellen oder dem Produkte von deren Tätigkeit. Die Verschiedenheit dieser Zellenkomplexe, die wir als Gewebe bezeichnen, ist die Folge einer Arbeitsteilung, die sich bei den höheren Organismen ausgebildet hat. Je höher ein Organismus ausgebildet ist, um so vollkommener ist diese Arbeitsteilung durchgeführt, um so vollkommener ist auch jene Verschiedenheit der Gewebsformationen nachweisbar, die als die Folge der Arbeitsteilung erscheint und als anatomische Differenzierung bezeichnet wird. Bei niederen Wirbellosen ist diese Arbeitsteilung erst im Werden, sie ist noch lange nicht so durchgeführt wie bei höheren Wirbellosen und bei Wirbeltieren. Deshalb ist in einer Gewebsformation niederer Wirbelloser noch viel mehr enthalten als in einer solchen Bildung höherer Formen. Daraus ergibt sich, daß der Begriff eines Gewebes kein einheitlicher ist. Ein Gewebe z. B. einer Meduse enthält noch sehr mannigfaltige Zellen und Zellprodukte und ist bei höheren Organismen vertreten durch eine Mehrheit ganz gesonderter Gewebsbildungen, von welchen jede für sich aus ganz gleichartigen Zellen und deren gleichartigen Tätigkeitsprodukten besteht. Bei den höchsten Organismen, den Wirbeltieren, finden wir als den am weitesten fortgeschrittenen Zustand eine große Anzahl ihrem Bau nach scharf unterscheidbarer Gewebsformationen, welche ganz klar dahin zu definieren sind, daß ein Gewebe einen Komplex von gleichartig und zwar sehr einseitig ausgebildeten Zellen und deren ebenfalls gleichartigen Derivaten darstellt. Die Einseitigkeit der Ausbildung bedeutet zwar für die einzelne Zelle einen Verlust (sie hat viele Funktionen an andere Zellen abgegeben und für sich nur eine einzige behalten). Für den Organismus aber bedeutet diese einseitige Ausbildung seiner Elemente einen großen Fortschritt, denn die Zelle wird diese einzige Funktion, die sie als Teil des ganzen Organismus in dessen Dienst ausübt, um so vollkommener leisten können. Auf diese Weise bedingt also die fortschreitende, immer einseitiger werdende Ausbildung der Zellen und Gewebsbildungen in morphologischem Sinne einen sehr bedeutsamen Fortschritt.

Einteilung der Gewebe. Man pflegt die Gewebe nach ihrer physiologischen Bedeutung für den Organismus in zwei Gruppen einzuteilen: in I. vegetative und II. animale Gewebe. Die vegetativen Gewebe teilt man wiederum ein in 1. Epithelgewebe (Flächengewebe), 2. Gewebe der Bindesubstanzen, welchen man noch anschließt 3. das Blut und die Lymphe, sowie 4. das Fettgewebe und 5. die Chromatophoren (mit Farbstoffkörnchen beladene Bindegewebszellen). Die animalen Gewebe teilt man ein in 1. das Muskelgewebe und 2. das Nervengewebe.

Grundlage und Aufbau der Gewebe. Die verschiedenen Gewebsbildungen sind bei höheren Wirbellosen und Wirbeltieren wohl zu unterscheiden, nicht aber bei niederen Wirbellosen, z. B. Cölenteraten. Wenn wir uns nun die Gewebe vor Augen führen wollen, so beginnt man wohl am zweckmäßigsten mit den Geweben der niederen Wirbellosen, denn von diesen aus wird auch die Art und Weise verständlich, in welcher sich unter fortschreitender Arbeitsteilung die anatomische Differenzierung vollzogen hat. Wenn auch bei niederen Tieren die gesonderten Gewebe noch nicht wie bei höheren Formen bestehen, so sind doch bereits ihre Substrate nachweisbar und wir können, wenn wir von da aus den Werdegang, wie er sich naturgemäß abspielt, verfolgen, für den so sehr komplizierten Befund bei höheren Formen ein Verständnis gewinnen, weil wir dann wissen, wie er entstanden ist.

Der Baustein der Gewebe ist die Zelle (Fig. 1). Sie besteht 1. aus dem Zellkörper oder dem Protoplasma, 2. dem Zellkern oder Nucleus, 3. dem Zentralkörperchen oder Centrosoma.

Das Protoplasma ist eine farblose Substanz von der Konsistenz des rohen Hühnereiweißes. Es ist ein Gemisch von Eiweißkörpern, die Träger der Lebenserscheinungen sind. Die Art seiner Struktur wird verschieden aufgefaßt: 1. als Schaumstruktur (Bütschli): beide Stoffe (Plasma und Enchylem) sind wie Luft und Seifenwasser im Seifenschaum gemischt; 2. Gerüststruktur (Flemming, v. Kupffer): die

festere Substanz bildet ein fadiges Gerüst in der dünner flüssigen Substanz (Filar- und Interfilarmasse); 3. Micellartheorie (Altmann): in einer dünner flüssigen Substanz sind konsistentere Körner (Bioblasten, Plasmosomen) eingelagert. — Im Plasma sind ferner wechselnde Einschlüsse verschiedener Art, in flüssiger, körniger oder fibrillärer Form, enthalten (Verbrauchsstoffe oder Differenzierungsprodukte der Zelle), die man als Paraplasma zusammengefaßt hat. Flüssigkeit bildet Vakuolen im Plasma. In neuerer Zeit sind fibrilläre Gebilde, oft auch aus Körnchenreihen bestehend gefunden worden [Chondriomiten, Mitochondrien (Meves)], in welchen man u. a. die embryonale Grundlage späterer Fibrillen verschiedener Art annimmt.

Der Kern liegt als etwas festeres und stärker lichtbrechendes Gebilde von rundlicher, länglicher oder in seltenen Fällen komplizierterer Form im Plasmakörper. In der ruhenden Zelle ist er durch eine Membran umgeben und enthält den Kernsaft mit geformten Teilen: ein Gerüstwerk feiner Fasern (Linin), das Nuklein oder Chromatin in verschiedener Form, gelöst, in Körnern oder Fäden. Ein häufig nachweisbares größeres körniges Gebilde aus Paranuklein bildet den Nukleolus, das Kernkörperchen, das auch in Mehrzahl (z. B. in unreifen Eizellen) vorkommt. Das Chromatin bildet in den Zellen, die sich zur Teilung anschicken, die Chromosomen, die in konstanter Zahl auftreten und rundliche, stäbchen- oder fadenförmige Gestalt haben.

Das Centrosom liegt im Plasma neben dem Kern, nicht immer sichtbar tritt es deutlich hervor, wenn eine Zelle sich zur Teilung vorbereitet. Dann erscheint eine Strahlenfigur: die Sphäre, in deren Mitte ein heller Hof sichtbar ist. Letzterer enthält ein, oder in vielen Gewebszellen zwei feinste Körner, die Centriolen. Diese sind nur durch bestimmte Färbung (Eisenhämatoxylin) sichtbar zu machen. Ihre Struktur, die jedenfalls außerordentlich kompliziert ist, konnte bis jetzt mit den stärksten Vergrößerungen nicht nachgewiesen werden.

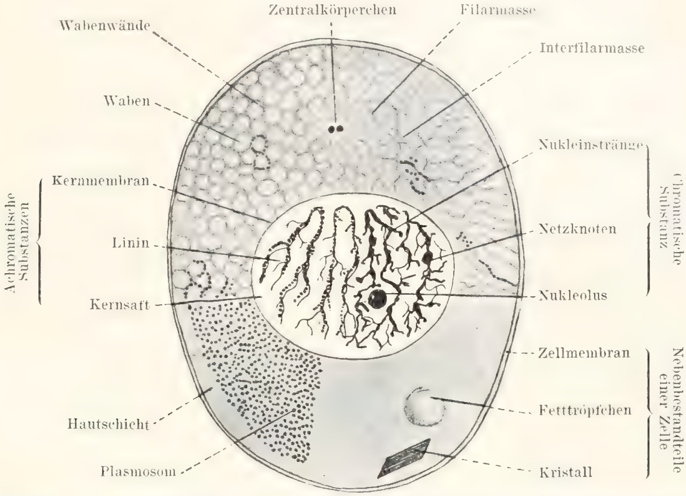


Fig. 1. Schema der tierischen Zelle, die verschiedene Beurteilung der Plasmastruktur darstellend: oben links: Schaumstruktur; oben rechts: Gerüststruktur; unten links: Struktur nach der Micellartheorie. Nach Stöhr.

Die Zellen sind im allgemeinen mikroskopisch kleine Gebilde. Die größte Zelle des Menschen ist die Eizelle, die kugelförmig, einen Durchmesser von 0,2 mm besitzt. Die roten Blutkörperchen haben einen Durchmesser von nur 0,0075 mm. Die größten Zellen der tierischen Organismen sind die Eizellen der Vögel.

Die Zelle hat als lebendes Gebilde die Fähigkeit Substanzen aufzunehmen, zu verarbeiten und synthetisch sich ähnlich zu machen, zu assimilieren. Dadurch vermehrt sie ihre Substanz, sie wächst. Ihre Wachstumsfähigkeit ist eine beschränkte und wenn sie die Grenze der Ausbildung erreicht hat, so teilt sie sich. Die Fähigkeit der Teilung

ist die Vorbedingung für das Zustandekommen mehrzelliger Organismen. Die Zelle kann aber auch Substanzen verarbeiten zu anders gearteten Stoffen und in sich zu verschiedenen Zwecken ansammeln.

Wir kennen das große Reich der Protozoen: bei ihnen trennen sich nach der Teilung die Schwesterzellen und jede Zelle führt ihr Einzelleben weiter, dabei kann sie mannigfaltige Komplikationen erfahren, Ausbildung von Fibrillen im Zellkörper, von stützender oder kontraktiler Bedeutung, Bildung von festen Hüllen (Cuticula), von Flimmerhaaren (Cilien oder Geißelfäden). Auch anorganische Substanzen kann sie aufnehmen und zur Bildung eines Skelettes verwenden (Kieselsäure oder verschiedene Kalksalze). Diese Ausbildungen haben deshalb weitere Bedeutung, weil sie uns bei der Betätigung der einseitig ausgebildeten Zellen höherer Organismen bei der Gewebsbildung wieder entgegentreten. Die Protozoen sind die Organismen, welche stets einfache Zellen bleiben. Im Gegensatz dazu stehen die Metazoen. Wenn zwei durch Teilung aus einer Zelle entstandene Schwesterzellen sich nicht voneinander trennen, sondern sich weiter teilend verbunden bleiben, so bilden sie eine Zellkolonie, einen Zellenstaat: dies ist die Grundlage des Metazoenkörpers. Der niederste Zustand ist durch die Algengruppe der Volvocineen dargestellt. Bei ihnen bilden die Zellen in flächenhaftem Zusammenschluß Tafeln, oder sie formieren Hohlkugeln, deren Wandung sie bilden. In beiden Fällen handelt es sich um die Bildung von Zelllamellen, und eine aus Zellen gebildete Lamelle ist ein einfaches Epithelgewebe (Fig. 2). Das Epithel ist somit das Urgewebe. Wie in der

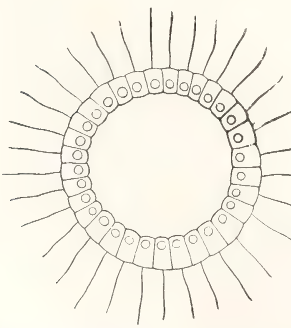


Fig. 2. Keimblase eines Seeigels, Durchschnitt. Blastoderma, Urepithelgewebe aus gleichartigen Zellen gebildet. Diese besitzen an der freien Oberfläche Geiselfäden, durch deren Bewegungen der Keim schwimmt. Nach Selenka. Aus Hatscheks Lehrbuch der Zoologie.

Organismenreihe das Epithelgewebe zuerst auftritt, so sehen wir auch bei der Entwickelung des Einzelwesens in der ganzen Tierreihe und ebenso beim Menschen die ersten Anlagen der Organsysteme, die Urorgane, das sind die Keimblätter, in Form von Epithelgeweben, auftreten. Aus diesen gehen alle anderen Gewebe in verschiedener Weise hervor.

A. Vegetative Gewebe.

Wir beginnen demnach mit der Betrachtung der Gewebe der Epithelien:

I. Die Epithelien.

Die Epithelien sind Zelllamellen, welche die freien Flächen des Körpers überkleiden, und zwar sowohl innere wie äußere; wir sehen z. B., daß die ganze Körperoberfläche von einem Epithel, dem Oberhautepithel oder der Epidermis überdeckt ist; ebenso ist die Innenfläche des Darmkanals von dem Epithel der Darmschleimhaut ausgekleidet, sämtliche Lymph- und Blutgefäßröhren sind von einem Epithel, dem Gefäßendothel ausgekleidet und ebenso die großen Körperhöhlen von dem sogenannten Serosaepithel. Alle Epithelien setzen sich nur aus Zellen zusammen, die dicht zusammengelagert sind; sie berühren sich nicht direkt, sondern zwischen den benachbarten Zellen findet sich ein feiner Spaltraum, der von Flüssigkeit erfüllt ist (Fig. 3); diese wird von zahlreichen

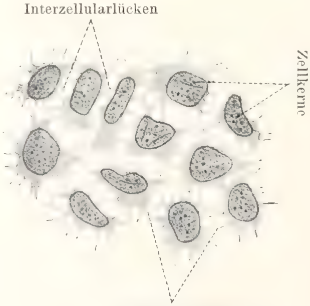


Fig. 3. Plattenepithelzellen der Kiemenplatte einer Salamanderlarve zur Demonstration der Interzellularstruktur. Nach Stöhr.

feinen Protoplasmafortsätzen der Zellen durchsetzt, durch welche die Zellen miteinander verbunden sind (Interzellularstruktur).

Einteilung der Epithelien. Man hat die Epithelien nach verschiedenen Gesichtspunkten eingeteilt. Nach ihrer Herkunft unterscheidet man 1. ektodermale, 2. ento-

dermale, 3. Mesodermale Epithelien. Nach der Form der Zellen unterscheidet man 1. kubisches, 2. Zylinder- und 3. Plattenepithel (Fig. 4); nach der Schichtung: 1. ein- und 2. mehrschichtiges Epithel; nach der Funktion und dementsprechend besonderen Ausbildung der Zellen: 1. Deckzellen, 2. Sinnesepithel, 3. Flimmerepithel, 4. sezernierendes oder Drüsenepithel, 5. resorbierendes, und 6. Pigmentepithel.

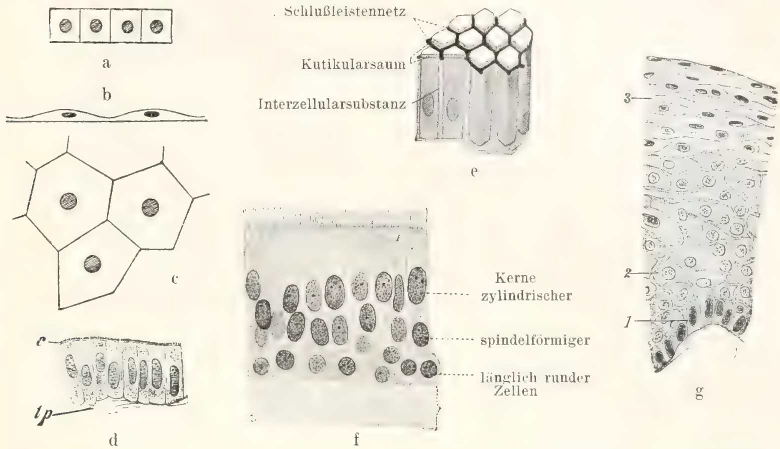


Fig. 4. Verschiedene Formen von Epithelgeweben in senkrechtem Schnitt, a einschichtiges kubisches Epithel; b einschichtiges Plattenepithel; c dasselbe im Flächenbild; d einschichtiges Zylinderepithel (Darmkanal des Menschen); c Cuticularsaum; e Schema des einschichtigen Zylinderepithels zur Demonstration des Cuticularsaums und der Schlußleisten; f mehrschichtiges Zylinderepithel mit Flimmerhaaren; g mehrschichtiges Plattenepithel.

1. Deckzellen: kubisch platt oder zylindrisch, haben an der freien Oberfläche eine Cuticula, oder sind verhornt.

2. Sinnesepithelzellen: haben meist zylinder- oder fadenförmigen Zellkörper, auch birnförmige kommen vor. Ihr Kern ist langgestreckt oder rundlich. An ihrer freien Oberfläche sind sie mit kurzem starrem Fortsatz versehen, dem Sinnesstift. Sie stehen in verschiedener Weise zu Nervenfasern in Beziehung, indem eine Nervenfaser entweder als die kontinuierliche Fortsetzung von der Basis der Zelle in die Tiefe tritt, oder indem eine Nervenfaser zur Zelle tritt und diese mit ihren endbäumchenartigen Aufzweigungen umspinnt.

3. Flimmerepithel: die freie Oberfläche der Zellen dieses Epithels ist mit feinen fadenförmigen Fortsätzen versehen, die lebhaft schwingende Bewegungen ausführen können. Die Flimmerhaare, auch als Cilien oder Wimpern bezeichnet, sind aktive Bewegungsorgane der Zelle. Jedes Flimmerhaar geht von einem unter dem Kutikularsaum der Zelle gelegenen Basalkörperchen aus, von welchem meist noch feine Streifungen als Wimperwurzeln in die Tiefe des Zellkörpers verfolgbar sind. Flimmerzellen kommen nicht nur im Epithelgewebe vor, sondern auch frei bewegliche Zellen können Cilien tragen: die Infusorien. Besitzt eine Zelle nur eine einzige stark ausgebildete Cilie, so bezeichnet man diese als Geißelfaden. Geißelzellen sind viele Algensporen und die Flagellaten, sowie die Spermatozoen der meisten Tiere. Epithelien aus Geißelzellen sind bei Spongien und Cölenteraten sehr verbreitet.

4. Drüsenepithelien: sind dadurch charakterisiert, daß ihre Zellen im Plasmakörper bestimmte Stoffe ausbilden, die sie an der Oberfläche abgeben. Es gibt Drüsenzellen, die die Tätigkeit der Ausbildung des Sekrets öfter wiederholen können, während andere nur einmal ihr Sekret bilden: die Abgabe des Sekrets ist zugleich die Auflösung der Zelle. Drüsenepithelien werden sowohl im Ektoderm, wie im Entoderm und Mesoderm ausgebildet.

5. Resorbierendes Epithel: fast alle Epithelien haben die Fähigkeit unter bestimmten Verhältnissen Stoffe, die mit ihrer Oberfläche in Berührung kommen, aufzusaugen, ohne daß besondere Einrichtungen hierfür bestehen. Die resorbierenden Zellen des Darmepithels ragen entweder mit nacktem Plasmakörper, der amöboide Fortsätze aussenden kann, ins Darmlumen vor, oder sie sind mit einem aus Chitin bestehenden Kutikularsaum versehen, der, von Porenkanälchen durchsetzt, für den Speisebrei durchgängig ist. An Stelle des Kutikularsaums kommt auch ein feiner Besatz von starren Borsten vor, Bürstenbesatz. Zwischen den Cuticulis, resp. Bürstenbesätzen der benachbarten Zellen besteht ein Netzwerk starrer Kittleisten.

6. Pigmentepithel: besteht aus Zellen, in

deren Plasmakörper feine Farbstoffkörner ausgebildet wurden und eingelagert sind.

Alle Epithelien besitzen eine basale und eine freie Oberfläche und alle Epithelzellen sind polar differenziert, d. h. sie besitzen einen basalen und einen freien Pol. Die Epithelzellen sind in den meisten Fällen lebende protoplasmatische Elemente, in manchen Fällen aber erfahren sie chemische Umwandlungen, wobei sie absterben, z. B. Verhornung.

Ausbildung der Epithelien. Der spezielle Bau eines Epithels hängt ab von dessen Anordnung im Organismus, durch diese sind die Reize bedingt, welche auf ein Epithel wirken. Auf diese Reize reagiert das Epithel und bildet sich dementsprechend aus. Man braucht nur das Oberhautepithel und das Epithel der Darmschleimhaut zu vergleichen, um das zu verstehen. Auf die Oberhaut wirkt direkt das äußere Medium, auf die Darmschleimhaut wirkt die Nahrung, welche den Darm passiert. Daraus ergibt sich eine ganz verschiedene Funktion, die auch im ungleichen Bau zum Ausdruck kommt. Auf dieses Beispiel ist näher einzugehen, es hat besondere Bedeutung, weil gerade bei der Bildung dieser beiden Epithelien die erste Arbeitsteilung und daraus folgende anatomische Differenzierung der vielzelligen Organismen (Metazoen) sich vollzieht.

Bei allen Metazoen sehen wir nach den ersten Entwickelungsvorgängen, die zur Bildung einer Keimblase führen, durch Einstülpung, oder nach anderer Ansicht bei gewissen Formen durch Delamination, die Gastrula entstehen. Während die Wandung der Keimblase aus gleichartigen Zellen in epithelialer Anordnung, dem Blastoderm, besteht, besitzt die Gastrula eine zweischichtige, ebenfalls epitheliale Wandung. Die beiden Lamellen stellen die primären Keimblätter, das äußere Keimblatt oder Ektoderm (Epiblast), das innere Keimblatt oder Entoderm (Hypoblast) dar (Fig. 5). Aus diesen entwickelt sich dann in verschiedener Weise als drittes Keimblatt das mittlere, oder Mesoderm (Mesoblast), welches bei niederen Formen als eine zwischen den primären Keimblättern entstehende Stützlamelle auftritt, in welche später Zellen einwandern. In dieser Form ist das mittlere Keimblatt kein Epithelgewebe, sondern stellt die erste Anlage der Stütz- oder Bindegewebe dar. Bei höheren Wirbellosen und allen Wirbeltieren aber bildet sich das mittlere Keimblatt zum Teil durch Ausstülpung vom Entoderm aus und stellt dann ebenfalls ein Epithelgewebe dar. Daraus ergibt sich, daß alle drei Keimblätter Epithelgewebe bilden können. Schon bei der zweischichtigen Gastrula gleichen die Zellen des äußeren Keimblattes nicht mehr denen des inneren; die Zellen werden verschieden, different voneinander, sie differenzieren sich, da sie in ganz verschiedener Beziehung zur Umgebung stehen und als Teile eines Organismus ganz verschiedene Funktionen übernehmen; diesen entsprechend bilden sie sich ungleich aus.

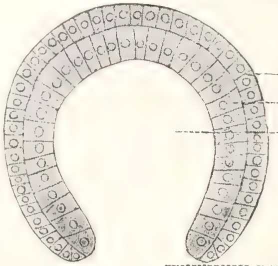


Fig. 5. Gastrula des Amphioxus. Durchschnitt. ak äußeres Keimblatt (Ektoderm); ik inneres Keimblatt (Entoderm), erste Differenzierung des Epithels; ud Urdarm; u Urmund.

Die Stoffe, welche die Zellen aufnehmen und verarbeiten, werden nicht immer assimiliert, d. h. werden nicht immer zur Vermehrung der Zellsubstanz verwendet, sondern die Zelle kann aus ihnen auch andere Stoffe synthetisch ausbilden, die verschiedenen Zwecken der Zelle und des Organismus dienen; die Zelle kann z. B. Schleim ausbilden, den sie dann wiederum abgibt. Sie wird damit zu einer sekretbildenden oder Drüsenzelle. Die Zelle kann auch Substanzen ausbilden, welche sie an ihre Oberfläche ablagert, wo sie erhärten: auf diese Weise entstehen Zellmembranen, Cuticulae z. B. aus Chitin. Auch Farbstoffe kann sie aus aufgenommenen Ingredienzien ausbilden, die in Körnchenform oder gelöst die Zelle erfüllen. Alle diese Substanzen sind das Produkt der Tätigkeit des Zellkörpers. Ob daran der Kern aktiv beteiligt ist, ist nicht sicher nachgewiesen. Diese Betätigungen der Zellen spielen gerade bei dem Ausbau der Epithelien eine große Rolle. Andererseits können die Zellen auch Substanzen, Schleim und andere Stoffe, sowie Fibrillen verschiedener Art, ausbilden, die an die Oberfläche der Zelle gelangen und als Grundsubstanzen, Interzellularsubstanzen dauernd im Organismus bleiben und auch an den Stoffwechselvorgängen teilnehmen. So werden Produkte der Tätigkeit der Zellen Bestandteile der tierischen Gewebe (Bindesubstanzen, Muskelfibrillen, Nervenfibrillen).

1. Epithelien der Wirbellosen. Das Epithelgewebe der Cölenteraten ist sehr ungleichwertig in morphologischem Sinne: im allgemeinen einschichtig zeigt

es bei Hydroidpolypen und Aktinien an seiner Basis Sonderungsvorgänge, die es in ganz anderem Sinne als bei Wirbeltieren zu einem mehrschichtigen Gewebskomplex machen. An seiner Basis finden Wachstumsvorgänge statt, Ausbildung von Fibrillen kontraktiler und nervöser Art, welche die stammesgeschichtliche Anlage des Muskelgewebes und des Nervengewebes höherer Formen darstellen. Diese Teile können sich in Form einzelner Elemente oder durch Auswachsen von Lamellen als mehrzellige Gewebseinheiten vom Epithel ablösen und selbständig werden. Solange sie noch mit dem Epithel in Verbindung sind, haben wir natürlich in einem solchen Gewebe ein viel komplizierteres morphologisches Gebilde vor uns, als es das Epithel darstellt, nachdem es jene Muskel- und Nervenelemente abgestoßen hat. Auch hierbei vollzieht sich unter dem Vorgange einer fortschreitenden Arbeitsteilung eine anatomische Differenzierung der Gewebe. Bei manchen Cölenteraten bleiben Muskel- und Nervenelemente dauernd in Zusammenhang mit ihrem Mutterboden, dem Epithel, bei anderen lösen sie sich ab. Nach der Ablösung ist das Epithel stets einschichtig. Auch in diesem Epithel können die einzelnen Zellen eine sehr verschiedene Ausbildung erfahren.

Bei den Spongien ist die gewebliche Differenzierung noch wenig ausgebildet, jede Zelle hat noch die verschiedensten Funktionen und größere Selbständigkeit, als bei anderen Metazoen (Fig. 6). Im ektodermalen

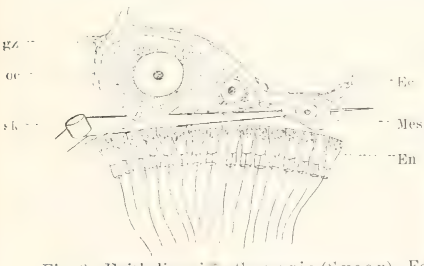


Fig. 6. Epithelien einer Spongie (Sycon). Ec ektodermales Epithel; En entodermales Epithel (Kragenzellen); Mes Mesoderm; sk Kalkskelettnadel; gz Bindegewebszelle des Schleimgewebes; ov Eizellen. Aus Hatschek. Nach F. E. Schultze.

Epithel finden sich platte, sehr zarte große Zellen, welche ramifizierte Fortsätze in die Tiefe senden. Im Entoderm findet man größere Elemente, vielfach Geißelzellen und die charakteristischen Kragenzellen, die an die einzellig lebenden Flagellaten erinnern. Die zierlichen Kalk- und Kieselsäureskelette, welche von mesodermalen Zellen ausgebildet werden, erinnern an andere Protozoen (Foraminiferen und Radiolarien).

1a) Ektodermales Epithel. Bei Cnidariern findet man im ektodermalen Epithel Schleimzellen verschiedener Art, Flimmerzellen, mit Kutikularsäumen versehene Zellen und die für diese Gruppe charakteristischen Cnidoblasten: Kubische oder zylindrische Zellen mit kurzem Stiftfortsatz (Cnidocil),

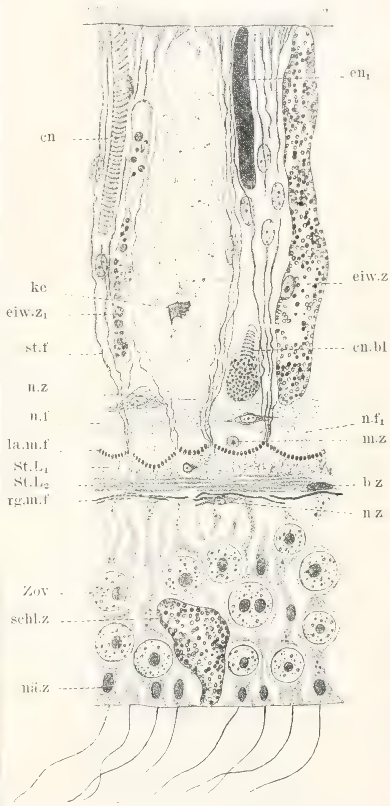


Fig. 7. Querschnitt durch den Tentakel einer Actinie. Im ektodermalen Epithel zu unterscheiden: stf fadenförmige Deckzellen mit zarter oberflächlicher Cuticula; cn Cnidoblastenzelle; ke Schleimzelle; eiw.z Drüsenzelle; n.z Nervenzelle; n.f Nervenfaserschicht; la.m.f Muskelfibrillen im Querschnitt; $St.L_1$ und $_2$ mesodermale Stützlamelle; b.z Bindegewebszelle. Am entodermalen Epithel sind zu unterscheiden: nä.z resorbierende Entodermzellen mit Geiselfaden und basalen Muskelfibrillen (rg.m.f); schl.z sezernierende Schleimzelle; zov Parasiten (Zooxanthellen). Nach K. C. Schneider.

dessen Reizung die Entleerung der Nesselkapseln zur Folge hat. Diese Nesselkapseln sind im Zellkörper gelegene ovale Tropfen ätzender Flüssigkeit, die einen spiralig aufgewundenen Faden enthält, der auf äußeren Reiz hin mitsamt der Flüssigkeit herausgeschleudert wird. Das ganze Epithel ist in der Regel einfaches Zylinderepithel (Fig. 7).

Von weiteren Differenzierungen des ektodermalen Epithels bei Wirbellosen ist hervorzuheben, daß bei wasserlebenden und in feuchter Erde lebenden Formen ein einschichtiges Schleimhautepithel besteht; zwischen schleimbildenden Zellen sind Deckzellen mit Kutikularsäumen ausgebildet. In Jugend- und Larvenstadien ist auch häufig Flimmerepithel entwickelt (Würmer, Echinodermen-, Crustaceen-, Molluskenlarven). Bei Echinodermen besteht es aus niedrigen platten Zellen, nur an den Füßchen und an den Bauchfurchen findet sich kubisches oder Zylinderepithel. Bei manchen Anneliden (Hirudo) und Mollusken (Schnecken) sind die Schleimzellen größer ausgebildet und sinken mit ihrem kolbigen Plasmakörper in die unterliegende Bindegewebsschicht ein. Der Plasmakörper enthält entweder glashellen Schleim, oder dieser ist in Form feiner Tröpfchen im Zellkörper verteilt und verleiht ihm eine trübkörnige Struktur. Der Kern ist rundlich oder abgeplattet und liegt in der Tiefe der Zelle, wandständig. Der Hals der flaschenförmigen Zelle durchsetzt als feines Röhrchen das Epithel und mündet an der freien Oberfläche aus, er fungiert als Ausführgang (Fig. 8).

Bei luftlebenden Formen der Wirbellosen mit lufttrockener Haut (Insekten)

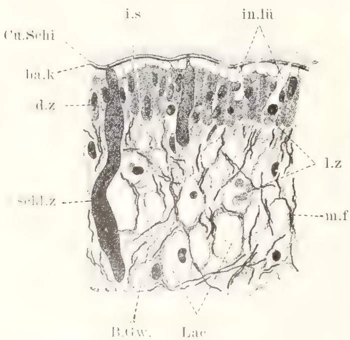


Fig. 8. Ektodermales Epithel einer Muschel (Anodonta) mit unterliegendem Bindegewebe und Mesenchymmuskelzellen (m.f); d.z Zylinderzellen mit Cuticularsäumen; schl.z Schleimzellen mit ihrem Drüsenzellkörper in die Tiefe gerückt. Senkrechter Schnitt. Nach K. C. Schneider.

fehlen schleimbildende Zellen im ektodermalen Epithel. Es besteht eine Lage kubischer Zellen (Matrix), die eine mächtige aus Chitin bestehende Cuticula ausbilden. Ihre zierlichste und komplizierteste Ausbildung erfahren die Kutikularbildungen in den feinen Haaren vieler Insekten und den Schuppen der Schmetterlinge. Bei den Haarbildungen, die aus Chitin bestehende Borsten darstellen, ist ein Epidermisbezirk in die Tiefe gesunken als Keimlager der Borste. Daß solche Bildungen das Leben in der Luft nicht notwendig voraussetzen, ergibt sich daraus, daß Hautborsten von ähnlichem Bau auch bei gewissen Formen der Würmer, bei den Chaetopoden (Borstenwürmern), bestehen. Auch bei Krebsen ist der Hautpanzer eine mächtige Cuticula, welche von dem einschichtigen kubischen Oberhautepithel abgesondert ist. Sie enthält außer Chitin sehr reichlich anorganische Substanz (Kalksalze).

1b) Entodermales Epithel. Das entodermale Epithel besteht bei Cnidariern vielfach aus großen kubischen Zellen, die einen Geißelfortsatz tragen. Ihr Zellkörper zeigt große, mit Flüssigkeit gefüllte Vakuolen. Auch kann man häufig in ihrem Plasma Körnchen resorbierter Nahrung nachweisen (Fig. 9). Bei Würmern und höheren

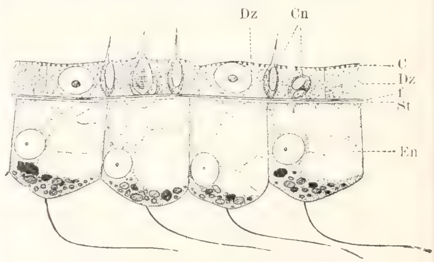


Fig. 9. Durchschnitt der Körperwand einer Hydra. Dz Ektodermepithel; Cn Cnidoblasten; C Cuticula; En entodermales Epithel mit Vakuolen und Geißelfäden. Nach F. E. Schulze.

Wirbellosen findet sich im Vorderdarm häufig Flimmerepithel, im Magendarmkanal Zylinderepithel: teils mit Bürstenbesatz versehene resorbierende, aufsaugende Zellen, teils absondernde, sezernierende Schleim- oder andere Drüsenzellen. Besonders erwähnt seien Epithelbezirke im Vorderdarm der Schnecken, welche komplizierte Cuticulae (Radula) zur Zerkleinerung der Nahrung ausbilden, ferner die großen langgestielten Speicheldrüsenzellen vieler Arthropoden, sowie die Spinndrüsen der Insektenlarven, schlauchförmige Drüsen, deren Wandung aus einschichtigem Epithel von großen kubischen

Zellen gebildet wird, die mächtige verästelte Kerne besitzen. Auch die schlauchförmigen Malpighischen Gefäße der Insekten am Mitteldarm besitzen eine Wandung aus großen kubischen Epithelzellen mit verästelten Kernen (Fig. 10). Im allgemeinen



Fig. 10. Epithelzelle mit verästeltem Zellkern aus der Spinndrüse der Seidenraupe. Nach Helm. Aus Hatschek.

ist das entodermale Epithel bei den verschiedenen Klassen der Wirbellosen viel gleichartiger, eintöniger ausgebildet als das ektodermale, da es ja überall die gleiche Funktion hat und die Aenderung des äußeren Mediums keinen Einfluß auf dasselbe gewinnt.

1c) Mesodermales Epithel. Das mesodermale Epithel der Wirbellosen stellt, wo es vorhanden (Anneliden, Echinodermen), ein zartes einschichtiges Plattenepithel (Endothel) dar mit gezähnelten Zellgrenzen. Auch die Blutgefäße sind von solchem Epithel ausgekleidet. Bei manchen Formen trägt das Coelomepithel zarte Flimmerhaare (Asteroiden). Auch besitzen diese Zellen einen feinen basalen Faserabschnitt (Stützfasern). Hier ist also das Epithel noch sehr primitiv, die Arbeitsteilung ist noch nicht durchgeführt. Auch bei Anneliden besitzen die Peritonealepithelzellen häufig Flimmerhaare. Zu den mesodermalen Epithelien gehören auch die Nierenepithelien und das Keimepithel. Das Nierensystem ist in einfachstem Zustand durch eine einzige Zelle dargestellt (Ascariden), die einen langen Schlauch formiert, das Lumen ist dabei ein intrazellulares. Bei höheren Formen, z.B. Nemertinen, bestehen Schläuche, die mit Zylinderzellen ausgekleidet sind, diese tragen einen hohen Stäbchen- oder Bürstenbesatz. Die Terminalzellen am Ende der Nierenkanälchen sind kolbig verdickte Zellen, die mächtige, weit ins Lumen hineinragende verklebte Flimmerhaare, sogenannte Wimperflammen tragen. Bei den Mollusken sind die Nierenkanälchen von sehr verschiedenem Epithel ausgekleidet: Kubisches oder Zylinderepithel ohne Wimpern und Bürstenbesatz bei Chitonen. Bei Lamellibranchiaten haben die Zellen Stäbchenbesatz, auch einen oder mehrere Geißelfäden, ferner kommen zwischen solchen Zellen auch Schleimzellen vor. Bei Gastropoden findet man Zylinderzellen mit großen Exkretvakuolen, die ein Konkrement einschließen, welches Harnsäure enthält.

Zu den mesodermalen Epithelien gehört bei den meisten Metazoen auch das Keimepithel.

Die Keimzellen sind bei Spongien und Hydroidpolypen Abkömmlinge des Ekto- oder Entoderms. Bei Spongien sind sie sehr selbständig, kriechen im Parenchym umher wie Amöben, die günstigsten Plätze für ihre Ernährung aufsuchend. Von den Würmern an ist die Bildungsstätte der Keimzellen das Mesoderm. Bestimmte Bezirke dieses Epithels stellen ein Keimepithel dar. Aber nicht alle Zellen dieses Bezirks werden zu Keimzellen, sondern ein Teil der Elemente wird zu Stütz-, Ernährungs-, kurz Hilfszellen in verschiedenem Sinne ausgebildet. Die weiblichen Keimzellen (Eier) vermehren sich durch Teilung und lösen sich entweder einfach ab und fallen in die Bauchhöhle (Anneliden), oder es wächst das Keimepithel zu Säcken (Echinodermen, Arachnoiden, Mollusken) oder Schläuchen (Nematoden, Crustaceen, Insekten) aus (Sack- oder Schlauchgonaden), welche direkt nach außen münden. Auch die männlichen Keimzellen bilden sich aus dem Keimepithel. Dieses formiert zunächst kompakte Zellstränge, in welchen aber dann ein Lumen auftritt, so daß auch hier Schläuche entstehen. Während die Eizellen voluminös ausgebildete Zellkörper erhalten, in welchen Dottertröpfchen als Nahrungsmaterial in verschiedener Menge abgelagert werden, sind die Spermatozoen sehr kleine Geißelzellen, deren wichtigster Bestandteil der Kopf ist, welcher die Chromatinsubstanz des Kerns enthält; an diesen schließt sich ein Mittelstück an, welches das Zentrosom enthält und darauf folgt ein Geißelfaden von sehr kompliziertem Bau (fibrilläre Struktur). Die Form der Spermien ist bei Wirbellosen sehr verschieden. Besonders abweichend von der geschilderten Form sind die Spermien der Nematoden, Crustaceen, Myriopoden und Arachnoiden. Beim Flußkrebs sind sie z. B. sternförmig, mit langen starren Fortsätzen.

2. Epithelien der Wirbeltiere. Auch hier kann man die Epithelien nach ihrer Herkunft in ektodermale, mesodermale und entodermale einteilen.

2a) Ektodermales Epithel. Das ektodermale Epithel ist nur bei Amphioxus einschichtiges Zylinderepithel, dessen Elemente zum Teil Cuticulae besitzen, zum Teil Schleimzellen sind. Bei allen höheren Formen ist das Oberhautepithel mehrschichtig und besitzt bei allen Fischen sehr mannigfaltige Schleimzellen, einzellige Drüsen. Unter ihnen seien die Kolbenzellen der Cyclostomen und vieler Teleostier hervorgehoben (Fig. 11 u. 12). Neben ihnen finden sich becherförmige oder flaschenförmige Zellen von sehr verschiedener Größe, welche teils glashellen, teils trüb-

körnigen Schleim ausbilden und lange eingeschlossen enthalten, bis sie im Epithel emporrückend abgestoßen werden. Diese Schleimzellen liegen zwischen einfachen kleinen Zellen zerstreut, die in vielen Schichten ausgebildet sind und deren oberflächlichste

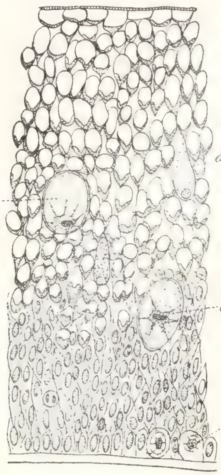


Fig. 11. Oberhautepithel von Bdellostoma. Im senkrechten Schnitt. Die oberflächlichen Schichten werden durch zahlreiche kleine Schleimzellen gebildet. b und c große Schleimzellen; d Körnerzelle. Aus Gegenbaurs vergleichender Anatomie. Nach Maurer.

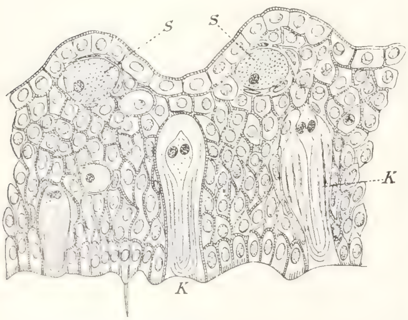


Fig. 12. Oberhautepithel von Petromyzon. Im senkrechten Schnitt. K Kolbenzellen; S Körnerzellen. Aus Gegenbaur. Nach Maurer.

Lage Kutikularsäume trägt. An bestimmten Stellen tritt schon bei Fischen Verhornung der oberflächlichen Epidermiszellen auf (Hornzähnchen der Cyclostomen, Perlausschlag der Knochenfische). Interzellularstrukturen (s. S. 1104) sind stets ausgebildet. In den interzellularen Spalträumen finden sich zahlreiche eingewanderte Lymphzellen. Bei Amphibien ist das ektodermale Epithel ein Schleimhautepithel. Bei Larven erinnert es noch an Fische: zwischen kleinen Zellen, deren oberflächlichste Lage Kutikularsäume trägt, liegen zerstreut große Schleimzellen (Leydigsche Zellen; Fig. 13). Nach der Metamor-

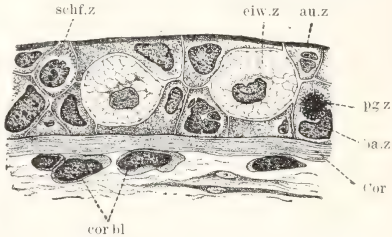


Fig. 13. Oberhautepithel der Salamanderlarve. Senkrechter Schnitt. eiw.z. Leydigsche Schleimzellen. Nach K. C. Schneider.

phose tritt innerhalb des ektodermalen Epithels eine schärfere Arbeitsteilung ein, insofern die Drüsenzellen nicht mehr zerstreut im Epithel liegen, sondern zu Gruppen vereinigt in die Tiefe gesunken sind und kleine kugelförmige Bläschen (alveoläre Drüsen) bilden (Fig. 14). Die sekretbildenden Zellen, welche diese Drüsenbläschen auskleiden, sind sehr verschieden gebaut, entsprechend der großen Mannigfaltigkeit der chemischen Zusammensetzung des von ihnen gebildeten Schleims. Zwei Arten von Zellstrukturen seien besonders hervorgehoben: 1. Zellen, deren mächtiger Plasmakörper dicht erfüllt ist mit kleinen Sekrettröpfchen, die der Zelle ein trüb-körniges Aussehen verleihen: solche Zellen enthalten einen großen kugeligen, zentral angeordneten Kern; sie finden sich überall in der Haut der Amphibien, besonders in den sogenannten Parotiden am Kopf der Kröten und in den Rückendrüsen der Salamander. 2. Zellen, die kleiner sind: ihr Zellkörper ist mit glashellem Schleim erfüllt und der Kern dieser Zellen liegt an der Basis der Zelle und ist abgeplattet; Drüsen mit solchen Zellen finden sich ebenfalls sehr verbreitet zwischen den erstgenannten in der Haut der Amphibien. Es sei noch besonders erwähnt, daß in der Wandung aller dieser Hautdrüsen bei Amphibien der Außenfläche der Drüsenzellen angelagert eine Lage längs verlaufender glatter Muskelzellen sich findet, die auch als differenzierte Zellen des Oberhautepithels zu betrachten sind.

Die oberflächlichen Zellen der Oberhaut erleiden eine Verhornung, es kommt zur ersten Anlage eines Stratum corneum. An

der Basis ist stets eine Lage Zylinderzellen erhalten, welche die Matrix der höheren Lagen darstellt. Auch hier kommt es häufig durch lokale stärkere Verhornung zur Bildung von Warzen und Zapfen (Pleurodeles, Bufo). Während bei Amphibien das Oberhautepithel stets schleimbildend bleibt, infolge seines Gehaltes an alveolären Drüsen, ist es bei Reptilien und Vögeln lufttrocken geworden: mehrschichtiges Plattenepithel mit stark entwickeltem Stratum corneum (Hornschicht), aus festzusammengefügten verhornten Zellplättchen (Hornschüppchen) bestehend. Dieses erfährt eine beträchtliche Steigerung auf den Schuppen der Reptilien, die echte Hornschuppen darstellen (Schildpatt), auch zu Stacheln vergrößert sein können. Besondere Hornorgane sind die Schenkelporen am Oberschenkel mancher Eidechsen. Sie haben ein in die Tiefe der Lederhaut eingesenktes Keimlager, wo die Zellen unter starker Verhornung mächtige, über die Hautoberfläche emporragende Zapfen bilden. Mit Drüsen haben diese Organe nichts zu tun. Sie sind vorgebildet in Hornleisten am Oberschenkel mancher Urodelen (Diemyctilus viridescens) (v. Eggeling). Die mächtigste Ausbildung erfährt das Schuppenkleid der Reptilien in dem Gefieder der Vögel. Die Federn sind aus den Schuppen der Reptilien hervorgegangene rein epitheliale Hornbildungen.

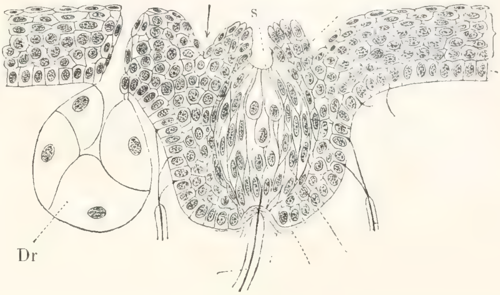


Fig. 14. Oberhautepithel mit Hautdrüse und Sinnesknospe von Triton. Dr alveoläre Hautdrüse. s Sinneszellen. Nach Maurer.

Bei Säugetieren und dem Menschen ist das ektodermale Epithel auch ein mehrschichtiges Plattenepithel mit Verhornung der oberflächlichen Zellen. Man kann an diesem Oberhautepithel mehrere Schichten unterscheiden (Fig. 15). In der Tiefe findet man die als Stratum Malpighii (Stratum germinativum) bezeichnete Schicht. Sie besteht aus einer basalen Lage zylindrischer Zellen und darüber mehreren Lagen kubischer Elemente. Zwischen allen diesen Zellen ist eine deutliche Interzellularstruktur erkennbar. Während alle diese Elemente lebende Zellen sind, folgen darüber Schichten, in welchen die Zellen einen Verhornungsprozeß erleiden, nach dessen Abschluß sie abgestorben sind. Zunächst folgt über der Malpighischen Schicht eine Lage von Zellen, in deren Plasmakörper feine Körner auftreten (Keratohyalin) als Vorläufer der Hornsubstanz. Ob diese Körner nur vom Plasma gebildet werden, oder ob auch der Kern der Zelle daran teilnimmt, ist nicht entschieden. Auf diese Schicht, die als Stratum granulosum bezeichnet

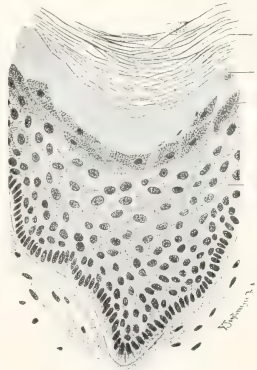


Fig. 15. Oberhautepithel des Menschen (Fußsohle), senkrechter Schnitt. Mehrschichtiges Plattenepithel, oberflächlich stratum corneum. Schichten bezeichnet. Nach Stöhr.

wird, folgt eine als Stratum lucidum bezeichnete Schicht. Diese besteht aus hellen, stark lichtbrechenden platten Zellschüppchen, in welchen der Verhornungsprozeß eben abgeschlossen ist, und daran schließt sich als oberflächlichste Schicht das Stratum corneum, aus zahlreichen dicht zusammengeschlossenen verhornten Zellschüppchen be-

stehend, in welchen Kerne nicht mehr nachweisbar sind. Die Dicke der Epidermis ist sehr verschieden. Während an den Tastballen der Füße, beim Menschen in Handteller und Fußsohle sehr zahlreiche Zellenlagen eine beträchtlich dicke Oberhaut bilden, ist die Epidermis an der Ventralfläche des Rumpfes und den Beugeflächen der Extremitäten nur aus wenigen Zellenlagen gebildet. Beim Menschen ist das Oberhautepithel Sitz des Hautpigments. Bei farbigen Menschenrassen findet sich das Pigment in Form feiner Körner in den Plasmakörpern der Zellen des Stratum Malpighi. Die Hautfärbung bei Säugetieren ist überhaupt eine rein epitheliale, d. h. der Farbstoff sitzt im Oberhautepithel, während bei Reptilien die Hautfärbung vornehmlich eine Lederhautfärbung ist, d. h. in dem Bindegewebe der Lederhaut liegen pigmentierte Bindegewebszellen, Chromatophoren. — Das Oberhautepithel bildet auch Drüsen aus und zwar tubulöse und alveoläre. Beim Menschen sind die ersteren die Schweiß-, die letzteren die Talgdrüsen. Bei vielen Säugetieren sondern aber auch die tubulösen Drüsen der Haut ein öliges Sekret ab. Die tubulösen Drüsen sind stammesgeschichtlich älter als die alveolären. Sie besitzen, wie die Hautdrüsen der Amphibien außerhalb der Drüsenzellen einen Belag längsverlaufender glatter Muskelzellen. Aus diesen Drüsen sind auch die Milchdrüsen der Säugetiere abzuleiten. Die Talgdrüsen sind Neuerwerbungen der Säugetiere, sie sind Hilfsorgane der Haare und als solche entstanden. Die granulierten großen Zellen der alveolären Talgdrüsen können nur einmal Sekret bilden, sie gehen unter der Sekretbildung zugrunde. Die hellen Drüsenzellen der Schweißdrüsen können öfter Sekret ausbilden. Bei den Milchdrüsen findet aber auch ein reichlicher Verbrauch sezernierender Zellen statt.

Die Hornorgane der Säugetierhaut, die Haare, hat man vielfach von den Schuppen der Reptilien und den Federn der Vögel abgeleitet, es bestehen aber bei diesen Hornorganen Besonderheiten in der Entwickelung und im Bau, die einen anderen Anschluß richtiger erscheinen lassen, man kann sie von den Hautsinnesorganen niederer Wirbeltiere ableiten, in deren Umgebung als Schutz für die zarten Sinneszellen intensivere Verhornung der Oberhautzellen eintritt (vgl. den Artikel „Hautdecke der Tiere").

Vom ektodermalen Epithel leitet sich auch das Sinnesepithel ab, sowohl bei den Geschmacksorganen, als beim Riechorgan, und dem Gehörorgan. Die lichtempfindliche Membran des Auges, die Retina (Netzhaut), geht aus der Anlage des Gehirns, also auf einem Umweg auch aus dem Ektoderm hervor. Die Sinnesepithelzellen sind meist fadenförmig oder birnförmig und ragen mit einem feinen Stift über die freie Oberfläche hervor. Beim Riechorgan und bei der Netzhaut setzen sich die Sinnesepithelzellen an ihrer Basis direkt in eine feine Nervenfaser fort, bei allen übrigen Sinnesorganen werden die Sinnesepithelzellen von einem Nervenendbäumchen umsponnen (s. Nervenendigungen in diesem Aufsatz S. 1142). Die Sinneszellen können in einem Epithelbezirk zerstreut angeordnet sein, wie im Riechorgan, sie können auch zu kleinen Gruppen vereinigt, knospenförmige Bildungen herstellen, wie in den Geschmacksknospen der höheren Wirbeltiere, die einen spärlichen Rest von den bei niederen, im Wasser lebenden Wirbeltieren in der ganzen Oberhaut verbreiteten Hautsinnesorganen darstellen.

Vom ektodermalen Epithel nehmen bei Wirbeltieren noch einige Gewebsformen ihren Ausgang, deren Bau man die epitheliale Herkunft nicht mehr ansieht: es ist das Gewebe der Linse des Auges, der Schmelz der Zähne, das Neurogliagewebe und das Gewebe des Glaskörpers. Alle diese Bildungen zeigen die Anpassungsfähigkeit der Gewebe an die ihnen im Organismus gestellten Aufgaben. Diese ergeben sich aus der Anordnung der Elemente im Organismus und den dadurch auf die Gewebe wirkenden Reizen. Das Gewebe der Linse entwickelt sich direkt aus dem ektodermalen Epithel, indem sich vor der Augenblase ein kreisrunder Bezirk grübchenförmig in die Tiefe senkt und sich dann zu einem geschlossenen Bläschen vom Epithel ablöst. Die epithelialen Zellen der Wandung des zuerst kugelförmigen, dann ellipsoiden Bläschens machen an der vorderen und hinteren Wand ungleiche Ausbildung durch: die Zellen der vorderen Wand bleiben kubische Zellen und formieren das Linsenepithel der vorderen Linsenkapsel, die Zellen der hinteren Wand aber bilden das eigentliche Linsengewebe und damit die Hauptmasse der Kristallinse des Auges (Fig. 16).

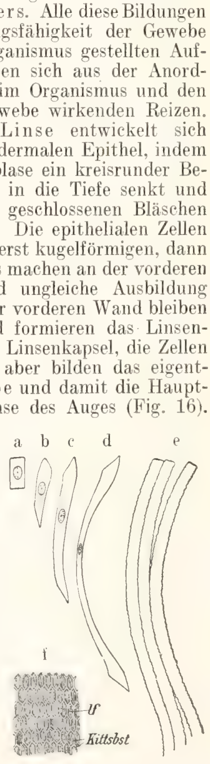


Fig. 16. Entwickelung der Linsenfasern. a Linsenepithelzelle; b bis d Ausbildung der Linsenfaser; e Stücke von Linsenfasern (kernlos); f Linsenfasern im Querschnitt. Nach Fürbringer.

Sie wachsen zu langen faserartigen Elementen aus, die zunächst ihren Zellcharakter behalten, indem sie stets einen zentral angeordneten ovalen Kern besitzen. Später schwindet der Kern. Die Fasern stellen langgezogene prismatische Gebilde dar, von glasheller Beschaffenheit. Sie sind durch eine Kittsubstanz miteinander verbunden und sind im Querschnitt regelmäßig hexagonal.

Die Schmelzsubstanz der Zähne ist eine Hartsubstanz, die von bestimmten Zellen des Ektoderms, dem Schmelzepithel, an ihrer Basis abgesondert wird. Dabei ist stets das Produkt jeder einzelnen Zelle gesondert zu erkennen. Die ganze Epithelzelle wird bei der Abscheidung jener Substanz allmählich von ihrer Basis her aufgebraucht und ihre freie Oberfläche zeigt zuletzt eine kutikulare Bildung, das Schmelzoberhäutchen. Der Schmelz besteht zuerst aus Schmelzprismen, die unter fortdauernder Absonderung von seiten der Epithelzellen zu langen Fasern werden, diese Fasern sind sehr fest miteinander verbunden ohne stärkere Zwischensubstanz. Jedes Prisma, resp. jede Faser ist das Abscheidungsprodukt einer Schmelzepithelzelle. Die Schmelzepithelzellen treten zuerst bei Selachiern auf, wo sie den Schmelz auf der Oberfläche der im ganzen Integument verbreiteten Hautzähnchen, aber auch auf den Zähnen der Mundhöhle abscheiden. Bei den höheren Formen der Wirbeltiere ist das Schmelzepithel wie die Zähne überhaupt auf die Mundhöhle beschränkt. Der Schmelz überkleidet kappenartig die Krone der Zähne und hat unter sich stets das Zahnbein, gegen dessen Oberfläche das Schmelzepithel eben den Schmelz abscheidet (Fig. 17). Die Schmelzfasern

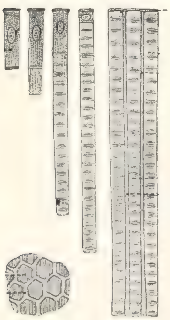


Fig. 17. Entwickelung der Schmelzprismen aus den Schmelzepithelzellen. Nach Fürbringer.

zeigen oft welligen oder Zickzackverlauf. Man erkennt an den Schmelzfasern häufig eine Querstreifung, die der Ausdruck der schichtweisen Abscheidung von seiten der Schmelzepithelzellen ist.

Das Neurogliagewebe ist das Stützgewebe des Zentralnervensystems bei Wirbeltieren. Es geht aus ektodermalen Epithelzellen hervor, ebenso wie die Nerven- oder Ganglienzellen. His unterschied die beiderlei Zellen in der ektodermalen Anlage des Medullarrohres als Neuroblasten oder Nervenbildner und Spongioblasten oder Gerüstbildner. Das Neurogliagewebe besteht dann aus einem Netzwerk, das von Zellen mit ihren Fortsätzen gebildet wird (Fig. 18). Man unterscheidet auch Gliazellen und Gliafasern, die letzteren sind aber immer hervorgegangen aus Fortsätzen der Zellen. In den Maschen des Gerüstes sind die nervösen Gewebsbestandteile des Nervensystems angeordnet. Gliazellen werden unterschieden als Ependymzellen und Astrocyten oder Deiterssche Zellen. Die Ependymzellen kleiden die Lumina des Gehirns und Rückenmarks aus. Sie sind an ihrer freien, dem Lumen zugekehrten Fläche häufig mit Flimmerhaaren versehen, erstrecken sich aber an ihrer Basis mit langen Fortsätzen zwischen das Nervengewebe hinein. Die Astrocyten sind abgelöst von dem Lumen und liegen frei zwischen dem Nervengewebe des Gehirns und des Rückenmarks. Man unterscheidet sie als langstrahlige und kurzstrahlige. Jene sind verbreitet in der weißen, diese in der grauen Substanz des Zentralnervensystems. Die Gliafasern sind feine Fibrillen, die in den Fortsätzen der Gliazellen gebildet werden. Ob auch außerhalb der Zellfortsätze, gleichsam als Interzellularsubstanz, Gliafasern entstehen, ist sehr zweifelhaft. Die Fibrillen bilden Bündel, die sich vielfach aufsplittern und ein außerordentlich feines Filzwerk herstellen. In chemischer Beziehung sind die Gliafibrillen nicht aus leimgebender Substanz und nicht aus Elastin gebildet, sie stehen eher der Hornsubstanz (Neurokeratin) nahe; sie sind außerordentlich resistent.

Das Gliagewebe ist bei Wirbellosen vorgebildet, man findet Stützzellen, die in der Umgebung und zwischen den Ganglienzellen und Nervenfasern in den Nervensträngen und -ganglien bei allen Wirbellosen sehr verbreitet sind, mag das Nervensystem als ein epitheliales noch im Epithel liegen, oder vom Epithel abgelöst eine subepitheliale Lage angenommen haben. Vielleicht kommt aber diesen Gewebselementen bei Wirbellosen eine größere Bedeutung zu als eine bloße Stützfunktion; sie sind ektodermaler Herkunft (Konnektivzellen, Medialzellen der Hirudineen).

Das Gewebe des Glaskörpers im Auge der Wirbeltiere wird zuerst als homogene Gallerte abgesondert von den Zellen, die die Innenwand der sekundären Augenblase bilden. Diese Zellen, die später die Netzhaut

hervorgehen lassen, scheiden an ihrer basalen Fläche jene Gallerte in frühembryonaler Zeit ab. Man findet auch im Glaskörper des ausgebildeten Auges nur sehr spärlich Zellen, die wahrscheinlich als von außen eingedrungene Bindegewebselemente zu beurteilen sind. In der Gallerte des Glaskörpers (Humor vitreus) hat man feine, sehr resistente Fibrillen in sehr spärlicher Menge gefunden. Sie scheinen teils radiär, teils in konzentrischen, zirkulär verlaufenden Zügen angeordnet zu sein.

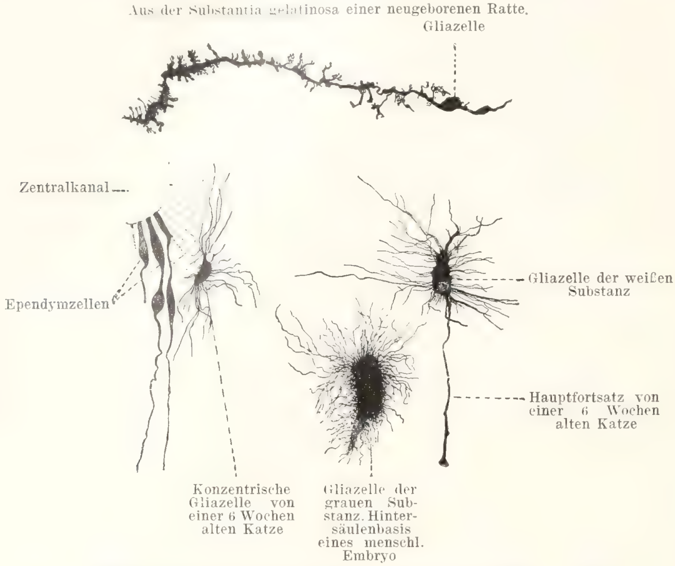


Fig. 18. Gliazellen aus dem Rückenmark verschiedener Säugetiere. Nach Stöhr.

Auch in dieser Substanz, die eigentlich kein Gewebe darstellt, hat man ein Derivat des ektodermalen Epithels vor sich, denn die Augenblase ist eine Ausstülpung des Vorderhirnbläschens, das als ein Teil des Medullarrohrs vom Ektoderm aus entsteht. Da durch die Augenspalte ins Innere der Augenblase bindegewebige Elemente mit den Blutgefäßen eindringen, sind Bindegewebszellen wohl auch am Aufbau des Glaskörpers beteiligt, so daß dieser nicht ausschließlich ektodermaler Herkunft ist, sondern ein Mischgewebe darstellt. Die Bestandteile der beiden Ursprungsgewebe sind nicht klar zu trennen.

2b) Mesodermale Epithelien. Die mesodermalen Epithelien der Wirbeltiere treten als Auskleidung der großen Körperhöhlen (Brust-, Bauch- und Herzbeutelhöhle) in gleichartiger Form auf: einschichtiges Plattenepithel, aus zarten Zelltafeln gebildet, die mit gezähnelten Rändern aneinander grenzen. Es ist das Epithel der serösen Häute, so genannt, weil sie eine serumartige Flüssigkeit absondern. Zwischen den Zellen sind Lücken als Stomata und Stigmata beschrieben, durch welche ein Zusammenhang der Körperhöhlen mit den Spalträumen des unterliegenden Bindegewebes hergestellt wird (Fig. 19). Die

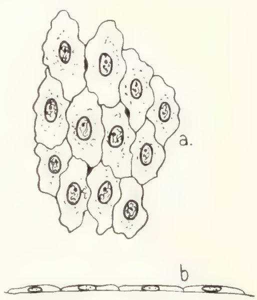


Fig. 19. Epithel einer serösen Membran (Peritoneum eines Säugetiers). Zellgrenze durch Behandlung mit 1% Argentum nitricum sichtbar gemacht. a Flächenbild; b senkrechter Schnitt.

gleiche Form des Epithels kleidet die Lumina des ganzen Blut- und Lymphgefäßsystems aus, es wird als Gefäßendothel bezeichnet, im Herzen bildet es das endokardiale Epithel. In den Arterien sind die Zellen längergestreckt, besitzen platte, langovale Kerne, in den Venen sind die Zellen breiter und die Kerne kreisrunde Scheiben, in den Kapillaren bilden die Endothelzellen den einzigen Bestandteil der Gefäßwand. In den größeren Lymphgefäßen stimmen die Endothelzellen mit denen der Venen überein.

Dem Mesoderm entstammt auch das Keimepithel, die Anlage der männlichen und weiblichen Keimdrüse. Ein kleiner Bezirk des Epithels der Leibeshöhle wird zu Zylinderepithel, aus welchem durch Sprossung in das unterliegende Bindegewebe, Stroma, die Primordialeier resp. Hodenschläuche hervorgehen. Nach neuesten Beobachtungen liegen die Keimzellen zuerst im Entoderm und wandern beim Embryo erst ins Mesoderm hinein (Selachier und Amphibien).

Die Ausführwege der Geschlechtsorgane sind mit Epithel ausgekleidet, das meist einschichtiges Zylinderepithel mit Flimmerhaaren ist. Die Harnorgane, ebenfalls mesodermaler Herkunft, zeigen mannigfaltige Epithelformen. Die Nieren stellen schlauchförmige (tubulöse) Drüsen dar. Das Epithel der Schläuche ist in den gewundenen Harnkanälchen kubisch, aus großen trübkörnigen Drüsenzellen gebildet. In der basalen Hälfte ihres Zellkörpers finden sich senkrechte Streifungen, die als Sekretfibrillen mit Sekretkörnern gedeutet werden. In den geraden Harnkanälchen ist das Epithel aus niedrigen, fast platten Zellen gebildet, in den als Ausführgänge dienenden Sammelröhrchen wird es einschichtiges Zylinderepithel. Im Harnleiter findet man mehrschichtiges Uebergangsepithel.

2c) Entodermales Epithel. Das entodermale Epithel der Wirbeltiere ist in seiner Grundlage durch das den gesamten Darmkanal auskleidende Epithel dargestellt. Im Bereich des Vorderdarms ist es bei den verschiedenen Wirbeltierklassen sehr ungleich ausgebildet: bei Fischen und Amphibien meist mehrschichtiges flimmerndes Zylinderepithel ist es bei manchen Fischen auch anders, und zwar gerade wie das Oberhautepithel gebaut, mehrschichtig, reich an Schleimzellen, und die oberflächlichen Elemente sind mit Kutikularsäumen versehen. Bei den höheren Wirbeltieren, speziell bei den Säugern, zeigen Mundhöhle, Schlund und Speiseröhre mehrschichtiges Plattenepithel, die Nasenhöhle mehrschichtiges flimmerndes Zylinderepithel.

Im Magen besteht bei allen Wirbeltieren einschichtiges Zylinderepithel, dessen Zellen an der Oberfläche zierliche kleine Schleimbecher enthalten. Im Mitteldarm findet man allenthalben einschichtiges Zylinderepithel (Fig. 20), das zwischen den resorbierenden



A B

Fig. 20. Darmepithel des Kaninchens. Senkrechter Schnitt. A isolierte Schleimzellen; B eine Schleimzelle zwischen resorbierenden Zylinderzellen mit Cuticularsäumen. Nach Stöhr.

Zylinderzellen, die Kutikularsäume oder Bürstenbesatz tragen, sezernierende Becher- oder Schleimzellen erkennen läßt. Zwischen den Cuticulis der Zylinderzellen sind Kittleisten ausgebildet. Die Kerne der Zellen sind langoval und liegen meist in der Tiefe der Zellen. Die Schleimzellen sind mit glashellem Schleim erfüllt, das Protoplasma ist durch diesen Sekrettropfen an die Wand gedrängt und auch der Kern ist wandständig und plattgedrückt. Nach Entleerung des Schleims nehmen diese Zellen Zylinderform an und der Kern wird oval und rückt in die Mitte der Zelle. Eine solche Zelle kann wiederholt Schleim ausbilden. Im Zellkörper der resorbierenden Zellen sieht man reichlich verschiedenartige Tröpfchen aufgenommener Nahrung. Im Enddarm besteht das gleiche Epithel: Zylinderzellen mit Kutikularsäumen oder Bürstenbesatz, dazwischen sind aber viel zahlreichere Schleimzellen eingelagert.

Das entodermale Epithel bildet sehr mannigfaltige Drüsen aus: man unterscheidet tubulöse und alveoläre (Fig. 21). Beide Formen können einfach oder verästelt sein. Durch starke Verästelung, die eine mächtige Vergrößerung der sezernierenden Oberfläche hervorbringt, kommt es zur Bildung recht voluminöser Drüsenorgane, die nicht nur weit aus der Schleimhaut, sondern auch aus der ganzen Darmwand herausrücken. Nur durch ihren Ausführgang behalten sie den Zusammenhang mit ihrem Mutterboden, dem Darmepithel. Die Mündungsstelle ihres Ausführganges ist zugleich der Punkt, von welchem aus die Drüse sich durch Aussprossung aus dem Darmepithel bildete.

Die einfachsten schlauchförmigen Drüsen bestehen im Mitteldarm und Enddarm. Kurze fingerförmige Schläuche, im Dünndarm, als Lieberkühnsche Krypten bezeichnet, sind sie mit kleinen kubischen

hellen Zellen ausgekleidet (Kerne kugelig und zentral gelagert). Sie sondern einen dünnflüssigen Darmsaft ab. Die Drüsen des Enddarms (Glandulae colicae und rectales)

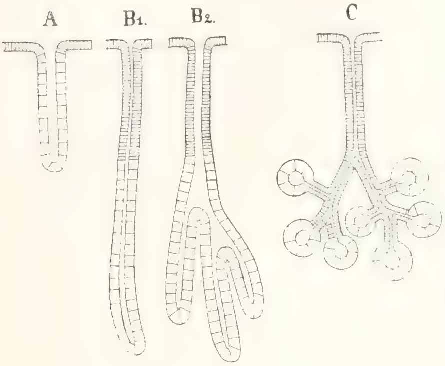


Fig. 21. Schema mehrzelliger Drüsen. A tubulöse Drüse; B_1 Ausführgang und sekretorisches Endstück gesondert; B_2 verästelt tubulöse Drüse; C alveoläre Drüse.

sind mit Schleimzellen ausgekleidet, deren Kern abgeplattet eine basale Anordnung in der Zelle zeigt; sie sondern einen zähen Schleim ab. Zusammengesetzt tubulös sind die meisten Magendrüsen, insofern mehrere Drüsenschläuche am Grunde eines trichterförmigen Magengrübchens gemeinsam ausmünden. Man unterscheidet Drüsen der Cardia, des Magenfundus und des Pylorus- oder Pförtnerteils des Magens. Die Cardiadrüsen gleichen den verästelt tubulösen Schleimdrüsen der Speiseröhre. In den Fundusdrüsen unterscheidet man zweierlei Drüsenzellen, die den dünnflüssigen sauren Magensaft absondern. Man bezeichnet sie als Haupt- und Belegzellen. Erstere sind klein, rundlich, haben kugeligen Kern, der in der sekretgefüllten Zelle an die Basis rückt, der Zellkörper ist hell. Die Belegzellen sind sehr groß, haben trüb-körnigen Zellkörper und zentral angeordneten kugeligen Kern. Sie stehen mit dem Drüsenlumen oft nur durch einen dünnen Fortsatz ihres Zellkörpers in Verbindung, so daß sie der Oberfläche des Drüsenschlauchs angelagert erscheinen, daher ihr Name. Man hat feine Kanälchen (Sekretkapillaren) in ihrem Innern erkannt. In den Pylorusdrüsen sind Schleimzellen ausgebildet.

Verästelt schlauchförmige Drüsen bestehen in der Mundhöhle, im Pharynx und in der Speiseröhre, ferner im Cardiateil des Magens und als Brunner'sche Drüsen im Anfangsteil als Duodenum in großer Zahl. Als mächtige voluminöse Organe sind ferner ausgebildet die großen verästelt tubulo-alveolären Drüsen: die großen Speicheldrüsen der Mundhöhle, das Pankreas (die Bauchspeicheldrüse) und die Leber, letztere als plexiform tubulöse Drüse. Ihre verzweigten Schläuche verbinden sich zu einem Netzwerk.

Die Drüsenzellen zeigen je nach dem Sekret, das sie absondern, verschiedenen Bau: Zellen, deren Sekret dünnflüssig ist, besitzen einen fein granulierten Zellkörper und einen kugeligen Kern in zentraler Anordnung; Zellen, die ein schleimiges Sekret liefern, zeigen glashellen Inhalt, das Plasma ist wandständig und der abgeplattete Kern liegt an der Basis der Zelle (Fig. 22). An den sekretorischen Endstücken der Speicheldrüsen bestehen besonders bei Säugetieren insofern Komplikationen, als sekretleere Drüsenzellen von sekretgefüllten an die Basis des Schlauchs gedrängt werden. Sie erscheinen hier sichelförmig, man hat sie als Giannuzzische Halbmonde bezeichnet. Diese können allerdings auch aus mehreren Zellen bestehen und brauchen nicht sekretleere Zellen zu sein, sondern es sind Gruppen von serösen Drüsenzellen, die von den Schleimdrüsenzellen nach außen gedrängt werden. Man findet diese Halbmonde in der Unterzungen- und Unterkieferspeicheldrüse auch beim Menschen. Pankreas- und Leberzellen zeigen komplizierteren Bau. Die schlauchförmigen Endstücke des Pankreas sind mit sekretorischen Zellen ausgekleidet, an deren Plasmakörper stets zwei Abschnitte unterscheidbar sind: ein basaler Teil ist aus trübem Plasma gebildet und enthält den kugeligen Kern, die freie, dem Lumen zugekehrte Hälfte enthält zahlreiche helle Sekrettröpfchen (Zymogenkörner). Außerdem findet man den sekretorischen Zellen kleine Elemente aufgelagert, welche als Ausführgangsepithelien aufzufassen sind, die sich in die Endstücke fortsetzen. Man hat sie, ihrer Anordnung entsprechend, als zentro-acinöse Zellen bezeichnet. In den Drüsenzellen hat man Sekretkanälchen erkannt.

Die Leberzellen kleiden die Leberschläuche aus. Bei Säugetieren werden die Schläuche zerteilt durch von außen eindringende Blutgefäße und die Netze der Leberschläuche werden zu Netzen von Leberzellketten (Fig. 23). In den Leberzellen sind ebenfalls Sekretkanälchen nachgewiesen. Zwischen den Leberzellen liegen die Gallenkapillaren, jede von zwei Leberzellen begrenzt. Die Leberzellen sind polyedrische Zellen mit zentral gelegenem kugeligem großem Kern, der meist ein deutliches Kernkörperchen (Nukleolus) enthält. Der Zellkörper ist wabig strukturiertes Plasma, das sehr mannigfaltige Einschlüsse, teils in Tropfen, teils in Körnchenform enthält. Auch Farbstoffkörnchen treten

darin auf. Der komplizierte Bau ist die Folge der sehr mannigfaltigen Funktion der Leberzelle, die nicht nur sekretbildende Drüsenzelle ist (das Sekret der Leber ist die

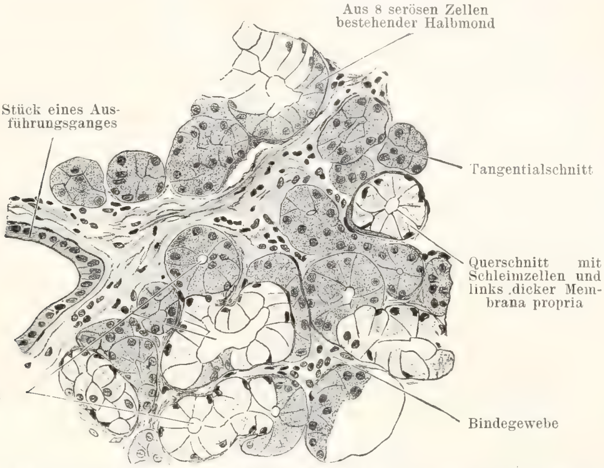


Fig. 22. Glandula sublingualis des Menschen, seröse und Schleimdrüsenzellen. Giannuzzische Halbmonde durch seröse Zellen gebildet. Nach Stöhr.

Galle, ihr Farbstoff Gelb oder Grün das Bilirubin oder Biliverdin). Die Leberzelle

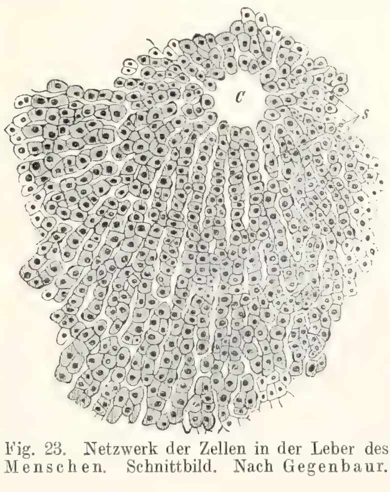


Fig. 23. Netzwerk der Zellen in der Leber des Menschen. Schnittbild. Nach Gegenbaur.

ist vielmehr ein chemisches Laboratorium, in welchem mannigfaltige Stoffe, aus dem Pfortaderblut aufgenommen, verarbeitet und dem Blut in anderer Form wieder zugeführt werden (Fett, Glykogen usw.).

Alle diese voluminösen Drüsen lassen an ihren Schläuchen die Ausführgänge und die mit Drüsenzellen ausgekleideten sekretorischen Endstücke unterscheiden. Das Epithel der Ausführgänge ist meist einschichtiges Zylinderepithel. Wenn die Ausführgänge in verschiedene Abschnitte gesondert sind, wie bei einigen Speicheldrüsen, so ist das Epithel ungleich ausgebildet, z. B. findet man einfaches Plattenepithel in den sogenannten Schaltstücken.

Dem Entoderm entstammen auch die Respirationsorgane der Wirbeltiere. In der Luftröhre und den Bronchien findet man flimmerndes Zylinderepithel, in der Luftröhre mehr-, in den Bronchien einschichtig. In den respiratorischen Endbläschen der Lungen mit den Alveolen besteht sehr zartes einschichtiges Plattenepithel (respiratorisches Epithel). Die Lunge der Säugetiere ist nach dem Typus einer verästelt alveolären Drüse gebaut, bei Amphibien bildet sie einen weiten Sack, von dessen Wand sich bienenwabenartige Falten erheben. Bei den Reptilien werden die Falten komplizierter. Die Innenfläche ist mit Plattenepithel ausgekleidet.

Auch die Harnblase bildet sich als eine Ausstülpung des Enddarms, ihr Epithel ist also entodermaler Herkunft, es ist ein mehrschichtiges Uebergangsepithel (Fig. 24). Aus den geschilderten Tatsachen sieht man, wie alle drei Keimblätter die verschiedensten Formen des Epithels ausbilden können. Die

spezielle Form ist immer angepaßt den Anforderungen, welche an das Epithel gestellt werden, die Leistung wirkt als formativer Reiz.

II. Bindesubstanzen.

Man teilt sie ein in 1. zelliges Bindegewebe, 2. Gallertgewebe, 3. fibrilläres Bindegewebe, 4. adenoides Gewebe, 5. Knorpelgewebe, 6. Knochengewebe (Gewebe der Hartsubstanzen), 7. Fettgewebe, 8. Blut und Lymphe, 9. pigmentiertes Bindegewebe (Chromatophoren).

a) Wirbellose.

Bei den Wirbellosen bestehen verschiedene Formen von Stützgeweben:

1. Zelliges Stützgewebe. Zelliges Stützgewebe, wird dargestellt durch Zellen, die Flüssigkeitsvakuolen in ihrem Plasmakörper enthalten und dadurch ein blasiges Aussehen zeigen, die strafferen peripheren Teile des Zellkörpers fungieren als Stützsubstanz. Solches Gewebe findet sich aus Entodermzellen gebildet in den Tentakelachsen der Hydrozoen und Medusen, ferner ist blasiges Bindegewebe sehr verbreitet bei Plattwürmern und Mollusken.

Des weiteren bildet den Ausgangspunkt für zahlreiche Stützgewebe eine strukturlose schleimige Substanzlamelle, welche von den Elementen der beiden ersten Keimblätter an deren Basis abgeschieden wird. In diese Substanz wandern dann Zellen ein, die sich verschieden verhalten, indem sie entweder in der Gallertsubstanz fixiert liegen bleiben, dieselbe vermehrend und ernährend, oder indem sie freie Beweglichkeit behalten und ernährende oder phagocytäre Funktion übernehmen (Blutzellen und Wanderzellen).

Die erstere Form bildet das eigentliche Bindegewebe, welches zwei Bestandteile, Zellen und Interzellular- oder Grundsubstanz, unterscheiden läßt. Die Zellen, in der Grundsubstanz verteilt, besitzen feinverzweigte Fortsätze, durch welche sie untereinander verbunden sind. In der Grundsubstanz kommt es zur Bildung von Fibrillen, wodurch der erste Schritt zur Bildung fibrillären Bindegewebes aus Gallertgewebe getan ist. Solches Gallertgewebe findet sich schon bei Spongien, in derberer Ausbildung im Schirm der Medusen. Auch bei Würmern ist es verbreitet (Fig. 26). Nicht alle mesodermale Stützzellen scheiden schleimige Grundsubstanz aus, manche Elemente nehmen vielmehr anorganische Substanzen, wie Kalksalze oder Kieselsäure, auf, die sie in zierlichen Formen wieder absondern oder intrazellular niederschlagen zur Bildung von Hartskeletten (Kiesel- und Kalkschwämme). Auch festere organische Substanz wird bei anderen Formen abgesondert und bildet zierliche netzförmige Gerüste aus Spongeolin (Hornschwämme). Von der Hartsubstanz, welche die Korallen absondern, wurde stets angenommen nach den Arbeiten von G. v. Koch, daß sie von den Zellen des äußeren Keimblattes gebildet würde.

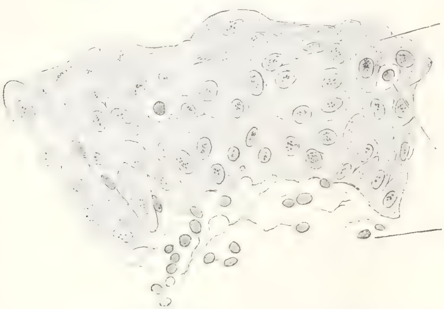


Fig. 24. Senkrechter Schnitt durch das Epithel der Schleimhaut der Harnblase vom Menschen. $^{560}/_{1}$. Uebergangsepithel.

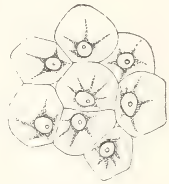


Fig. 25. Zelliges Bindegewebe eines Plattwurms. Aus Hatschek. Nach Lorenz.

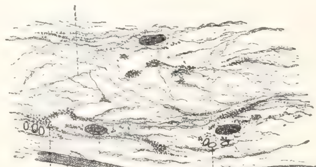


Fig. 26. Fibrilläres Bindegewebe eines Ringelwurms. Ke Kern einer Bindegewebszelle. Nach K. C. Schneider.

In letzter Zeit sind Beobachtungen gemacht worden, wonach auch hier die mesodermalen

Zellen die Bildner der Stützsubstanz sein sollen.

Bei den Echinodermen werden die Kalkskelette stets von mesodermalen Zellen gebildet. Bei Mollusken besteht Gallertgewebe, mit Ausbildung von Fibrillen in der Grundsubstanz. Die Fibrillen sind leimgebende Fasern, elastische Fasern kommen bei Wirbellosen nicht vor.

Die Schalen der Mollusken sind alle ektodermale Kutikularbildungen. Bei Arthropoden bestehen erstens Leydigsche Zellen, das sind Elemente, welche im Innern ihres Zellkörpers, also intrazellular Schleim ausbilden und so zu großblasigen Zellen werden. Solche Zellen kommen auch bei den Mollusken vor. Außerdem besteht bei Arthropoden Sehnengewebe, aus Bündeln feiner Fibrillen, die durch Kittsubstanz miteinander verbunden, einerseits mit den Muskelfasern, andererseits mit der Basis der Oberhaut in Verbindung stehen. Da man Zellen zwischen diesen Sehnenfasern nicht nachgewiesen hat, nimmt man an, daß sie bei der Bildung der Fibrillen ganz aufgebraucht und geschwunden sind. Es fragt sich aber, ob die Muskelfibrillen selbst nicht durch chemisch-physikalische Umbildung ihrer Enden die Sehnenfibrillen ausbilden.

Die Bindegewebszellen, wo man sie nachweisen kann, sind zarte Elemente mit sternförmig verästeltem Plasmakörper. Neben diesen fixen Zellen sind auch Wanderzellen, die nach Art von Amöben in den Bindegewebslücken umherkriechen, sehr verbreitet bei Wirbellosen.

2. Knorpelgewebe. Knorpelgewebe findet sich bei Mollusken und zwar im Schlundkopf einiger Gastropoden sowie im Kopfskelett der Cephalopoden. Es besteht aus rundlichen oder abgeplatteten Zellen, die einzeln oder in Gruppen inmitten einer von ihnen ausgeschiedenen Grundsubstanz liegen. Sie besitzen verästelte Fortsätze, durch welche die benachbarten Zellen miteinander in Verbindung stehen. Die Grundsubstanz ist hyalin und gleicht derjenigen des Hyalinknorpels der Wirbeltiere.

3. Fettgewebe. Fettgewebe kommt unter den Wirbellosen nur den Insekten zu, und zwar bildet es hier in Schlauch- und Lappenform abgeschlossene Komplexe in der Leibeshöhle. Ueber die Herkunft der Zellen besteht keine Einigkeit, sie werden vom Mesoderm oder vom Ektoderm abgeleitet. Das Element des Fettgewebes ist die Fettzelle. Es sind große, von zahlreichen kleinen Fetttröpfchen erfüllte Zellen, deren ovale Kerne eine zentrale Anordnung in der Zelle zeigen. Bei Mollusken ist die Leber das Organ, in deren Zellen Fett in Tröpfchenform aufgespeichert wird.

4. Blut. Das Blut der Wirbellosen ist in der Regel eine farblose Flüssigkeit, das Blutplasma, in welcher als Blutkörperchen farblose, amöboid bewegliche Zellen suspendiert sind. Blut und Lymphe sind also noch nicht gesondert. Wo rotes Blut besteht, ist der rote Farbstoff im Blutplasma gelöst enthalten, nicht in den Blutkörperchen (einige Insekten). Die Blutzellen können die Gefäßlumina verlassen, gelangen durch Diapedesis in die Spalträume des Bindegewebes, wo sie die obengenannten Wanderzellen bilden.

5. Chromatophoren. Chromatophoren sind verästelte Bindegewebszellen, die in ihrem Plasmakörper feine Körner von verschiedenen Farbstoffen enthalten. Der Farbstoff ist das Produkt der Tätigkeit der Zelle. Solche Zellen sind bei Wirbellosen besonders im Bindegewebe unter der Oberhaut bei Würmern, Mollusken, Echinodermen sehr verbreitet.

b) Wirbeltiere.

Bei Wirbeltieren treten die Bindesubstanzen in den oben genannten Formen auf.

1. Zelliges Bindegewebe (Chordagewebe). Zelliges Bindegewebe findet sich in der Chorda dorsalis der Tunicaten und der Wirbeltiere. Es besteht aus großblasigen Zellen, die im Innern ihres Zellkörpers Schleim absondern, an ihrer Oberfläche, also interzellulär, spärliche Mengen einer Grundsubstanz ausbilden, die der leimgebenden Substanz nahe steht. Die Zellen sind bald kugelig mit zentralem oder wandständigem rundlichem Kern (Selachier, Cyclostomen), bald abgeplattet, so daß sie wie Geldstücke in einer Geldrolle angeordnet erscheinen (Amphioxus). Beim Menschen erhält sich dieses Gewebe in den Nucleis pulposis der Zwischenwirbelscheiben. Bei allen Wirbeltieren bleibt dauernd Chordagewebe in der Achse der Wirbelsäule erhalten in verschiedener Anordnung.

2. Schleim- oder Gallertgewebe. Schleim- und Gallertgewebe wird auch als embryonales Bindegewebe bezeichnet, weil es bei allen Wirbeltieren die zuerst auftretende Form der Stützgewebe darstellt. Man unterscheidet an ihm Zellen mit sternförmig verästeltem Plasmakörper, die in eine homogene Grundsubstanz eingelagert sind. Die benachbarten Zellen stehen durch ihre Plasmafortsätze miteinander in Verbindung (Fig. 27). Die Grund- oder Interzellularsubstanz ist das Abscheidungsprodukt der Zellen, die auch für die weitere Ernährung dieser Substanz sorgen. Gerade dadurch unterscheidet sich die Abscheidung dieser Grundsubstanz von der Sekretbildung, wie wir sie bei Drüsenepithelien kennen gelernt haben, daß das Bildungsprodukt nicht ausgestoßen wird, sondern als Teil des lebenden Organismus dauernd in dessen Verband bleibt und an den weiteren Lebens- und Bildungsvorgängen teilnimmt. Von mancher Seite wird der Grundsubstanz auch aktive Lebensbetätigung

zugesprochen, ohne daß dazu die Beihilfe der Bildungszelle nötig wäre. Das gewinnt besonders bei den strukturellen Umbildungen der Grundsubstanz große Bedeutung. Man hat geradezu gesagt, die lebende Substanz



Fig. 27. Gallertgewebe vom Salamander (Schnitt) bz Bindegewebszelle; for Fortsätze der Zellen; die ein Netzwerk bilden, welches die Grundsubstanz durchsetzt und die Zellen miteinander verbindet. Nach K. C. Schneider.

trete in verschiedenen Formen auf, von welchen die eine die Zelle sei, die andere aber durch die verschiedenen Formen der Grundsubstanzen dargestellt sei. Man sollte aber nicht vergessen, daß alle diese Grundsubstanzen doch nur Abscheidungsprodukte der Zellen sind und daß vieles dafür spricht, daß die strukturellen Umwandlungen jener Substanzen im lebenden Organismus sich unter der Direktive der Bildungszellen abspielen.

Das Gallertgewebe bleibt bei niederen Wirbeltieren oft längere Zeit bestehen, z. B. bei Amphibienlarven im Schwanzsaum, bei höheren Formen, besonders bei Säugetieren im Nabelstrang, wo es als Whartonsche Sulze bezeichnet wird. Aber auch hier ist es meist schon durch das Auftreten feiner Fibrillen in der Grundsubstanz kompliziert. Fast durchweg wandelt sich das Gallertgewebe im Organismus zu fibrillärem Bindegewebe weiter.

3. Fibrilläres Bindegewebe. Fibrilläres Bindegewebe kommt im Wirbeltierorganismus vor als a) lockeres, b) straffes, c) elastisches Bindegewebe.

3a) Das lockere, faserige Bindegewebe besteht aus 1. Zellen (Bindegewebskörperchen), meist spindelförmig, mit spindelförmigem Kern; 2. Grundsubstanz; diese besteht aus einem engen Filzwerk von Fibrillen zweierlei Art: Bindegewebsfibrillen oder leimgebenden (Collagen-)Fasern und elastischen Fasern. Erstere zahlreicher, sind alle von gleicher Dicke, unendlich fein und in verschiedener Zahl zu Bündeln vereinigt (Fig. 28). Die Primitivfibrillen teilen sich nicht, die Bündel durchflechten sich lose. Sie lösen sich beim Kochen auf und beim Erkalten gelatiniert die Lösung. Auch in schwachen Säuren lösen sie sich nach Quellung auf. Die elastischen Fasern sind Einzelfasern, die sich teilen und miteinander zu Netzen



Fig. 28. Lockeres faseriges Bindegewebe vom Menschen. Leimgebende und elastische Fasern. Nach Fürbringer.

verbunden sein können, sie sind von verschiedener Dicke, bilden niemals Bündel und sind viel resistenter als die leimgebenden Fasern. Unlöslich in Säuren, gehen sie auch beim Kochen nicht in Lösung. Außer diesen Fibrillen zeigt das lockere faserige Bindegewebe auch Spalträume. Diese sind mit Flüssigkeit, dem Gewebssaft erfüllt und stellen die Wurzeln des Lymphgefäßapparates dar. In ihnen sind Wanderzellen verschiedener Herkunft, ferner Fettzellen und pigmentierte Bindegewebszellen, Chromatophoren, eingelagert. Das lockere faserige Bindegewebe ist das verbreitetste Gewebe im ganzen Körper. Es bildet bei Vögeln und Säugetieren nicht nur die Lederhaut und bei allen Wirbeltieren nicht nur das Unterhautbindegewebe, sondern es fehlt auch in keinem Organ, denn es begrenzt als fibröse Kapsel alle Organe und dringt als interstitielles Bindegewebe in ihr Inneres ein (Drüsen, Muskeln), wobei es teils als Stütz-, teils als ernährendes Gewebe funktioniert, als ernährendes, insofern die Blutgefäße in ihm ihre Verbreitung in den Organen nehmen. Im Zentralnervensystem ist es spärlicher ausgebildet, da hier als Stützgewebe das vom ektodermalen Epithel abstammende Neurogliagewebe ausgebildet ist; es hat das von außen eindringende lockere Bindegewebe hier nur ernährende Funktion. In den verschiedenen Organen wird es ungleich bezeichnet: in den Muskeln als Perimysium, in der Leber als Glissonsche Kapsel, im

Ovarium als Stroma ovarii, in den Nerven als Perineurium, in den übrigen Organen führt es die Bezeichnung des interstitiellen Bindegewebes des betreffenden Organs. In den Schleimhäuten (Tunicae mucosae) des Darmkanals, der Atmungsorgane und der Ausführwege der weiblichen Geschlechtsorgane bildet es eine Schicht unmittelbar unter dem Epithel. Man pflegt die tieferen Lagen, in welche das Bindegewebe der Schleimhaut direkt übergeht, als Tunica submucosa zu bezeichnen. In dieser findet die gröbere Verteilung der zur Schleimhaut tretenden Blut- und Lymphgefäße und Nerven statt.

3b) Das straffe faserige Bindegewebe, auch als Sehnengewebe bezeichnet, kommt nicht nur in den Sehnen der Muskeln vor, sondern auch im Periost der Knochen, in der harten Hirnhaut, in den fibrösen Kapseln der Gelenke, und endlich zeigt es sich auch in besonderer Ausbildung in der Lederhaut der niederen Wirbeltiere, sowie damit übereinstimmend in der fibrösen Hülle des Auges, der Sclerotica und Cornea. Es besteht auch aus Bindegewebszellen und Grundsubstanz. Die Zellen zeigen den Fibrillen angepaßt eine regelmäßige Anordnung, z. B. in den Sehnen in Längsreihen. Sie haben Spindelform oder sie sind mit feinen lamellösen Fortsätzen versehen (Flügelzellen der Sehnen). Die Fibrillen sind ausschließlich Bündel leimgebender Fasern, elastische Fasern fehlen, oder sind wenigstens äußerst zart und spärlich. Im Gewebe der Muskelsehnen sind die Fibrillenbündel alle parallel angeordnet, der Richtung der Muskelfasern entsprechend, deren Fortsetzung sie sind. In neuerer Zeit hat man einen direkten Uebergang der quergestreiften Muskelfibrillen in die Sehnenfibrillen erkannt. Im Perichondrium, Periost und der Dura mater durchkreuzen sich die Fibrillenbündel, aber sie sind sehr dicht zusammengefügt, so daß die Gewebsspalten auf ein Minimum reduziert sind. Das Gewebe ist weiß atlasglänzend. In der Lederhaut der niederen Wirbeltiere bilden die Fibrillenbündel Lamellen; in jeder Lamelle verlaufen die Fibrillenbündel parallel, in den benachbarten Lamellen kreuzen sie sich rechtwinklig. Ferner treten Fibrillenbündel, darunter auch sehr reichlich elastische, senkrecht durch die Lamellen empor. Die Hornhaut des Auges zeigt die gleiche Struktur, doch fehlen die elastischen Fasern.

3c) Das elastische Gewebe findet sich bei höheren Wirbeltieren in einigen Bändern der Wirbelsäule, besonders in den Ligamenta intercruralia, zwischen den Wirbelbogen und im mächtigen Nackenband, dem Ligamentum nuchae. Die Grundsubstanz ist hier vorwiegend aus elastischen Fasern von beträchtlicher Dicke gebildet, die netzförmig zusammenhängen, im wesentlichen aber parallel verlaufen. Zwischen ihnen sind spärliche Bindegewebsfibrillenbündel angeordnet und die spindelförmigen Bindegewebskörperchen. Letztere treten im fertigen Gewebe ganz zurück, man darf aber nicht vergessen, daß sie die Bildner der ganzen komplizierten fibrillären Grundsubstanz sind. Das elastische Gewebe kommt ferner noch in den Wandungen der Blutgefäße, besonders der Arterien der Wirbeltiere vor, wo es in der mittleren Wandungsschicht, der Tunica media, in Form von elastischen Netzen, oder auch in stärkerer Ausbildung, als gefensterte Membranen, reichlich ausgebildet ist. Im Alter erfahren diese elastischen Bestandteile allenthalben im Bindegewebe und besonders auch in den Gefäßwandungen einen Schwund.

4. Adenoides Gewebe. Das adenoide Gewebe reihen wir hier an. Es läßt als komplizierte Gewebsbildung zwei Bestandteile unterscheiden: erstens einen stützenden Teil, das retikuläre Bindegewebe, eine besondere Art fibrillären Gewebes, und zweitens in den Maschen des Reticulums lose eingelagerte lymphatische Elemente, Lymphzellen (Fig. 29).

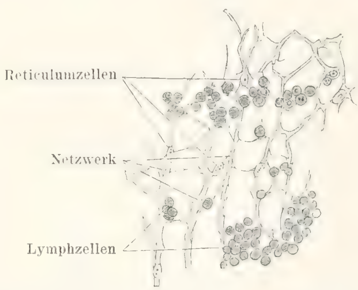


Fig. 29. Schnitt durch adenoides Gewebe einer Lymphdrüse des Menschen. Retikuläres Bindegewebe, in dessen Maschen Lymphzellen liegen. Letztere sind durch Schütteln größtenteils entfernt. Nach Stöhr.

Das retikuläre Gewebe besteht aus einem Netzwerk zarter, aber sehr resistenter Fasern, die eine feine Längsstreifung erkennen lassen, ein Beweis, daß sie aus feinsten Fibrillen zusammengesetzt sind, die aber mechanisch nicht zu trennen sind. Die Fibrillen sind resistenter als die leimgebenden, aber nicht so resistent wie die elastischen Fasern. Dem Netzwerk sind angelagert, mit Vorliebe an den Knotenpunkten, ovale Kerne mit Plasmaresten, fixe Bindegewebskörperchen. In den Maschen dieses Gerüstes liegen, bei niederen Wirbeltieren, z. B. Amphibien, je eine, bei höheren Formen, wie beim Menschen, eine Gruppe von kleinen rundlichen oder ovalen

Zellen, die, in fortwährender Vermehrung begriffen, aus dem Gewebe auswandern, als kleine Wanderzellen mit amöboiden Fortsätzen. So stellt das adenoide Gewebe die Brutstätten indifferenter Zellen dar, die im Organismus sich verbreitend die verschiedenste Verwendung finden. Das adenoide Gewebe findet sich in den Follikeln der Darmschleimhaut, in den Tonsillen, den Agmina Peyeri des Dünndarms, in den Follikeln der Lymphdrüsen, den Malpighischen Körperchen der Milz und in der Thymus, wo es durch die nähere Beziehung zum Epithel der Kiemenspalten als etwas Besonderes zu betrachten ist. Abgesehen davon, daß diese Lymphzellen die verschiedenen Wanderzellen (unter diesen auch die Phagocyten oder Freßzellen) im Körper hervorgehen lassen, entstammen dem adenoiden Gewebe auch die Formelemente der Lymphe und viele weiße Körperchen des Blutes (Leukocyten; s. S. 1127). Das erste adenoide Gewebe tritt bei Cyclostomen als Lymphscheide um die Darmschleimhaut auf. Bei Fischen sind vom Darmkanal aus die Arterien mit Lymphscheiden umgeben, aber auch die Schleimhaut des Darms zeigt Lymphfollikel in reicher Ausbildung (Oesophagus der Selachier). Bei den niederen Wirbeltieren bleibt die Beziehung des adenoiden Gewebes zu den Arterien, als deren Scheiden, erhalten. Bei den Säugetieren haben sich die adenoiden Organe (Lymphdrüsen) selbständig gemacht, wie der ganze lymphatische Apparat. In der Milz sind auch bei Säugetieren die alten Beziehungen des adenoiden Gewebes zu den Arterien erhalten (Malpighische Körperchen).

5. Knorpelgewebe. Das Knorpelgewebe tritt bei Wirbeltieren in 3 Formen auf: a) Hyalinknorpel, b) Faserknorpel, c) elastischer oder Netzknorpel.

Vorläufer bei Wirbellosen hat das hyaline Knorpelgewebe im Schlundkopf einiger Krebse (Limulus) und Mollusken, sowie in dem Kopfknorpel der Cephalopoden. Besonders der letztere ist wichtig. Wir finden eine hyaline Grundsubstanz, in welcher teils abgeplattet eiförmige, einzeln angeordnete, teils rundliche Zellen in Gruppen eingelagert sind. Diese sind alle mit zarten, zum Teil verästelten Fortsätzen versehen, durch welche die benachbarten Zellen miteinander in Verbindung stehen. Solche deutlich erkennbaren Fortsätze finden sich an den Knorpelzellen der Wirbeltiere nicht mehr. Das Knorpelgewebe der Wirbeltiere ist charakterisiert durch Knorpelzellen und Knorpelgrundsubstanz. Die Knorpelzellen scheiden die Grundsubstanz aus und ernähren sie.

5a) Hyalinknorpel. Er besteht aus rundlichen Zellen, die umgeben sind von einer homogenen Kapsel und ohne erkennbaren Zusammenhang gleichmäßig zerstreut in einer homogenen Grundsubstanz liegen (Fig. 30). Bei den Cyclostomen sind die

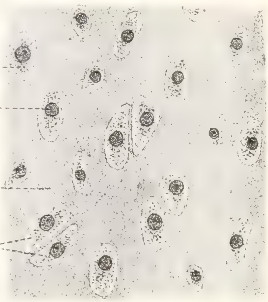


Fig. 30. Hyalinknorpel vom Frosch. Schnittbild. kno.z Knorpelzellen; x solche nach Teilung; kno.su Grundsubstanz. Nach K. C. Schneider.

Zellen blasig, d. h. mit Schleimtropfen erfüllt, die von einem Plasmanetz durchsetzt werden. Sie besitzen zwei, im Zentrum der Zelle angeordnete kugelige Kerne. Auch bei Amphibienlarven bestehen diese blasigen Zellen, haben aber nur einen Kern. Bei den übrigen Wirbeltieren, auch bei den meisten Fischen fehlt im ausgebildeten Knorpelgewebe der Schleim in den Zellen, sie sind kleiner, kugelig und die Knorpelgrundsubstanz ist reichlicher gebildet, wodurch die Zellen weiter auseinander gerückt sind. Die Zellen vermehren sich durch Teilung und die Tochterzellen fahren fort Grundsubstanz abzuscheiden, so daß diese Zellen auseinanderrücken und ein inneres Wachstum des Gewebes stattfindet. Im Alter erleidet das hyaline Knorpelgewebe Veränderungen, die sowohl die Zellen, als die Grundsubstanz betreffen. Letztere ist in jugendlichem Knorpel homogen, von der charakteristischen Konsistenz, schneidbar, elastisch und von weißlicher oder bläulicher Farbe. Sie besteht aus Chondrin. Bei bestimmter Konservierung und Färbung gelingt es in ihr eine Struktur nachzuweisen, nämlich ein feinstes Filzwerk von Fibrillen. Im Alter hört die Fähigkeit der Zellen, Grundsubstanz abzuscheiden, früher auf, als ihre Fähigkeit, sich durch Teilung zu vermehren. Dadurch tritt als Alterserscheinung an den Zellen eine Anordnung in Nestern auf; sie liegen in kugeligen oder reihenförmigen Komplexen zusammen, die von einer gemeinsamen Kapsel umgeben sind. Dabei treten auch Vakuolen mit verschiedenem Inhalt in ihren Zellkörpern oder Kernen auf. In der Grundsubstanz treten im Alter häufig

Fibrillen und Kalksalze in körniger Form auf, wodurch der Knorpel seine Elastizität verliert. Das hyaline Knorpelgewebe ist bei Cyclostomen noch spärlich, bei Knorpelfischen (Selachiern und Ganoiden) reichlich im knorpeligen Innenskelett ausgebildet. Bei höheren Wirbeltieren ist es als embryonale Anlage des späteren knöchernen Skelettes auch reichlich entwickelt, erleidet aber im Verknöcherungsprozeß eine Rückbildung, indem das leistungsfähigere Knochengewebe an seine Stelle tritt. Nur an einigen Stellen bleibt es auch bei Säugetieren und beim Menschen erhalten; an den Gelenkenden der Knochen, an den Rippenknorpeln, in der Nasenscheidewand und im Kehlkopf- und Bronchialskelett.

5b) Faserknorpel. Solcher tritt entweder als Altersveränderung des hyalinen Knorpels auf, oder als echtes von vornherein aus Vorknorpel sich bildendes Gewebe auf. Nur die letzte Form ist als typischer Faserknorpel anzusprechen. Er zeigt rundliche Zellen, mit Knorpelkapseln umgeben, zerstreut in einer Grundsubstanz liegen, die aus einem Filzwerk von Fibrillenbündeln besteht. Diese sind leimgebende Fasern. Bei höheren Wirbeltieren findet sich dieses Gewebe am typischsten in den Intervertebralscheiben und zwar in deren peripherem Teile, den man als Annulus fibrosus bezeichnet. Es hat makroskopisch betrachtet weißen Atlasglanz. Auch in den Symphysen kommt es als Verbindungsgewebe zwischen knöchernen Skeletteilen vor.

5c) Elastischer- oder Netzknorpel. Dieser zeigt rundliche Knorpelzellen von Kapseln umgeben in einer hyalinen Grundsubstanz eingelagert, die ein zierliches Netzwerk von elastischen Fasern enthält (Fig. 31). Die

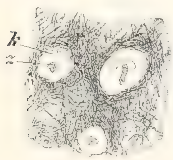


Fig. 31. Elastischer Knorpel des Kehldeckels vom Menschen. z Knorpelzelle; k Knorpelkapsel. Nach Stöhr.

elastischen Fasern sind bei den verschiedenen Tierformen von ungleicher Dicke. Er wächst wie der hyaline Knorpel. Sein Vorkommen ist ein auf wenige Stellen beschränktes: die Ohrmuschel der Säugetiere, Kehldeckel, Nasenflügelknorpel, Stellknorpelfortsätze im Kehlkopf.

6. Gewebe der Hartsubstanzen. Diese Gewebe kommen nur den Wirbeltieren zu. Man unterscheidet Ganoin, Dentin und Knochengewebe. Eine weitere Hartsubstanz, der Schmelz, ist eine vom Oberhautepithel an der Basis der Zellen abgeschiedene Substanz, die von den im Mesoderm entstehenden Hartsubstanzen ganz zu trennen ist (s. S. 1113). Die ersten Hartsubstanzen treten in der Haut der Fische (Selachier und Ganoiden) auf. Man kann vom histologischen Standpunkt aus unterscheiden: Hartsubstanz, bei welcher die Zellen, die sie abschieden, an der Oberfläche angeordnet bleiben; dann kann man nicht von einem zellenhaltigen Gewebe sprechen; und zweitens tritt ein Hartgewebe auf, bei dem die Zellen, welche die Hartsubstanz abschieden, ins Innere dieser Substanz einrücken; dann haben wir ein echtes Knochengewebe vor uns, an welchem man die Zellen als Knochenkörperchen und die Grundsubstanz, die Knochensubstanz (Interzellularsubstanz), unterscheiden kann. Die Knochenzellen sind bald kleine rundliche Elemente ohne nachweisbare Fortsätze, bald sind sie mit verästelten Fortsätzen versehen, durch welche die benachbarten Zellen in Verbindung stehen (Fig. 32). Auch sehr

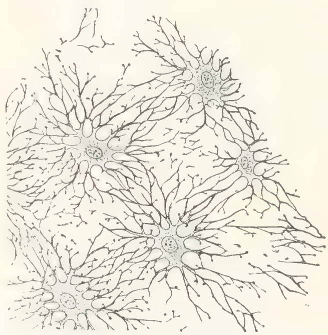
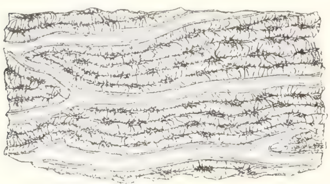


Fig. 32. Einige Knochenzellen mit ihren Fortsätzen (Siebbein des Menschen). Aus Gegenbaur.

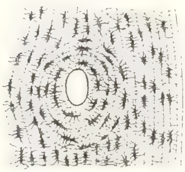
große Zellen sind in manchen Hautschuppen der Fische ausgebildet. In den Schuppen mancher Fische (Ceratodus) findet man kleine Zellen zerstreut, daneben aber liegen der Außenfläche dieser Schuppen große Zellen an, welche lange, verzweigte Fortsätze ins Innere der Hartsubstanz schicken. Die Grundsubstanz in den Schuppen der Haut bei Fischen ist sehr verschiedener Struktur: sie kann homogen sein, oder sie zeigt Fibrillen ausgebildet; sie kann ferner lamellöse Struktur zeigen und die Lamellen können wiederum aus Fibrillen zusammengesetzt sein. Ein Teil dieser Strukturen tritt auch in dem Knochengewebe der höheren Wirbeltiere auf.

Die Hartsubstanz ist in allen Fällen zusammengesetzt aus einem organischen Bestandteil, dem Knochenknorpel, und einem

anorganischen Bestandteil, der Knochenerde, die im wesentlichen aus phosphorsaurem Kalk besteht, daneben auch kleine Mengen von phosphorsaurer Magnesia, kohlensaurem Kalk und kohlensaurem Natron enthält. Während die Hautschuppen der Fische sehr verschiedene Formen der Hartgewebe unterscheiden lassen, sind bei den höheren Wirbeltieren im Innenskelett nur das Dentin oder Zahnbein an den Zähnen und zwei Formen von Knochengewebe, das grobfaserige und das feinfaserige, am Innenskelett zu unterscheiden. Ersteres tritt verbreiteter bei niederen Wirbeltieren (Amphibien) auf, während es bei höheren Formen nur embryonal besteht, um später durch das jüngere, feinfaserige ersetzt zu werden. Im feinfaserigen, dem stammesgeschichtlich jüngsten Knochengewebe zeigt die Hartsubstanz eine deutlich lamellöse Struktur (Fig. 33) und jede Lamelle setzt sich aus



A



B

Fig. 33. Knochengewebe eines Säugetiers. A Längsschnitt eines Röhrenknochens; B Querschnitt. Knochenzellen mit ihren zahlreichen Fortsätzen zwischen den Lamellen der Grundsubstanz angeordnet.

feinen Fibrillen zusammen, die in der Lamelle alle parallelen Verlauf zeigen, in den benachbarten Lamellen sich im allgemeinen rechtwinklig kreuzen. Im grobfaserigen Knochengewebe ist sowohl die lamellöse als auch die fibrilläre Struktur nur undeutlich zu erkennen. Die embryonal zuerst auftretende Knochensubstanz ist ganz homogen. Das Zahnbein ist stets homogen, nur ist meist eine tangentiale Streifung zu erkennen als der Ausdruck einer allmählich erfolgenden schichtweisen Abscheidung von seiten der Bildungszellen (Odontoblasten).

Knochenknorpel und Knochenerde sind aufs innigste miteinander gemischt, so daß jede für sich genau die Form des ganzen Skeletteils erkennen läßt. Man kann durch Behandlung mit Säuren die Knochenerde auflösen und behält dann den Knochenknorpel allein übrig, umgekehrt kann man durch Ausglühen (Calcinieren) den Knochenknorpel beseitigen und die Knochenerde allein erhalten. Das Knochengewebe tritt als kompakte Masse auf (Substantia compacta) z. B. in den Schäften der Röhrenknochen, zum Teil zeigt sich es sich als Substantia spongiosa aus einem Netzwerk feiner Knochenbälkchen gebildet, z. B. in den Endstücken der Röhrenknochen, im Inneren der Wirbelkörper und der Schädelknochen. In den Knochen des Schädeldachs bildet die spongiöse Substanz die sogenannte Diploe.

Entwickelung des Knochengewebes. Das Knochengewebe ist das stammesgeschichtlich und in der Embryonalentwickelung am spätesten auftretende Gewebe. Beim menschlichen Embryo erscheinen die ersten Knochenbildungszellen in der 8. Woche der intrauterinen Entwickelung.

Dem Auftreten der ersten Knochenbildungszellen geht immer eine Wucherung der Blutgefäße an den Knochenbildungsstellen voraus. Die in der Umgebung dieser Gefäße erscheinenden großen Zellen legen sich an bereits vorhandene Bindegewebsbestandteile, z. B. Bindegewebsfibrillen, an und beginnen an ihrer Basis Knochensubstanz abzuscheiden. Dadurch erweisen sie sich als Knochenbildungszellen (Osteoblasten) (Fig. 34). Man unterscheidet nach der Grund-

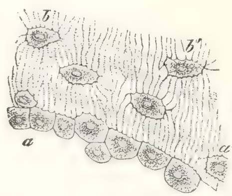


Fig. 34. Schnitt durch in Bildung begriffenes Knochengewebe. a Osteoblasten; b Knochenzellen. Aus Gegenbaur.

lage, auf welcher die Verknöcherung einsetzt, Bindegewebs- und Knorpelverknöcherung. Die letztere beginnt an der Oberfläche der knorpelig vorgebildeten Skeletteile als perichondrale Ossifikation. Indem der unterliegende Knorpel durch Verlust seiner Funktion eine Rückbildung erfährt, dringen Blutgefäße mit Knochenbildungszellen ins Innere des zugrunde gehenden Knorpels ein, und es schließt sich an die perichondrale oder primäre Knorpelverknöcherung die enchon-

drale oder sekundäre Ossifikation an (Fig. 35). Die Folge der Beziehung der Osteoblastenzellen zu Blutgefäßen ist eine bei dem Knochengewebe der höheren Wirbeltiere nachweisbare gröbere Struktur. Man findet den Knochen von zahlreichen Blutgefäßkanälchen durchzogen (Haversische Kanäle) und in ihrer Umgebung bestehen konzentrisch angeordnete Lamellensysteme des Knochengewebes, die man als Spezial- oder Haversische Lamellensysteme bezeichnet. Außerdem bestehen auch sogenannte Grund- oder Generallamellensysteme, die um die ganze Zirkumferenz z. B. eines Röhrenknochens verlaufen.

Das Wachstum des Knochengewebes ist ausschließlich ein appositionelles, es lagern sich an der Oberfläche des Knochengewebes neue Osteoblastenzellen an und scheiden Knochensubstanz aus. Indem sie ins Innere der von ihnen ausgeschiedenen Substanz hineingelangen, werden sie zu Knochenzellen. Eine jede Knochenzelle geht also aus einer Osteoblastenzelle hervor. Jede Knochenzelle ist am Ende ihrer Lebenstätigkeit angelangt. Sie kann sich nicht mehr durch Teilung vermehren. Sie existiert mit der von ihr abgesonderten Grundsubstanz nur eine gewisse Zeit. Im Knochengewebe findet fortwährendes Zugrundegehen und fortwährende Neubildung des Gewebes statt. Das kommt auch in der feineren Struktur der Knochen zum Ausdruck. Durch Riesenzellen (Osteoklasten) findet allenthalben eine Auflösung von Knochensubstanz statt, so daß mit Knochenmark gefüllte Hohlräume im Knochen entstehen. Indem dann neue Osteoblasten wiederum ihre knochenbildende Tätigkeit anfangen, werden die Markräume wieder mit Knochengewebe erfüllt. So entstehen eingeschachtelte Lamellensysteme. Aber auch die dauernd bestehenden Markräume kommen durch die Tätigkeit der Osteoklasten zur Ausbildung.

Beim Menschen wie bei den meisten Säugetieren entstehen nur die Knochen des Schädeldachs, der Unterkiefer und das Schlüsselbein durch Bindegewebsverknöcherung. Alle übrigen Skeletteile sind durch Hyalinknorpel in der 5. bis 6. Woche des Fötallebens vorgebildet und entwickeln sich durch Knorpelverknöcherung. Ergänzend sei hier noch angeführt, daß das Knorpelgewebe, wo es durch das leistungsfähigere Knochengewebe ersetzt wird, nicht einfach zugrunde geht, sondern sich gegen das eindringende Knochenbildungsgewebe in einen komplizierten Kampf einläßt, nach dessen Verlauf es an den meisten Stellen ganz schwindet. Der normale Verlauf dieses Gewebskampfes ist aber unerläßlich zum normalen Aufbau des knöchernen Skelettes. Wo dieser Kampf gestört wird, bleiben die Knochen im Wachstum zurück. Das zeigt sich besonders an den Röhrenknochen, bei welchen das Mittelstück (die Diaphyse) und die beiden Enden (Epiphysen) selbständig ossifizieren. An den sogenannten Epiphysengrenzen findet während der ganzen Dauer der Skelettentwickelung, die sich bis gegen das 30. Lebensjahr für einige Knochen erstreckt, ein reger Verknöcherungsprozeß

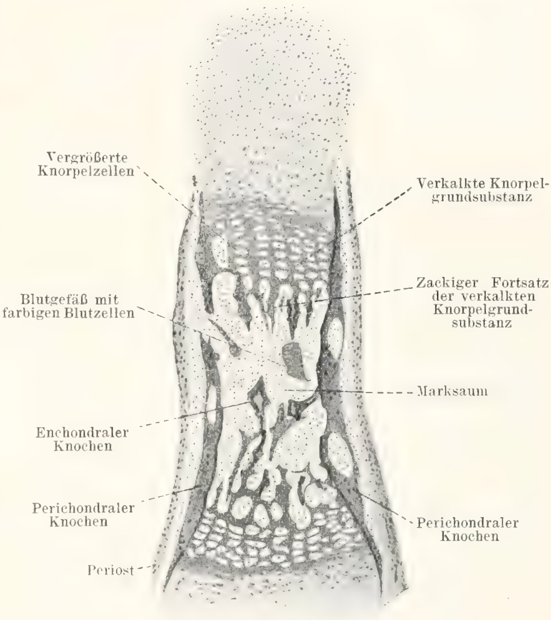


Fig. 35. Längsschnitt durch die Anlage eines in Ossifikation begriffenen Röhrenknochens (Fingerglied des Menschen). Nach Stöhr.

statt, während dessen Verlauf das Knorpelgewebe seine Zellen sich fortwährend in einer Richtung gegen das vordringende Knochenbildungsgewebe teilen läßt, auf diese Weise die Zellen in lange Reihen angeordnet zeigend (Säulenknorpel). Wo diese Knorpelzellen mit dem Knochenbildungsgewebe in Berührung kommen, werden die Knorpelkapseln durch Blutgefäße und Knochenbildungszellen aufgelöst und die Knorpelzellen zerstört. Es rücken aber lange Zeit immer neue Knorpelzellen nach und hierdurch spielt das Knorpelgewebe besonders bei dem normalen Längenwachstum der Röhrenknochen eine sehr wichtige Rolle. Bei gewaltsamer Trennung der Epiphyse vom Schaft (Epiphysenlösung) bleibt der betreffende Röhrenknochen in seinem Längenwachstum dauernd gestört.

7. Das Blut (sanguis). Das Blut wird als Bindegewebe mit flüssiger Interzellularsubstanz aufgefaßt. Bei Wirbeltieren besteht es aus Blutplasma, einer blaßgelblichen Flüssigkeit von dünn sirupartiger Konsistenz und alkalischer Reaktion, in welcher komplizierte Eiweißkörper gelöst enthalten sind. In dem Blutplasma sind die Formelemente suspendiert, die man als 1. rote Blutkörperchen (Erythrocyten), 2. weiße Blutkörperchen (Leukocyten) und 3. Blutplättchen unterscheidet. Das Blut gerinnt, wenn man es aus den Gefäßen ausfließen läßt. Dabei bildet sich Fibrin, indem sich fibrinoplastische und fibrinogene Substanz unter der Wirkung des Fibrinfermentes verbindet und sich in Form eines feinen verfilzten Faserwerkes niederschlägt. Das Fibrin sinkt unter Einschluß der Blutkörperchen zu Boden und bildet den Blutkuchen (Cruor sanguinis). Die den Blutkuchen enthaltende Flüssigkeit ist das Blutserum: Blutwasser, Blutplasma minus Fibrin.

Die roten Blutkörperchen sind bei allen Wirbeltieren außer den Säugetieren kernhaltige Zellen, in deren Zellkörper der rote Blutfarbstoff, das Hämoglobin, gelöst enthalten ist (Fig. 36). Ihre Form ist verschieden: bei Fischen rundlich, sind sie bei Amphibien, Reptilien und Vögeln bikonvexe ovale Scheiben. Am größten sind sie bei Amphibien (beim Frosch sind sie 22 μ lang, 15 μ breit; $\mu = {}^1/_{1000}$ mm), am kleinsten bei Knochenfischen. In dem Zellkörper der scheibenförmigen roten Blutkörperchen der Amphibien ist von Meves in der Nähe des Randes ein zierliches Netz von elastischen Fasern nachgewiesen worden. Bei Säugetieren und dem Menschen sind die Erythrocyten kernlose Elemente. Sie gehen aus kernhaltigen Erythroblasten hervor. Der Kern schwindet durch Auflösung (Karyolyse), nach Anderen durch Ausstoßung. Ihre Form ist meist rundlich, nur beim Kamel und Verwandten sind sie oval. Früher schrieb man ihnen bikonkave Scheibenform zu, nach neueren Arbeiten sind sie glockenförmig, kugelig mit einer dellenartigen Vertiefung, und die Scheibenform ist eine Veränderung, die sich nach dem Ausströmen des Blutes aus den Gefäßen herstellt. Der Durchmesser eines roten Blutkörperchens des Menschen beträgt 7,5 Mikren. Die Bildungsstelle der roten Blutkörperchen ist bei den niederen Wirbeltieren die Milz, bei den höheren, speziell den Säugetieren und dem Menschen, das rote Knochenmark. 1 Kubikmillimeter Blut enthält 5 Millionen Erythrocyten und 5000 bis 10000 Leukocyten. In dem aus den Gefäßen gelassenen Blut legen sich die roten Blutkörperchen der Säugetiere mit ihren Breitseiten zusammen (geldrollenartige Anordnung); weiterhin schrumpfen sie und nehmen Stechapfelform an. Zusatz

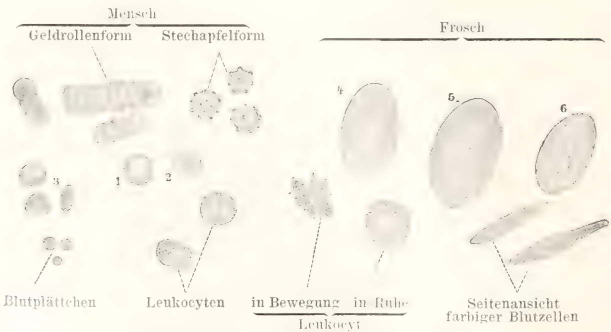


Fig. 36. Blutkörperchen: 1, 2 u. 3 rote Blutkörperchen (3: Glockenform) vom Menschen, 4 bis 6 vom Frosch. Darunter weiße Blutkörperchen: links vom Menschen, rechts vom Frosch. Links unten: Blutplättchen. Aus Stöhr.

schwacher Säure bringt sie zur Quellung und Auflösung, nachdem vorher der rote Farbstoff ausgezogen war und das Blut, das sonst Deckfarbe hat, Lackfarbe angenommen hatte. Die roten Blutkörperchen sind in ihrer Form fixiert und sehr elastisch. Das Hämoglobin, der rote Blutfarbstoff, kann kristallisieren und zwar meist im rhombischen System, beim Menschen prismatisch. Es geht leicht durch Zersetzung in Hämatin über. Letzteres bildet mit Kochsalz und Eisessig erhitzt salzsaures Hämatin oder Hämin, das in dunkelbraunroten rhombischen Tafeln ausgefällt wird (Teichmannsche Kristalle). Die Häminkristalle waren früher forensisch zum Nachweis von Blut von Bedeutung. Heutzutage hat man andere Methoden zu diesem Zwecke.

Die weißen Blutkörperchen sind weniger zahlreich als die roten, so daß etwa ein weißes auf 500 rote kommt im ausgelassenen Blut. Die Leukocyten sind amöboid bewegliche Zellen, die also fortwährend ihre Form ändern und frei beweglich umherkriechen. Sie können auch durch die Gefäßwand hindurch schlüpfen (Diapedesis) und gelangen dann als Wanderzellen in die Bindegewebsspalten. Der Zellkörper zeigt eine fein granulierte Struktur und ist farblos. Alle besitzen sie einen Kern, der aber sehr verschieden geformt sein kann: bald ist er kugelig, bald oval, ferner kann er eingeschnürt sein. Mehrfache Einschnürungen machen ihn perlschnurartig gekrümmt angeordnet. Endlich können auch die einzelnen Teilstücke sich voneinander lösen, so daß er aus mehreren Fragmenten besteht (Kernfragmentierung). Man bezeichnet diese Leukocyten als Zellen mit polymorphem Kern. Die Bildungsstätten der Leukocyten sind die lymphatischen Organe des Körpers: bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln die lymphatische Darmscheide, sowie die Lymphscheiden der Arterien, ferner die Milz. Bei Säugetieren und beim Menschen die Milz, welche die Leukocyten direkt ins Blut abgibt (Hämoleukocyten), sowie die Lymphdrüsen und Lymphfollikel, welche sie zunächst in die Lymphe abgeben. Da die Lymphe sich ins Blut ergießt, gelangen sie auf diesem Wege ebenfalls ins Blut. Beim Menschen besitzen die Leukocyten durchschnittlich einen Durchmesser von 10 Mikren, sind also größer als die Erythrocyten, bei Amphibien sind sie bedeutend kleiner als diese.

Besonders hervorgehoben seien die Leukocyten des Knochenmarks. Sowohl im roten, wie im weißen Knochenmark findet man solche von verschiedener Größe. Unter ihnen lassen sich auch zahlreiche Riesenzellen nachweisen, große kugelige Plasmakörper, die eine größere Anzahl von Kernen enthalten, meist in kranzförmiger Anordnung (Myeloplaxen). Die Kerne sind durch Fragmentierung aus einem Kern entstanden.

Die Blutplättchen sind kleine rundliche oder, beim Frosch, mit strahligen Fortsätzen versehene Gebilde (Thrombocyten), die meist kernlos sind, zuweilen aber, besonders in der letztgenannten Form, Kerne besitzen. Die kernlosen Gebilde hat man als absterbende Teile des Blutes, Fragmente zerschnürter Erythrocyten beurteilt, man fand auch, daß in ihrer Umgebung die ersten Gerinnungserscheinungen auftreten. Im ganzen sind es noch hinsichtlich ihrer Herkunft und ihrer Bedeutung unklare Gebilde. Sie sind auch hinsichtlich ihrer Zahl sehr inkonstant.

8. Die Lymphe. Die Lymphe besteht aus Lymphplasma, das dem Blutplasma sehr ähnlich ist, und Lymphkörperchen (Lymphocyten). Letztere sind amöboid bewegliche Zellen, die verschiedene Form und Größe haben können. Sie werden in den lymphatischen Follikeln des Körpers allenthalben gebildet und finden sich nicht nur in der Lymphe und dem Blut, sondern überall im Körper zerstreut als Wanderzellen in den Saftspalten des Bindegewebes. Nicht nur ihre Kerne zeigen verschiedene Größe und Form, sondern auch ihr Plasmakörper ist sehr verschieden strukturiert, kann die verschiedensten körnigen Einschlüsse enthalten (granulierte Zellen). An Stellen entzündlicher Reizung treten sie in Massen als Eiterkörperchen auf. Sie spielen eine große Rolle bei der Zerstörung von Krankheitserregern im Körper, die sie teils in sich aufnehmen, auffressen (daher Phagocyten genannt), teils durch Abscheidung giftiger Stoffe vernichten.

9. Fettgewebe. Das Element des Fettgewebes der Wirbeltiere ist die Fettzelle (Fig. 37). Sie ist ein kugeliges Element, das einen einzigen Fetttropfen enthält. Der Plasmakörper erscheint als ein dünner oberflächlicher Wandbelag um den Fetttropfen und enthält den abgeplatteten rundlichen Kern, der also wandständig angeordnet ist. Das tierische Fett besteht aus den Glycerinäthern der Tripalmitin-, Tristearin- und Trioleinsäure. Es treten häufig strahlenartig angeordnete Kristallnadeln von Margarin im Fetttropfen auf. In manchen Fällen erscheint auch das Fett in Form einer großen Anzahl von kleinen Tröpfchen im Plasmakörper der Fettzellen, dann behält der Kern eine zentrale Lage und kugelige Form.

Die Fettzellen liegen zu Gruppen vereint im lockeren faserigen Bindegewebe. Bei reichlichem Auftreten bilden sie traubige Massen. So kommt das Fettgewebe zustande, das bei Wirbeltieren in mannigfaltiger Anordnung im Körper gefunden wird. Bei

Kaltblütern (poikilothermen Tieren) findet es sich meist in dem Darmgekröse und in der Umgebung der Urogenitalorgane. Bei wenigen Fischen (Aal, Zitterwels) und Amphibien (Proteus) findet es sich im Unterhautbindegewebe verbreitet, oder wie beim Lachs

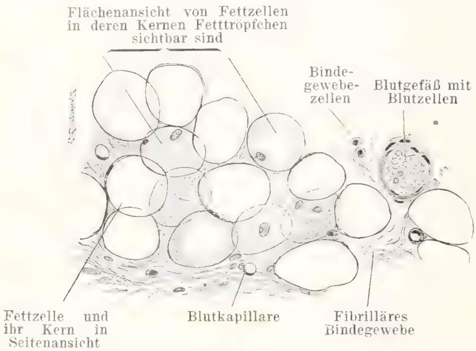


Fig. 37. Fettgewebe des Menschen. Aus Stöhr.

lokalisiert in der Fettflosse. Bei den Warmblütern (homoiothermen Tieren) bildet es im Unterhautbindegewebe das Fettpolster der Haut, den Panniculus adiposus. Es findet sich ferner im Gekröse des Darmes, um die Nieren, im gelben Knochenmark, im Wirbelkanal, das Rückenmark umhüllend, zwischen dessen beiden Duramatersäcken, im breiten Mutterband, unter der innersten Schicht der Kapselbänder vieler Gelenke (subsynovial), wo es Bedeutung für die Mechanik der Gelenke hat. Endlich tritt es in der Thymus, bei deren Rückbildung auf, und bei vielen Säugetieren, die Winterschlaf halten, bildet es die Winterschlafdrüse, die mit der Thymus in gewissem Zusammenhang zu stehen scheint (Igel, Hamster u. a.). Bei krankhafter Vermehrung der Fettzellen können diese im interstitiellen Bindegewebe aller Organe auftreten (Lipomatosis) und zu Funktionsstörungen führen, so z. B. in den Muskeln, in der Herzwandung usw. Bei Krankheiten kann das Fettgewebe im Körper rasch schwinden. Die fettleeren Zellen sind dann kleine, mit verschiedenartigem Granula erfüllte Elemente, die späterhin sich wieder zu Fettzellen heranbilden können.

10. **Chromatophoren.** Pigmentierte Bindegewebszellen sind verästelte Zellen, die bei allen Wirbeltieren im lockeren faserigen Bindegewebe vorkommen. Sie sind dadurch charakterisiert, daß sie in ihrem Zellkörper Farbstoffe der mannigfaltigsten Art in Form feiner Körnchen oder kristalloider Plättchen enthalten. Man unterscheidet zwei Formen: 1. bewegliche, Wanderzellen, die wie Amöben in den Gewebsspalten des Körpers umherkriechen und auch in die Interzellularräume des Oberhautepithels eindringen können, 2. fixe Chromatophoren, die an einen bestimmten Platz gebunden sind, aber bewegliche Fortsätze haben, die sie ausstrecken und einziehen können. Diese Bewegungen stehen unter dem Einfluß von Nervenfasern, die endbäumchenartig sich um die Zellen aufzweigen, ein feines Korbnetz bildend. Die Farbstoffe, die in diesen Zellen eingelagert sind, sind in chemischer Beziehung und hinsichtlich der Farbe sehr verschieden (Fig. 38). Sie sind bei Fischen, Amphibien und Reptilien im Bindegewebe der Lederhaut angeordnet und bedingen die so mannigfaltige Färbung dieser Tierformen. Dadurch, daß verschieden gefärbte Zellen übereinander liegen und bald die oberflächlichen, bald die tiefen sich kontrahieren oder ausbreiten, kommt der bekannte, oft sehr plötzlich eintretende Farbenwechsel dieser Tiere zustande (Chamaeleo). Auch in tieferer Lage, z. B. unter dem Epithel des Bauchfells, findet man Chromatophoren bei Fischen sehr verbreitet. Dies alles sind fixe Zellen, während die pigmentierten Wanderzellen meist bei Fischen und Amphibien in der zarten Bindegewebsschicht unmittelbar unter der Oberhaut sich finden,

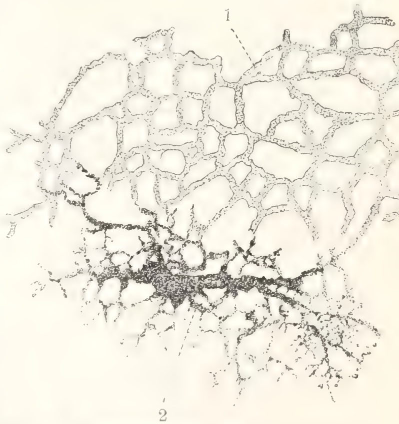


Fig. 38. Chromatophoren vom Salamander. 1. Zelle mit gelbem Pigment; 2. Zelle mit braunschwarzem Pigment. Aus K. C. Schneider.

von wo aus sie zwischen die Epidermiszellen, also ins Oberhautepithel eindringen können. Man hat ihnen hier auch die Bedeutung von Farbstoffträgern zum Oberhautepithel zugeschrieben. Sie sollen die Bildner des Pigments sein und es in die Epidermiszellen transportieren, so daß das Oberhautpigment nicht in den Epidermiszellen selbst gebildet würde. Chromatophoren kommen endlich auch ganz allgemein im Auge vor und zwar in der Gefäßhaut des Auges der Wirbeltiere, sowohl in der Chorioidea, als auch in der Iris, wo sie die Farbe des Auges bedingen. Bei Vögeln und Säugetieren sind Chromatophoren in der Haut nicht mehr vorhanden, die Hautfärbungen sind dort rein epidermoidale (in den Federn und Haaren). Auch bei den dunkeln Menschenrassen ist das Hautpigment in den Zellen der tiefen Epidermislagen zu finden, also rein epithelial. Nur im Auge, an den obengenannten Stellen, sind auch bei diesen höchsten Wirbeltierklassen Chromatophoren noch erhalten und reichlich ausgebildet.

B. Animale Gewebe.

I. Muskelgewebe.

Die Muskelelemente sind die aktiven Bewegungsorgane des Körpers. Das Muskelgewebe besteht aus Zellen oder Syncytien, in deren Plasmakörper feine kontraktile Fibrillen, zur Ausbildung kommen. Je nachdem diese Formelemente im Mesenchym oder in Epithelgewebe auftreten, unterscheidet man mesenchymatöse und epitheliale Muskulatur. Die letztere Form unterscheidet man wieder in epitheliale und epithelogene Muskulatur, je nachdem die Elemente im Verbande des Epithels bleiben oder sich davon ablösen. Die kontraktilen Fibrillen sind entweder homogen oder sie zeigen die Struktur einer Querstreifung in verschieden komplizierter Form. Die Bestandteile eines kontraktilen Elementes sind bei der mesenchymatösen Muskelzelle: das Sarkoplasma, in diesem die Fibrillen, entweder als peripherer Fibrillenmantel oder in einseitiger Anordnung, und der längliche, zentral oder seitlich gelagerte Kern. Die gleichen Bestandteile findet man in den epithelialen und epithelogenen Muskelelementen, doch sind hier die Fibrillen zuerst stets nur im basalen Teil des Zellkörpers angeordnet, um erst später sich zu vermehren und die Zellkörper mehr und mehr anzufüllen; ferner sind die Elemente dieser Gewebsgruppe meist nicht einfache Zellen, sondern an ihrem Aufbau ist eine größere Anzahl von Zellen beteiligt, deren Zellkörper eine Einheit bilden (Syncytium). Die Zahl der dabei verwendeten Zellen ergibt sich aus der Zahl der darin enthaltenen Kerne. Solche Gebilde sind mit einer strukturlosen elastischen Hüllmembran umgeben, dem Sarkolemma.

a) Wirbellose. Bei Spongien und den meisten Cölenteraten haben die Zellen, welche kontraktile Fibrillen enthalten, noch andere Funktionen, erst bei den höheren Wirbellosen sind unter fortschreitender Arbeitsteilung die Muskelzellen ausschließlich kontraktile Elemente. Bei Spongien sind es zarte spindelförmige Zellen mit peripheren homogenen Fibrillen (Fig. 39). Bei Cölenteraten kommen fast nur epitheliale und epithelogene Muskelelemente vor, nur die Ctenophoren besitzen verzweigte mesenchymatöse Muskelelemente. Bei den epithelialen Muskelzellen ist im basalen Teil des Plasmakörpers vieler Epithelzellen, sowohl des Ektoderms wie des Entoderms, eine homogene kontraktile Fibrille ausgebildet (Fig. 40).



Fig. 39. Kontraktile Faserzellen von Euspongia. ke Kern der Zelle. Nach F. E. Schulze.

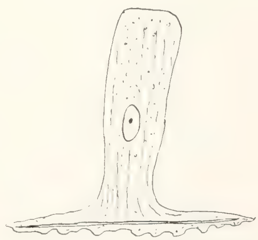


Fig. 40. Ektodermale Epithelmuskelzelle von Hydra. Nach K. C. Schneider.

Die Fibrillen der benachbarten Zellen verlaufen parallel und bilden eine einfache Lage. Durch Mazeration gelingt es, die einzelnen Epithelmuskelzellen zu isolieren. Indem die Basis des Epithels in Form von Falten, die weiter zu langen Blättern auswachsen können, in die Tiefe wächst, vergrößert sich die basale Fläche und die Fibrillen vermehren sich, es bestehen epitheliale Muskelblätter, die bei Medusen und Korallen sehr verbreitet sind (Fig. 41). Wenn dann diese Blätter sich von der Basis des Epithels

abschnüren, so kommt es zu röhren- oder bandförmigen selbständigen kontraktilen Elementen, die dann nicht mehr als epitheliale,

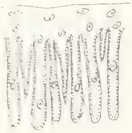


Fig. 41. Epitheliale Muskellamellen einer Meduse. Im Querschnitt. Nach Hertwig.

sondern als epithelogene Muskelbänder zu beurteilen sind (Fig. 42c). Bei Ctenophoren

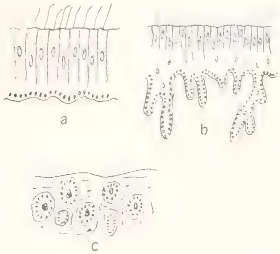


Fig. 42. Epitheliale (a u. b) und epithelogene (c) Muskulatur einer Actinie. In senkrechtem Schnitt. Nach Hertwig.

findet man pinselartig aufgezweigte mesenchymatöse Muskelelemente, die zahlreiche Kerne enthalten; ihre Fibrillen sind sehr fein und homogen (Fig. 43).



Fig. 43. Teil einer mesenchymatösen Muskelfaser einer Ctenophore. Verästelt mit zahlreichen Kernen. Nach Hertwig.

Bei Würmern kommen mesenchymatöse und epithelogene Muskelelemente vor. Sie bilden sich vom Mesoderm aus. Die Kerne in den mesenchymatösen Elementen liegen entweder zentral und die Fibrillen bilden einen peripheren Mantel (Fig. 45), oder die Kerne in den spindelförmigen Zellen nehmen eine seitliche Lage ein und die Fibrillen sind einseitig ausgebildet (Fig. 44). Bei den Anne-

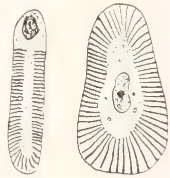


Fig. 45. Muskelfasern eines Anneliden (Bronchiobdella). Im Querschnitt. Aus Hatschek.

liden bestehen große Muskelbänder (Lumbricus), die bei manchen Formen (Eisenia) in kleinere drehrunde Fasergebilde zerklüftet sind (Fig. 46). In ihnen findet man im Sarkoplasma bandförmige homogene Fibrillen

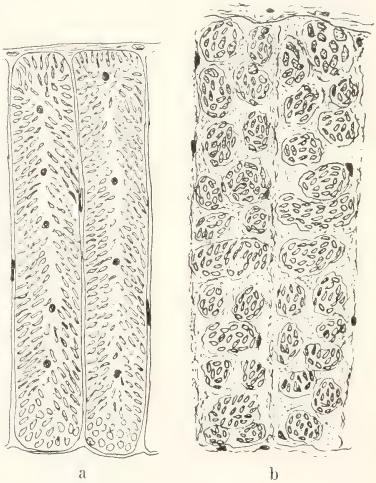


Fig. 46. Muskelbänder zweier Anneliden. Im Querschnitt. a vom Regenwurm (einheitlich). Nach Hatschek. b von Eisenia veneta (in Fasern zerklüftet). Nach Schneider.

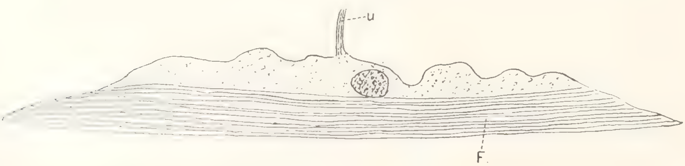


Fig. 44. Isolierte Muskelzelle eines Spulwurms. n Nerv; F Fibrillen. Nach Hertwig.

und mehrere Kerne. Bei Mollusken bestehen nur mesenchymatöse Muskelzellen mit glatten Fibrillen. Wo eine Querstreifung angedeutet ist, handelt es sich nur um eigentümlich spiraligen Verlauf der Fibrillen (Schließmuskeln mancher Muscheln; Fig. 47).

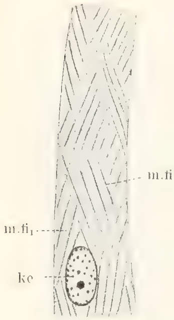


Fig. 47. Stück einer Schließmuskelfaser von Anodonta. Doppelt schräg gestreift. m.fi Muskelfibrillen, die sich kreuzen; ke Kern. Etwas schematisch. Nach Schneider.

Die kompliziertesten Muskelfasern unter Wirbellosen besitzen die Insekten. Hier bestehen runde Fasern, die zahlreiche Fibrillen im Sarkoplasma enthalten. Die Fibrillen zeigen die Querstreifung in der kompliziertesten Form. Während die Fibrillen der Muskelelemente bei den meisten Wirbellosen glatt sind, tritt bei einigen Formen die Struktur der Querstreifung auf und zwar sind quergestreifte Fibrillen in den spindelförmigen Muskelzellen der Subumbrella bei Medusen, sowie in den epithelialen Muskelelementen in der Wandung des Oesophagus beim Pferdespulwurm (Ascaris megalocephala) gefunden worden. Die Querstreifung kann verschieden ausgebildet sein. Man unterscheidet solche ersten und zweiten Grades. Bei den genannten Wirbellosen scheint die Querstreifung noch einfacher zu sein als diejenige ersten Grades, die in deutlicher Ausbildung bei Wirbeltieren besteht. Die Querstreifung zweiten Grades findet sich in voller Ausbildung nur bei Insekten. Bei der Querstreifung ersten Grades setzt sich jede Muskelfibrille aus gleichmäßig sich folgenden kleinen Kästchen zusammen, die durch feine querverlaufende Membranen, die Krausesche Zwischenscheibe, voneinander getrennt sind und ebenso an ihrer Oberfläche durch eine zarte elastische Membran umschlossen sind. Die Substanz im Innern jedes solchen Kästchens läßt drei Abschnitte unterscheiden: eine mittlere breite Lage doppelt lichtbrechender (anisotroper) Substanz und oberhalb wie unterhalb dieser je eine etwa halb so breite Lage einfach lichtbrechender (isotroper) Substanz. In der Mitte der anisotropen Substanz findet sich meist eine etwas hellere Zone, die Mittelscheibe (Fig. 48a). Bei der Kontraktion mischen sich anisotrope und isotrope Substanz, so daß die Schichtung sich verwischt. Bei der Querstreifung zweiten Grades der Insektenfasern treten in der

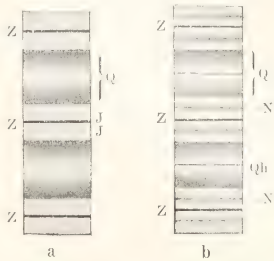


Fig. 48. a Schema der Querstreifung I. Grades einer Muskelfibrille der Wirbeltiere; b ein solches der Querstreifung II. Grades der Arthropodenmuskeln; Q Anisotrope Substanz; Qh deren hellere Mittelscheibe; J isotrope Substanz; N Nebenscheibe der isotropen Substanz; Z Krause'sche Zwischenscheibe. Nach Fürbringer.

oberen wie in der unteren Lage isotroper Substanz feine mittlere Nebenstreifen auf, oft in Form von Körnchenreihen, und ebenso erscheinen inmitten der mittleren anisotropen Substanz, im aufgehellten Teil dunklere Streifen (Fig. 48b). Diese Nebenscheiben sind alle bezüglich ihres feineren Verhaltens noch nicht aufgeklärt, manche halten sie für sarkoplasmatische Strukturen. Die Muskelelemente sind bei einigen Arthropoden in der Darmwand auch verästelt und können Netze bilden (Onicsus, Porcellio; Fig. 49).

b) Wirbeltiere. Bei Wirbeltieren unterscheidet man auch 1. mesenchymatöse Muskelelemente als Muskelzellen, die als glatte und quergestreifte vorkommen, und 2. epithelogene Muskelelemente, Muskelbänder und Muskelfasern, die alle quergestreifte Fibrillen besitzen.

1. Glatte Muskelzellen sind spindelförmig oder lang faserartig, drehrund oder bandartig. Sie besitzen immer einen stäbchenförmigen, zentral angeordneten Kern. Ihr Zellkörper besteht aus kontraktiler Substanz. Er erscheint oft matt glänzend, homogen, bald läßt er eine feine Längsstreifung erkennen als Ausdruck einer feinen fibrillären Struktur (Fig. 50). Diese Zellen liegen, durch eine Kittsubstanz verbunden, dicht zusammen und bilden Bündel, die sich geflechtartig durchkreuzen (Harnblase), oder sie bilden Schichten von parallel verlaufen-

den Bündeln (Darmkanal). Sie sind die Elemente der unwillkürlichen Muskulatur. Sie finden sich in der Wandung des Darmkanals, der Blut- und Lymphgefäße, in der

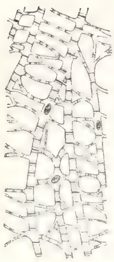


Fig. 49. Netzwerk quergestreifter Muskelzellen aus dem Darm einer Assel. Aus Hatschek. Nach Weber.



Fig. 50. Glatte Muskelzellen aus der Darmwand eines Salamanders.

Wand der Ausführwege der Harn- und Geschlechtsorgane, sowie der Luftröhre und der Bronchien, in der Haut, sowohl in Verbindung mit Drüsen, als auch mit den Federn und Haaren, in der Brustwarze und dem Skrotum und endlich im Ciliarmuskel des Auges, wo ihre Kontraktion dem Willen unterworfen ist.

Quergestreifte Muskelzellen sind kurze spindelförmige oder zylindrische Elemente, welche zu Ketten verbunden sind. Sie besitzen seitliche kurze, sogenannte treppenartige Fortsätze, durch welche auch seitliche Verbindungen der Ketten, Netze, zustande kommen. Sie besitzen einen ovalen, zentral liegenden Kern und der Zellkörper besteht aus Sarkoplasma, das eine große Zahl feiner Fibrillen enthält, die eine deutlich quergestreifte Struktur besitzen. Diese Zellen kommen im wesentlichen in der Muskulatur des Herzens der Wirbeltiere (Myocardium) vor (Fig. 51), auch in der Darmwandung einiger Fische hat man quergestreifte Muskelzellen nachgewiesen (Cobitis).

Die quergestreiften Muskelbänder und Muskelfasern sind die Elemente der willkürlichen Muskulatur der Wirbeltiere, die bei den höheren Formen mit dem Skelett in Verbindung treten, weshalb man sie auch als Skelettmuskulatur bezeichnet hat. Sie bilden sich aus der medialen Lamelle der Ursegmente der Wirbeltierembryonen, in ihrer Gesamtheit bilden sie also einen paarigen und gegliederten Komplex epithelialer Elemente (epithelogene Muskulatur).



Fig. 51. Quergestreifte Muskelzellen aus der Herzwand eines Säugetiers. Längsschnitt. Zwischen den Muskelzellen Bindegewebe. Aus Stöhr.

Quergestreifte Muskelbänder bilden sich bei den niedersten Wirbeltieren, dem Amphioxus und den Cyclostomen, embryonal auch bei Selachiern, Ganoiden und Dipnoern aus. Bei Amphioxus stellen sie dünne Lamellen dar, deren Kerne eine laterale Anordnung zeigen, während die kontraktile Substanz medial liegt. Zwischen die Lamellen ist Bindegewebe eingedrungen. Bei Ammocoetes, der Larve von Petromyzon, sind die Muskelbänder sehr voluminöse Gebilde, die durch eine einheitliche Hülle, das Bandsarkolemm, abgeschlossen sind (Fig. 52). Im Innern liegen die kontraktilen quergestreiften Fibrillen in dichten Massen dem Sarkolemm eingelagert und zwar sind sie in Zonen angeordnet. Zwischen ihnen liegen allenthalben zerstreut die zahlreichen rundlichen Kerne. Bei Petromyzon läßt jedes Muskelband an seiner Peripherie eine Lage rund-

licher, durch Sarkolemm und Bindegewebe abgegrenzter Muskelfasern unterscheiden, im

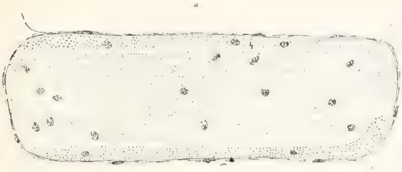


Fig. 52. Querschnitt durch ein Muskelband von Ammocoetes. Nach F. Maurer.

Innern besteht noch eine einheitliche Masse von Fibrillen (Fig. 53). Was hier beginnt,

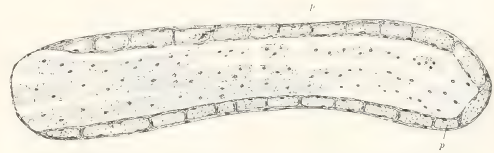


Fig. 53. Querschnitt eines Muskelbandes von Petromyzon. p Parietalfasern. Beginn einer Zerklüftung. Nach F. Maurer.

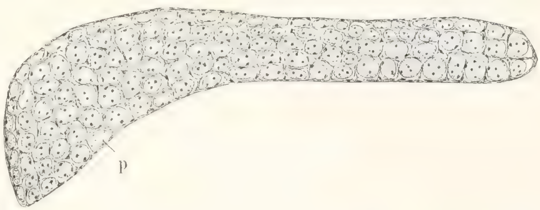


Fig. 54. Querschnitt durch ein Muskelband von Myxine. Das ganze Band zu Fasern zerklüftet. Nach F. Maurer.

ist bei Myxinoiden durchgeführt, insofern hier die Bänder zwar noch abgrenzbar sind, ein jedes aber in eine große Zahl drehrunder Muskelfasern zerteilt ist, deren jede durch ein Sarkolemm abgeschlossen und durch Bindegewebe von der benachbarten Faser getrennt ist (Fig. 54). Man hat die Muskelbänder von Ammocoetes als zu Lamellen ausgewachsene Muskelepithelbezirke erster Ordnung aufgefaßt. Bei Petromyzon beginnt ihre Zerteilung zu Bezirken zweiter Ordnung, die bei Myxinoiden durchgeführt ist. Das Sarkolemm, das jedes Band und dann jede Faser umschließt, ist morphologisch als die Basalmembran dieses Epithelbezirks zu beurteilen. Bei allen höheren Wirbeltieren bilden sich aus dem Epithel der Ursegmente sofort drehrunde Muskelfasern aus, bei den meisten Formen kann man aber noch ihre Zusammenlagerung zu Bändern zeitlebens (Selachier) oder wenigstens embryonal (Ganoiden, Dipnoer) nachweisen.

Die quergestreifte Muskelfaser der Wirbeltiere ist eine drehrunde Faser von sehr verschiedener Länge und Dicke. Sie ist immer von einer glashellen strukturlosen Membran, dem Sarkolemm, umhüllt, im Innern enthält sie im Sarkoplasma, das eine helle, zuweilen mit feinen Körnchen durchsetzte Flüssigkeit darstellt, eine große Zahl feiner drehrunder oder bandförmiger quergestreifter Fibrillen. Sie zeigen eine komplizierte Querstreifung erster Ordnung (s. S. 1131; Fig. 55). Die Kerne liegen bei niederen Wirbeltieren und bei höheren Formen embryonal in der ganzen Faser zerstreut, als innere Muskelkerne (Fig. 56). Bei höheren Formen im ausgebildeten Zustand findet man sie nur an der Peripherie der Fasern, der Innenfläche des Sarkolemms angelagert (äußere Muskelkerne oder Sarkolemmakerne; Fig. 57 u. 58). Man hat je nach der Ausbildung und Zahl der Fibrillen im Plasma sehr verschiedene

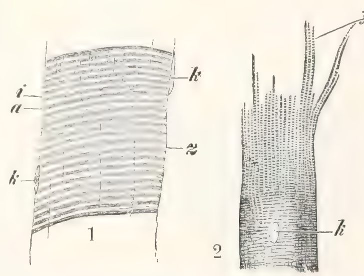


Fig. 55. 1. Stück einer quergestreiften Muskelfaser vom Menschen. a anisotrope, i isotrope Substanz; z Zwischenscheibe; k Kerne. 2. Muskelfaserstück vom Frosch, Zerfall in Fibrillen (f). Aus Stöhrs Lehrbuch der Histologie.

Formen der Muskelfasern unterschieden. Es sei vor allem die sarkoplasmaarme und sarkoplasmareiche Muskelfaser erwähnt. Bei

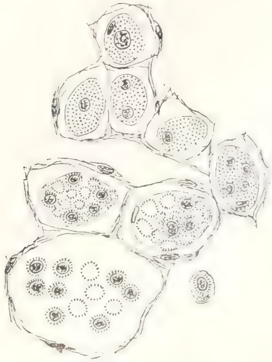


Fig. 56. Querschnitt einiger quergestreifter Muskelfasern in Längsteilung von einem Haifisch. Innere Muskelkerne. Nach Maurer.

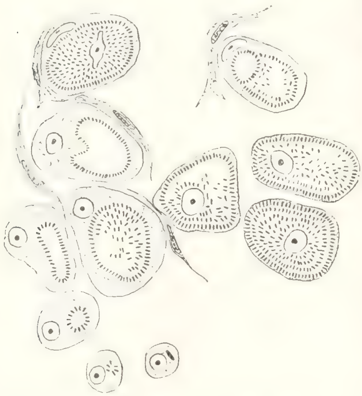


Fig. 57. Querschnitte durch Muskelfasern eines Knochenfisches. Ausbildung der Fibrillen. Nach Maurer.



Fig. 58. Querschnitt einer quergestreiften Muskelfaser der Zunge des Menschen. Die dunkleren Punkte sind die Fibrillenquerschnitte, dazwischen das Sarkoplasma. Aus Stöhr.

letzteren finden sich die Fibrillen in dem reichlichen Sarkoplasma der Faser zu Gruppen verteilt angeordnet. Man bezeichnet die Fibrillengruppen als Muskelsäulchen; auch als Cohnheimsche Felder sind sie benannt worden. Auch rote und blasse Muskelfasern hat man unterschieden (Rollet). Die Enden der Muskelfasern sind meist schräg abgestutzt und man nimmt an, daß der Sarkolemmaschlauch an beiden Faserenden abgeschlossen ist. Die neuere Beobachtung (O. Schultze), daß die quergestreiften Fibrillen der Muskelfasern sich kontinuierlich in die Sehnenfibrillen fortsetzen, erweckt Bedenken dagegen (Fig. 59). Beim Menschen

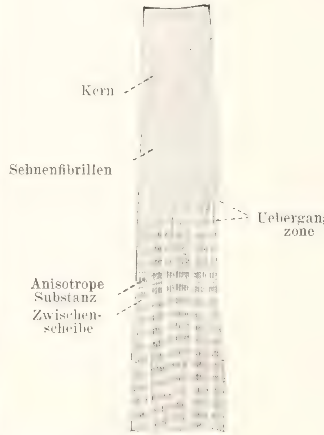


Fig. 59. Längsschnitt eines Teils einer Muskelfaser des Menschen. Uebergang der quergestreiften Muskelfibrillen in die Sehnenfibrillen. Nach O. Schultze. Aus Stöhrs Lehrbuch der Histologie.

besteht die willkürliche Skelettmuskulatur aus drehrunden Muskelfasern durch Sarkolemm abgeschlossen. Die quergestreiften Fibrillen sind sehr fein, drehrund, und erfüllen das Sarkoplasma der Faser gleichmäßig. Die Muskelfasern sind sarkoplasmaarm und rot gefärbt. Die Kerne finden sich als Sarkolemmakerne oder äußere Muskelkerne der Innenfläche des Sarkolemms in großer Zahl angelagert. Embryonal findet man auch beim Menschen zentrale Kerne und peripheren Fibrillenmantel in den Fasern. Sarkoplasmareiche Muskelfasern findet man bei sehr angestrengten Muskeln, z. B. den Flossenmuskeln der Seepferdchen, aber auch die Parietalfasern in den Muskelbändern von Petromyzon sind protoplasmareich. Blasse Muskelfasern findet man besonders bei

domestizierten Tieren, z. B. Huhn und Kaninchen. Bandförmige Fibrillen finden sich in den Muskelfasern mancher Fische, (Cyprinoiden, Salmoniden), sonst sind die Fibrillen meist so fein, daß ihr Querschnitt punktförmig erscheint.

Zu jeder quergestreiften Muskelfaser tritt eine markhaltige Nervenfaser und zwar zur Mitte der Faser, wo sie eine komplizierte motorische Nervenendplatte bildet (S. 1141).

Elektrisches Gewebe. Das Element dieses Gewebes ist die elektrische Platte, deren jede als eine umgewandelte quergestreifte Muskelfaser zu beurteilen ist; nur die Elemente des Zitterwelses machen davon eine Ausnahme. Das elektrische Gewebe kommt nur bei einigen Fischen und zwar bei wenigen Formen von Haifischen, Rochen und Knochenfischen vor. Jede Platte läßt drei Schichten unterscheiden, deren mittlere aus der modifizierten quergestreiften Substanz der Muskelfaser besteht, während die anderen Schichten, die je nach der Anordnung der Gebilde als vordere und hintere oder als obere und untere zu unterscheiden sind, aus den beiden Enden der Muskelfaser hervorgehen. Sie bestehen aus Sarkoplasma mit zahlreichen Kernen. Zu einer dieser Schichten, z. B. der vorderen, tritt eine markhaltige Nervenfaser, die eine komplizierte elektrische Endplatte bildet (Fig. 60). Die Platten sind säulenartig aneinander gereiht und bilden so das elektrische Organ, das durch isolierende Hüllen abgeschlossen ist. Zu beachten ist, daß hier der Nerv nicht zur Mitte der Elektroblastenzelle tritt, wie es bei Myoblasten sich verhält, sondern zum einen Ende derselben. Die Ausbildung der Platten ist eine graduell verschiedene, man unterscheidet pseudoelektrische und elektrische Elemente. Zitterrochen und Zitteraal haben starke elektrische Organe, andere Selachier (Raja) und Knochenfische (Gymnarchus und Mormyrus) pseudoelektrische. Es sind sehr verschiedene Teile der Körpermuskulatur, die embryonal zu elektrischen Platten herangebildet werden: bald Kopfmuskeln (Augen- oder viscerale Kopfmuskeln), bald Rumpf- oder Flossenmuskeln. Eine Sonderstellung nehmen die elektrischen Organe beim Zitterwels (Malapterurus electricus) ein; sie liegen unter der Haut, längs der ganzen Rumpfseite. Ihrem Bau nach sind sie kaum von quergestreiften Muskelfasern ableitbar, man hat sie als modifizierte Hautdrüsenelemente beurteilt, wahrscheinlich entstammen sie glatten Muskelelementen, wie sie in der Haut der Wirbeltiere verbreitet vorkommen. Sicher steht ihre Herkunft nicht.

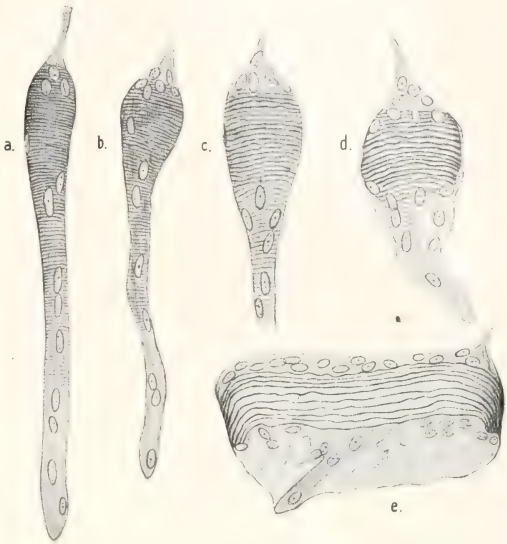


Fig. 69. Bildung der elektrischen Platte (e) aus Muskelfasern bei Raja. Nach Engelmann.

II. Nervengewebe.

Unter den Metazoen ist nur bei den Schwämmen, den Spongien (Poriferen), Nervengewebe nicht nachgewiesen worden. Bei allen höheren Metazoen ist es ausgebildet. Im einfachsten Zustande tritt es bei Hydroidpolypen (Hydrozoen) auf, wo es ein an der Basis des Ektoderms sowie in zarterer Form an der Basis des Entoderms angeordnetes Geflechte von Zellen und Fasern darstellt (Fig. 61). Darin sind bereits die Formelemente des Nervengewebes gegeben: Nervenzellen und Nervenfasern. Die Nervenfasern sind unter allen Umständen Fortsätze der Zellen. Die Zellen sind epitheliale Elemente, sie sind nur in die Tiefe des Epithels gerückt. Durch ihre Faserfortsätze stehen sie einerseits mit den Deckzellen des Epithels in Beziehung. Manche dieser Fasern treten

aber andererseits auch mit den Muskelelementen in Verbindung, und damit ist zugleich der ganze animale Apparat des Metazoenkörpers in nuce gegeben. Reize, welche auf die Deckzellen der Oberhaut wirken, werden durch Nervenfasern den Nervenzellen zugeführt, von diesen aus durch andere Fortsätze den Muskelelementen zugeleitet,

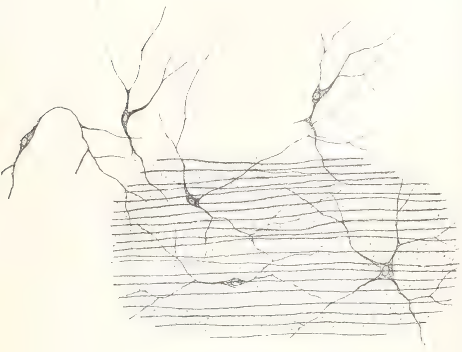


Fig. 61. Ektodermaler Nervenplexus einer Hydra. Die parallelen Linien sind Muskelfibrillen. Nach K. C. Schneider.

die dadurch zu Kontraktionen veranlaßt werden können. Indem zwischen Deckepithelzellen und Muskelzellen nicht nur eine, sondern mehrere Nervenzellen eingeschaltet sein können, erfährt der nervöse Apparat eine komplizierte Weiterbildung, seine Zellen erhalten verschiedene spezielle Funktionen, unter fortschreitender Arbeitsteilung spielt sich eine anatomische Differenzierung ab.

Während bei Hydrozoen der epitheliale Nervenplexus diffus in der ganzen Ausdehnung des Ekto- und Entoderms gleichmäßig besteht, ist bei Korallen schon insofern ein höherer Zustand erkennbar, als das Geflechte an bestimmten Stellen eine stärkere Ausbildung zeigt, z. B. an der Mundscheibe, am Schlund und den Mesenterialwülsten, während er an der Basalplatte nur schwach ausgebildet ist. Dies wird bei Medusen weiter geführt, wo das Nervengewebe nur an bestimmten Stellen lokalisiert auftritt, so daß Nervenringe (Schlundring, Mantelring) entstehen. Bei Würmern und allen höheren Wirbellosen ist dann die Lokalisierung durchgeführt. Es bestehen bei Würmern meistens Längsstämme, die eine seitliche oder ventrale Anordnung zeigen. Während sie hier häufig noch im Ektoderm selbst angeordnet sind, lösen sie sich bei anderen vom Ektoderm ab und liegen dann subepithelial. Allgemein tritt ein am vorderen Körperende dorsal vom Darm gelegenes oberes Schlundganglion auf. Bei Wirbeltieren ist allenthalben das dorsal vom Darmrohr und der Chorda dorsalis angeordnete Medullarrohr ausgebildet, das sich außer bei Amphioxus, bei allen Formen in einen vorderen mächtigeren Abschnitt, das Gehirn und einen sich aus dem Gehirn kontinuierlich fortsetzenden schmächtigeren Teil, das Rückenmark sondert. Von diesen das nervöse Zentralorgan darstellenden Teilen gehen die peripheren Nervenfasern aus, in deren Verlauf auch Nervenzellen enthaltende Ganglien eingelagert sind. Mit diesem sogenannten spinalen Nervensystem steht das sympathische in Verbindung, das nähere Beziehung zum Darmkanal und dem Gefäßapparat hat und stammesgeschichtlich mit dem entodermalen Nervengeflechte niederer Formen verglichen werden kann. Alle diese Organe sind nun aus Nervengewebe aufgebaut, Nervenzellen und Nervenfasern, und die Nervenfasern sind immer Fortsätze von Nervenzellen.

a) Nervenzellen. Der Zellkörper der Ganglienzellen besteht aus nervöser Substanz, die bei Wirbellosen und bei Wirbeltieren eine charakteristische Struktur besitzt; zwischen einer feinstreifigen, aus sehr feinen Fibrillen bestehenden Substanz, welche als die Dauersubstanz der Zelle bezeichnet wird (Fig. 62), sind bald gröbere, bald

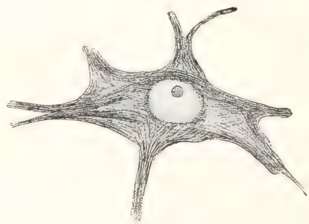


Fig. 62. Nervenzelle aus dem Rückenmark eines Hundes. Fibrilläre Struktur der nervösen Substanz. Aus Stöhr.

feinere Körner in der ganzen Zelle zerstreut eingelagert, die während der Tätigkeit der Zelle schwinden und in Ruheperioden wieder gebildet werden (Verbrauchsstoffe der Zelle, Nißlsche Körperchen; Fig. 63). In manchen Ganglienzellen, z. B. den Spinal- und sympathischen Ganglienzellen der Wirbeltiere sind Haufen kleinster Pigmentkörnchen häufig nachweisbar. Jede Ganglienzelle besitzt einen meist zentral angeordneten großen rundlichen Kern, der durch eine sehr deutliche Membran abgeschlossen ist und in der Regel ein großes Kernkörperchen (Nukleolus) enthält. Durch verschiedene Methoden ist es gelungen, im Zellkörper vieler Ganglienzellen

feine zierliche Fibrillennetze nachzuweisen (Apathy) (Fig. 64), von welchen man ein



Fig. 63. Nervenzelle aus dem Rückenmark eines Kindes. Nißlsche Körper. Aus Stöhr.

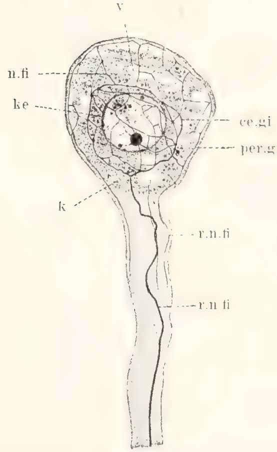


Fig. 64. Ganglienzelle eines Blutegels. Fibrillengitter. Nach Apathy. Aus Schneider.

inneres, den Kern umspinnendes und ein äußeres, im peripheren Teil der Zelle gelegenes unterscheiden kann. Beide Netze stehen durch radiäre Fibrillen miteinander in Verbindung. Die Fibrillen gehen auch in die Fortsätze der Zellen über. Ferner hat man ein etwas derberes Netzwerk erkannt, das aus feinen Kanälchen besteht, die Flüssigkeit enthalten (Golgi, Holmgren) (Fig. 65); man hat sie als Trophospongien bezeichnet und sieht in ihnen für die Ernährung der Zelle wichtige Gebilde. Alle diese Bestandteile hat man in den Ganglienzellen der verschiedensten Wirbellosen wie Wirbeltiere gefunden.

Die Form der Ganglienzellen ist sehr verschieden und zum Teil von der Art und Zahl ihrer Fortsätze abhängig; man unterscheidet birnförmige, polyedrische, spindelförmige und pyramidenförmige Zellen. Nach den Fortsätzen unterscheidet man uni-, bi- und multipolare Zellen. Während bei den uni- und bipolaren Zellen die Fortsätze in Nervenfasern übergehen, hat man bei multipolaren Zellen zweierlei Fortsätze unter-

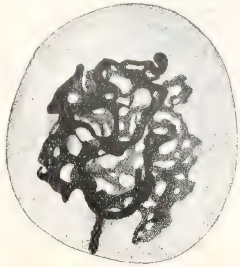


Fig. 65. Spinalganglienzelle eines Kaninchens. Holmgrensche Kanälchen. Aus Schneider.

schieden: eine größere Zahl von Fortsätzen, die aus dem oberflächlichen Teil des Zellkörpers hervorgehen und sich sofort nach dem Verlassen der Zelle in deren unmittelbarer Nachbarschaft baumartig verzweigen, die sogenannten Dendriten, und einen einzigen aus dem inneren, den Kern umgebenden Teil des Zellkörpers hervorgehenden, in eine Nervenfaser von längerem Verlauf übergehenden Nervenfaserfortsatz oder Neurit (Fig. 66). In neuerer Zeit neigt man der Ansicht zu, daß auch die Dendriten nervöse Fortsätze sind, während man ihnen früher unter der Bezeichnung „Protoplasmafortsätze“ diese Bedeutung absprach. Während die Ganglienzellen der Wirbeltiere, welche im Gehirn und Rückenmark liegen, keine besondere Hülle besitzen, kommt eine solche den in die peripheren Bahnen eingelagerten Zellen, sowohl den spinalen, als den sympathischen Ganglienzellen zu, und zwar sind es feine strukturlose Membranen, deren Innenfläche Kerne angelagert sind. Diese Hüllen sind durch einen feinen Spaltraum von der Oberfläche der Zelle getrennt und gehen kontinuierlich in die äußere Scheide der aus der Zelle hervorgehenden Nervenfasern über.

In den Ganglienzellen hat man auch Zentrosomen nachgewiesen und zwar findet man inmitten eines neben dem Kerne gelegenen Sphärenapparates meist 2 Zentriolen.

Um einige besondere Formen von Ganglienzellen zu erwähnen, sei angeführt, daß bei Würmern schon verschiedene Zelltypen als große und kleine unterschieden werden. Sehr große multipolare Zellen finden sich z. B. im Bauchmark der Ringelwürmer. Kolossalzellen finden sich im Rückenmark

des Amphioxus, in der Medulla oblongata der Cyclostomen. Ihre Größe kann bis zu 0,2 mm betragen. Bei Wirbeltieren liegen die meisten Ganglienzellen in der grauen Substanz des Gehirns und des Rückenmarks, fehlen aber auch in der weißen Substanz nicht. Besonders seien erwähnt die Pyramidenzellen der Großhirnrinde (Fig. 67), die in sehr verschiedener Größe vorkommen, die größten sind die motorischen Pyramidenzellen in der Tiefe der Rinde der präzentralen Windung. Ferner sind hervorzuheben die Purkyneschen Zellen der Kleinhirnrinde, in einfacher Lage in der ganzen Rinde verbreitet. Sie gehören zu den größten Ganglienzellen der Säugetiere und des Menschen, während die Körnerzellen der Kleinhirnrinde mit ihren vogelkrallenähnlichen Dendriten und dem einen Neurit die kleinsten Nervenzellen sind (5 bis 10 Mikren). Im Rückenmark seien die großen multipolaren Zellen der grauen Vordersäulen erwähnt und die spindelförmigen Elemente der Clarkeschen Säulen. Beim Menschen schwankt ihre Größe zwischen 75 und 135 Mikren. Die Spinalganglienzellen der Wirbeltiere sind scheinbar unipolar, tatsächlich umgebildete bipolare Elemente. Die Ganglienzellen im Ganglion der Schnecke des Gehörorgans haben den bipolaren Charakter beibehalten.

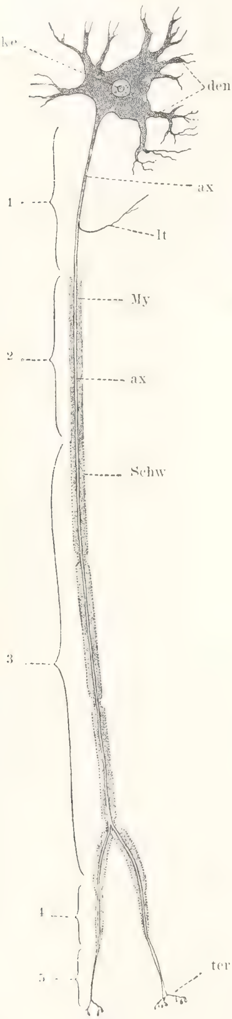


Fig. 66.



Fig. 67.

Fig. 66. Multipolare Ganglienzelle. Darstellung eines Neuron. Schematisch. ke Kern, dn Dendriten, ax Achsenzylinder, lt Kollateralast, My Markscheide, Schw Schwann'sche Scheide, ter Endbäumchen. Aus Schneider.

Fig. 67. Pyramidenzelle der Großhirnrinde, abwärts verlaufend der Neurit. Nach Kölliker. Aus Fürbringer-Gegenbaur.

b) Nervenfasern. Alle Nervenfasern sind Fortsätze von Ganglienzellen. Sie sind drehrund oder abgeplattet bandartig und bestehen ebenfalls aus nervöser Substanz, sie zeigen stets eine feine Längsstreifung, da sie aus feinen Fibrillen (Neurofibrillen) zusammengesetzt sind. Sie bilden die Leitungsbahnen des Nervensystems. Zwischen den Neurofibrillen der Fasern sind feine Körnchen eingelagert, besonders in der Nähe der Ganglienzellen. Eine Ganglienzelle kann, wie oben geschildert, eine größere Zahl von Fortsätzen abgeben. Eine Ganglienzelle mit ihren sämtlichen Fortsätzen bildet eine nervöse Gewebseinheit, ein Neuron (Fig. 66). Indem die Neurone sich zusammengliedern, bilden sie in ihrer Gesamtheit das Nervensystem. Jedes Neuron kann neben seiner Haupteinlagerung im Nervensystem zahlreiche Nebenanschlüsse haben. Das ist begründet in dem speziellen Verhalten der Verzweigung der Nervenfasern. Die Dendriten der multipolaren Ganglienzellen treten mit Fortsätzen anderer Zellen in Beziehung, ferner gibt der Neurit auf seinem Wege von Strecke zu Strecke Fortsätze, sogenannte Kollateralen, ab, die unter Aufzweigung ebenfalls mit Fortsätzen anderer Ganglienzellen Verbindung zeigen. Die Details dieser Verbindungen können wir noch nicht übersehen, jedenfalls sind sie außerordentlich kompliziert. Abgesehen von den im Zentralorgan und auch außerhalb desselben bestehenden Verbindungen

der Neurone untereinander, treten ferner die Nervenfasern auch mit anderen Gewebselementen in Verbindung, denen sie bestimmte Reize zuführen, oder von welchen sie Reize aufnehmen, um sie dem Nervensystem zu übermitteln. Indem man die Ganglienzellen als die Zentralapparate des Nervensystems auffaßt, unterscheidet man die von ihnen ausgehenden Nervenfasern als fortleitende, zentrifugale oder zuleitende, zentripetale Fasern. Auf ihren oft weiten Wegen im Organismus umgeben sich die von den Ganglienzellen ausgehenden Nervenfasern mit Scheiden, die eine verschiedene Ausbildung zeigen. Danach hat man verschiedene Formen von Nervenfasern unterschieden: Den wesentlichen, allein leitenden Bestandteil der Faser bildet immer der Fortsatz der Nervenzelle. Man hat ihn seiner Anordnung in der Faser entsprechend als Achsenzylinder bezeichnet. Dieser, aus feinsten Neurofibrillen zusammengesetzt, kann nackt verlaufen, so findet er sich bei vielen niederen Wirbellosen, aber auch in der grauen Substanz des Zentralnervensystems der Wirbeltiere kommen solche nackte Achsenzylinder weit verbreitet vor. Ferner unterscheidet man marklose und markhaltige Nervenfasern (Fig. 68). Die ersteren, auch blasse

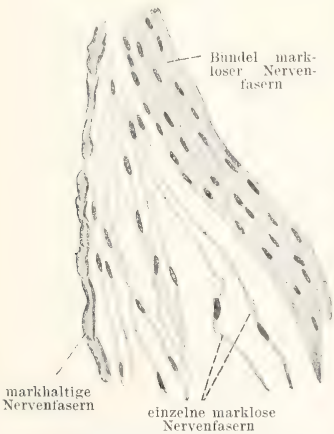


Fig. 68. Marklose und markhaltige Nervenfasern von Kaninchen. Aus Stöhr.

oder Ranviersche Fasern genannt, bestehen außer dem Achsenzylinder aus einer feinen strukturlosen kernhaltigen Scheide, dem Neurilemma. Solche Fasern finden sich allgemein im sympathischen Nervensystem der Wirbeltiere und des Menschen. Die markhaltigen Nervenfasern besitzen um den Achsenzylinder eine aus Nervenmark, Myelin, bestehende Markscheide. Die Markscheide enthält außer dem Myelin auch Neurokeratin, welches die Markscheide sowohl an ihrer inneren, als an ihrer äußeren Fläche röhrenartig umgibt. Das innere und äußere Rohr stehen durch feine, sehr zahlreiche Neurokeratinfasern, die die Markscheide radiär durchsetzen, miteinander in Verbindung, so daß auf dem Querschnitt für die Markscheide eine Radspeichenstruktur zustande kommt. Die markhaltigen Nervenfasern, nur aus Achsenzylinder und Markscheide bestehend, finden sich sehr verbreitet in der sogenannten weißen Substanz des Rückenmarks und Gehirns bei Wirbeltieren und beim Menschen, deren Hauptbestandteile sie darstellen. Von dem Punkte an, wo die markhaltigen Nervenfasern das Zentralnervensystem verlassen und in die peripheren Nervenfasern übergehen, umgeben sie sich außerhalb der Markscheide noch mit einer weiteren Scheide, einer strukturlosen Membran, deren Innenfläche von Strecke zu Strecke Kerne eingelagert sind, sie wird als Neurilemma oder Schwannsche Scheide bezeichnet. Während Achsenzylinder und Neurilemm der Nervenfaser in ihrer ganzen Länge zukommen und keine Unterbrechung zeigen, ist die Markscheide aus einer größeren Zahl von Folgestücken zusammengesetzt, sie besitzt also in gleichmäßigen Abständen Unterbrechungen, die als Einschnürungen der Faser erscheinen (Ranviersche Einschnürungen; Fig. 69).

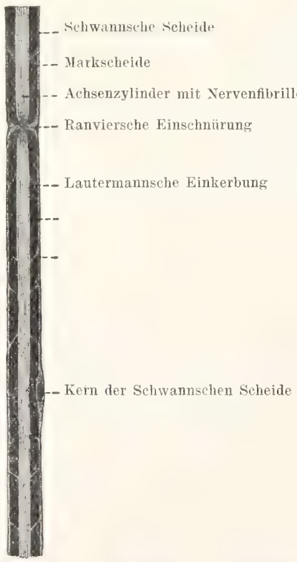


Fig. 69. Markhaltige Nervenfaser. Aus Gegenbaur-Fürbringer.

In der Markscheide treten auch feine, die Scheide schräg durchsetzende Spalten auf, die aber keine Unterbrechungen der Scheide veranlassen, sie sind als Lautermannsche Einkerbungen bekannt geworden

Im Vorstehenden wurden die Nervenfasern der Wirbeltiere genauer geschildert, bei Wirbellosen bestehen einfachere Zustände. Die Cölenteraten haben nur nackte Nervenfasern, von Ganglienzellen ausgehend. Bei Würmern und Mollusken treten Hüllen um Ganglienzellen und Nervenfasern auf. In den Scheiden der Nervenfasern mancher Würmer hat man sogar schon Myelin (Nervenmark) nachgewiesen. Die Neurofibrillen zeigen in den Nervenfasern vielfach geschlängelten und unregelmäßig spiraligen Verlauf (Fig. 70). Bei Würmern treten im

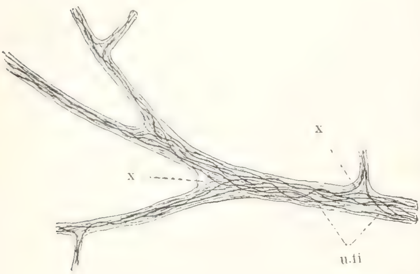


Fig. 70. Verzweigte Nervenfaser mit Neurofibrillen von einer Qualle (Velella). Nach K. C. Schneider.

Bauchmark auch sehr mächtige, sogenannte Kolossalfasern auf. Solche bestehen auch im Rückenmark von Amphioxus und Cyclostomen (Müllersche Fasern), sowie bei Salamandrinen (Mauthnersche Fasern).

c) Nervenendigungen. Die Endigungen der Nervenfasern werden heute von den meisten Forschern als freie, knopfförmige aufgefaßt. Die Achsenzylinder zweigen sich, nachdem sie ihr Endorgan erreicht haben, endbäumchenartig auf, und indem die Neurofibrillen sich dicht an die Oberfläche der Zellen, denen sie Reize zuführen oder von welchen sie Reize empfangen, anlagern, wird durch Kontaktwirkung der Reiz übertragen. Dieser Auffassung steht gegenüber die Ansicht, daß die Nervenfibrillen in die Elemente der Endorgane kontinuierlich übergehen. Dann würde der Reiz durch die Kontinuität der Teile übergeleitet.

Für beide Auffassungen sind zahlreiche Gründe vorgebracht worden. Sicher ist, daß kontinuierliche Zusammenhänge zwischen Fortsätzen verschiedener benachbarter Ganglienzellen bestehen, also ist Kontinuität in bestimmten Fällen einwandsfrei nachgewiesen. Ob ein kontinuierlicher Zusammenhang allgemein besteht, ist aber nicht sichergestellt. Physiologisch erscheint es irrelevant, ob ein Reiz durch Kontakt oder Kontinuität von einem Neuron auf das andere, oder von einer Nervenfaser auf ein bestimmtes Endorgan übertragen (Muskelfaser, Drüsenzelle) oder von ihm aufgenommen (Empfindungs- und Sinneszelle) wird. Vom morphologischen Standpunkt aus ist es aber natürlich ein sehr bedeutsamer Unterschied und da erscheint der Zusammenhang durch Kontinuität als der naturgemäßere. Von Nervenendigungen sind in erster Linie die außerordentlich zahlreichen Aufzweigungen der Dendriten der Ganglienzellen im Zentralorgan zu nennen, von deren letztem Endverhalten wir noch nichts Sicheres wissen. Ebenso sind die zahlreichen Kollateralen der Neuriten im Gehirn und Rückenmark zu erwähnen. Hier wissen wir, daß solche sehr zahlreich in dem Fasergewirre der grauen Substanz in unbekannter Weise ihr Ende finden, ferner daß viele solche Kollateralen und Endbäumchen sich um die Körper von Ganglienzellen aufzweigen, die durch sie von einem Korbnetz umgeben erscheinen. Aber auch hier wissen wir nicht, ob die letzten Enden der im Endbäumchen sich aufsplitternden Neurofibrillen sich frei mit knopfförmigen Enden nur an die Ganglienzelle anlegen, oder ob sie irgendwie in die Substanz der Ganglienzelle kontinuierlich übergehen. Dieselbe Unsicherheit herrscht in bezug auf das letzte Endverhalten im Falle das Endbäumchen einer Faser sich gegen das Endbäumchen oder den Dendriten eines anderen Neurons aufzweigt.

Von Endigungen peripherer Nervenfasern sind zu betrachten:

a) Die Endigung der motorischen Nervenfaser. Zur Mitte jeder quergestreiften Muskelfaser tritt bei Wirbeltieren eine markhaltige Nervenfaser. Das Neurilemm geht kontinuierlich ins Sarkolemm über. Die Markscheide hört mit freiem Ende auf, ihr letztes Segment reicht gerade bis an die Muskelfaser. Der Achsenzylinder allein tritt in die Muskelfaser ein und bildet eine motorische Endplatte von verschiedener Form, die für jede Wirbeltierart eine besondere ist. Bei Amphibien, z. B. beim Frosche, erstrecken sich die bajonettartig sich verzweigenden Neurofibrillen im Sarkoplasma verlaufend weit in die Faser hinein; bei Reptilien, z. B. der Eidechse, ist die Endplatte eine kleine ovale Scheibe: In reichlichem Sarkoplasma mit zahlreich eingelagerten Kernen bildet der Achsenzylinder ein zierliches End-

bäumchen unter hirschgeweihartiger Aufzweigung der Neurofibrillen, deren jede mit einem freien knopfförmigen Ende aufhört (Fig. 71). Dieser letzteren Form ähneln die Endplatten an den Muskelfasern der

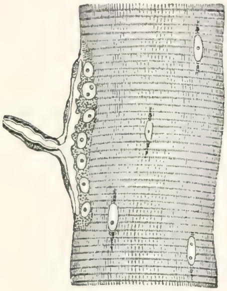


Fig. 71. Stück einer Muskelfaser von der Eidechse mit der motorischen Nervenendplatte. Profilansicht. Nach Kühne. Aus Gegenbaur.

Säugetiere (Fig. 72) und des Menschen. Zu jeder Muskelfaser tritt auch noch eine andere Nervenfaser, deren Endigung einfacher ist, ihre Bedeutung ist noch nicht aufgeklärt.



Fig. 72. Motorische Nervenendigungen an quergestreiften Muskelfasern vom Kaninchen. Aus Gegenbaur-Fürbringer.

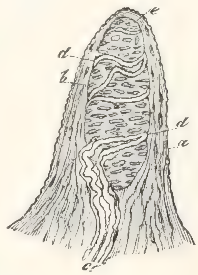
Die Endigung der sensiblen Nervenfaser. Die Endigung der sensiblen Nervenfasern in der Haut stellt sich bei Wirbeltieren so dar, daß an der Basis des Oberhautepithels nur der Achsenzylinder in das Epithel eintritt und sich endbäumchenartig in den interzellulären Spalträumen der Epidermis aufzweigt. Die Neurofibrillen sind bis in das Stratum corneum hin verfolgbar (Fig. 73). Auch hier wird freie Endigung der Fibrillen und Reizübertragung durch Kontakt angenommen. Besonders reichlich finden sich solche Fibrillen in dem Hornhautepithel des Auges. Manche sensible Fasern erreichen das Oberhautepithel nicht, sondern endigen in kleinen sogenannten Tastkörperchen der Lederhaut. Auch hier handelt es sich um Endbäumchen von

Fig. 73. Verzweigung sensibler Nervenfibrillen im Oberhautepithel eines Kindes. Nach Retzius.



Nervenfibrillen zwischen Zellen, die zu einem kleinen ei- oder wurstförmigen Komplex zusammengelagert sind (Grandrysche und Meißnersche Körperchen; Fig. 74),

Fig. 74. Meißnersches Tastkörperchen aus einer Hautpapille des Menschen. Nach Kölliker.



oder die Nervenfaser endigt ohne stärkere Aufzweigung des Achsenzylinders inmitten einer feinkörnigen Masse, die von zahlreichen kernhaltigen Lamellen in zwiebelschalenartiger Anordnung umgeben ist. Das ganze Gebilde (Vater-Pacinisches Körperchen; Fig. 75) ist eiförmig und hat etwa einen Durchmesser von 1 mm. Zwischen Innenkolben und den Lamellen ist noch ein feineres Neurofibrillennetz gefunden worden, das von einer zweiten sekundären Nervenfaser dem Gebilde zugeführt wird (Fadenapparat Timofijews; Fig. 76). Letztere Gebilde liegen im subkutanen Bindegewebe der Tastballen an den Zehen der Säugetiere, kommen aber auch im Mesenterium einiger Raubtiere (Katze)

vor, sowie im Periost der Knochen in der Nähe mancher Gelenke.

Die Endigungen der Sinnesnerven in den verschiedenen Sinnesorganen stellen sich beim Geschmacksorgan, den Hautsinnesorganen wasserlebender Säugetiere, sowie beim Gehörorgan ebenfalls als endbäumchenartige Aufzweigung der Nervenfasern um die Sinnesepithelzellen dar, beim Riechorgan aber senden die Riechzellen des Epithels der Riechschleimhaut der Nasenhöhle an ihrer Basis direkt Nervenfibrillen aus, die im

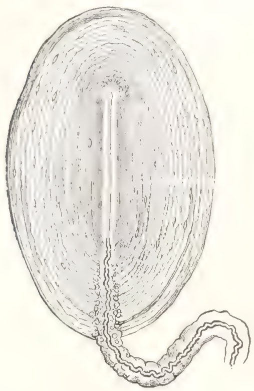


Fig. 75. Pacinisches Körperchen. Nach Ecker.

Riechlappen des Gehirns sich in Endbäumchen aufzweigen. Solche Riechzellen sind noch sehr komplizierte Elemente, da sie zugleich Sinnesepithel- und Nervenzelle darstellen: Sie geben einen Nervenfaserfortsatz ab, was für die Ganglienzellen charakteristisch ist. Auch im Auge bestehen ähnliche Verhältnisse, da die Zellen der äußeren Körnerschicht der Netzhaut mit den Stäbchen und Zapfen zugleich Sinnesepithel und Ganglienzellen sind. Doch nimmt das Auge unter den Sinnesorganen bei Wirbeltieren überhaupt eine Sonderstellung ein, da es als eine Ausstülpung vom Gehirn aus entsteht (Fig. 77).

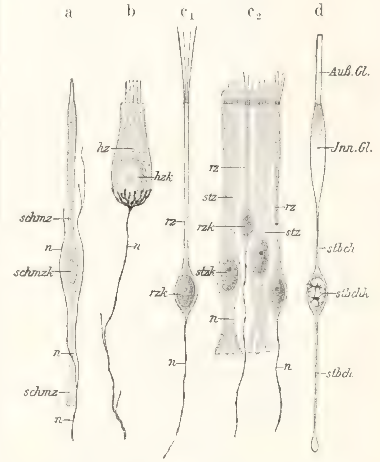


Fig. 77. Nervenendigungen an verschiedenen Sinnesepithelzellen. Halbschematisch. a Geschmackszelle; b Hörzelle; c_1 Riechzelle; c_2 Riechzellen (rz) zwischen Stützzellen (stz); d Stäbchenzelle der Netzhaut: k Kern, n Nervenfibrillen; Inn.Gl. Auß.Gl. Innen und Außenglied der Stäbchenzellen. Nach Fürbringer-Gegenbaur.

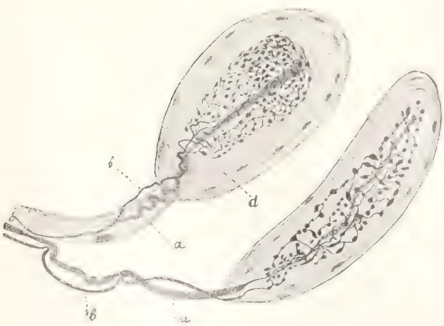


Fig. 76. Pacinisches Körperchen aus dem Bindegewebe der Prostata vom Hund. Aus Gegenbaur-Fürbringer.

Besondere Endigungen von Nervenfasern bestehen in eigentümlichen, in den Sehnen der Muskeln mancher Wirbeltiere eingelagerten Gebilden, die man als Muskel- und Sehnenspindeln bezeichnet hat. Hier bestehen reiche endbäumchenartige Auflösungen von Nervenfasern inmitten von Zellkomplexen von unbekannter Bedeutung. Vielleicht stehen diese Gebilde zur Neubildung von Muskelfasern in Beziehung.

Die spezielle Art der Nervenendigungen in den Drüsenzellen, sowie in dem Epithel der Darmschleimhaut und in den glatten und quergestreiften Muskelzellen ist noch nicht sicher erkannt. Es scheint, daß auch hier zu jeder solchen Zelle eine feine Neurofibrille

tritt. Ob sie hier sich anlagert, um frei zu endigen oder ob sie kontinuierlich in die betreffenden Zellen übergeht, ist noch nicht festgestellt. In der Wandung der Blutgefäße sind feine Geflechte sympathischer Nervenfibrillen erkannt, im Pankreas hat man Nervenfibrillen bis zu den Drüsenzellen verfolgt und auch zu den glatten Muskelzellen der Darmwand fand man zu jeder Muskelzelle eine Neurofibrille hinzutretend.

Schluß. Wir haben in den Zellen die Bausteine der Gewebe kennen gelernt. Nur bei manchen Gewebsformen aber bilden die Zellen als solche allein die Gewebe, das ist vor allem bei den Epithelien der Fall. Bei allen anderen Geweben entstehen durch die Tätigkeit der Zellen andere Substanzen, die als Bestandteile des lebenden Organismus ebenfalls Teile der Gewebe bilden und lebende Substanz darstellen. Diese können von den Zellen auswachsende Fortsätze sein, die sehr komplizierte Ausbildung erfahren (Nervenfasern), oder die Zellen bilden Fibrillen in ihrem Innern aus und lassen unter Vermehrung ihrer Kerne und Wachstum des Zellkörpers syncytiale Bildungen entstehen (Muskelfasern), oder endlich die Zellen scheiden zuerst in ihrem Innern, dann an ihrer Oberfläche Substanzen von verschiedenster chemisch-physikalischer Beschaffenheit aus, die dann in den Gewebskomplexen als Interzellularsubstanz erscheinen (verschiedene Formen des Bindegewebes). Bei allen diesen Formationen ist doch, das soll besonders betont werden, die Zelle der Ausgangspunkt. Wie in diesem Sinne die Zelle den Baustein der Gewebe darstellt, so sehen wir, daß die verschiedenen Gewebe wiederum die Bausteine der Organe sind. Zur Herstellung eines Organes werden immer mehrere Gewebe verwendet, die sich in verschiedenster Weise durchdringen. So baut sich z. B. die Wandung eines Blutgefäßes, etwa einer Arterie, auf aus Epithelgewebe (einschichtiges Plattenepithel bildet die innere Auskleidung), ferner aus Bindegewebe (lockeres faseriges Bindegewebe mit elastischen Fasern und Membranen bildet die mittlere und äußere Schicht der Wandung), ferner Muskelgewebe (glatte Muskelzellen sind in der mittleren Schicht in zirkulärer Anordnung vorhanden), endlich Nervengewebe (marklose Nervenfasern durchsetzen die Wandung und endigen teils in den Muskelzellen, teils im innersten Epithel). Wir sehen also, daß sowohl vegetative wie animale Gewebe am Aufbau dieser Organe teilnehmen. Oder betrachten wir einen Skelettmuskel: Er besteht aus quergestreiften Muskelfasern. Zwischen diesen aber findet sich lockeres faseriges Bindegewebe, das an der Oberfläche des Muskels eine fibröse Hülle bildet, inneres und äußeres Perimysium. In diesem Perimysium nehmen die Blutgefäße und Nerven ihren Weg, sie gelangen mit dem inneren Perimysium bis zu den Muskelfasern und stellen ebenfalls integrierende Bestandteile eines jeden Muskels dar. Also auch hier nehmen verschiedene vegetative und animale Gewebe teil am Aufbau des Organs. Das Gleiche begegnet uns bei allen anderen Organen, für jedes in besonderer Form. Näher darauf einzugehen ist hier nicht am Platze.

Literatur. ***E. Bannwarth,*** *Histologie. Leipzig 1894.* — ***H. Frey,*** *Das Mikroskop und die mikroskopische Technik. Leipzig 1886.* — ***C. Gegenbaur,*** *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1898 und 1901.* — ***Derselbe,*** *Lehrbuch der Anatomie, bearbeitet von M. Fürbringer, Bd.* **1**, *8. Aufl., Leipzig 1909.* — ***Hatschek,*** *Lehrbuch der Zoologie. 1. Lieferung, Kap. 8. Jena 1888.* — ***M. Heidenhain,*** *Plasma und Zelle. Jena 1907 und 1911.* — ***O. Hertwig,*** *Die Zelle und die Gewebe, 1893 und 1898.* — ***Derselbe,*** *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere.* — ***Derselbe,*** *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere. Jena.* — ***R. Hertwig,*** *Lehrbuch der Zoologie, 5. Aufl. Jena.* — ***A. Kölliker,*** *Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1889 bis 1899.* — ***Korschelt und Heider,*** *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere, 1890 bis 1902.* — ***R. Krause,*** *Kursus der normalen Histologie. Berlin und Wien 1911.* — ***A. Lang,*** *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena.* — ***F. Leydig,*** *Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a. M. 1857.* — ***Derselbe,*** *Zelle und Gewebe. Bonn 1885.* — ***Oppel,*** *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. I. Teil: Der Magen, 1886. II. Teil: Schlund und Darm, 1897. III. Teil: Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse und Leber, 1900.* — ***K. C. Schneider,*** *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere (Literatur!). Jena 1902.* — ***J. Sobotta,*** *Atlas und Grundriß der Histologie (Lehmanns medizinische Handatlanten). München 1902.* — ***Ph. Stöhr,*** *Lehrbuch der Histologie, 15. Auflage, bearbeitet von O. Schultze. Jena 1912.* — *Die Spezialliteratur findet sich in diesen Lehr- und Handbüchern angegeben.*

Fr. Maurer.

Gewebe.

Gewebe der Pflanzen.

1. Einleitung. 2. Vorkenntnisse aus der Zellenlehre. 3. Die Bildungsgewebe. 4. Die Hautgewebe. 5. Die Leitgewebe. 6. Die Festigungsgewebe. 7. Die Grundgewebe. 8. Exkretionsorgane und Exkretbehälter. 9. Der Bau der Blätter. 10. Der primäre Bau der Stengel. 11. Der primäre Bau der Wurzeln. 12. Das typische sekundäre Dickenwachstum. 13. Das Holz. 14. Bast, Periderm und Borke. 15. Das atypische Dickenwachstum.

1. Einleitung.

I. Begriff der Gewebe. II. Gegenstand und Richtungen der Pflanzenanatomie. III. Einteilung der Gewebe. IV. Symmetrieverhältnisse im Bau der Organe.

I. Der Begriff der Gewebe. Der Ausdruck „Gewebe" in seiner botanischen Bedeutung stammt aus der Geburtszeit der Pflanzenanatomie, dem Ende des 17. Jahrhunderts; den Vätern dieser Wissenschaft, welche zuerst dünne Schnitte aus Pflanzenteilen unter dem Mikroskop betrachteten, fiel die Aehnlichkeit des Netzwerkes von Zellwänden mit einem lockeren Gewebe auf. Der Name ist geblieben, obwohl sein Inhalt sich bedeutend erweitert hat und jetzt auch solche Fälle umfaßt, wo die Aehnlichkeit mit einem Gewebe im gewöhnlichen Sinn des Wortes nicht vorhanden ist, wie bei vielen pflanzlichen und namentlich bei den tierischen Geweben. Unter dem Gewebe im weitesten Sinn des Wortes versteht man jetzt in der Botanik die Gesamtheit der miteinander zusammenhängenden Zellen; der Satz „Die Zellen befinden sich im Gewebeverbande" besagt, daß sie nicht isoliert sind und einander auch nicht bloß äußerlich berühren, sondern in fester Verbindung miteinander stehen. Oft ist damit freilich noch etwas mehr gemeint, nämlich eine Verbindung der Zellen in allen drei Richtungen des Raumes, also zu einem Zellkörper, oder wenigstens in zwei Richtungen des Raumes, zu einer einschichtigen Zellfläche; die Bezeichnung eines nur aus einer Reihe von Zellen bestehenden Zellfadens als Gewebe wäre zwar prinzipiell zulässig, ist aber kaum gebräuchlich.

Ein Gewebe in obigem Sinn kann auf zweierlei Weise zustande kommen. Erstens durch Zusammenschluß und Verkittung von ursprünglich getrennten Elementen. So bilden sich die Zellkörper der höheren Pilze zwar nicht aus isolierten Zellen, aber aus einreihigen Zellfäden, welche sich miteinander verflechten und an den Berührungsstellen verwachsen. In Figur 1 ist diese Entstehung des Gewebes noch deutlich erkennbar, da hier die Berührung und Verwachsung der Fäden nur stellenweise stattgefunden hat: das Gewebe ist locker, zwischen den Zellreihen sind noch reichlich lufthaltige Zwischenräume, sogenannte Interzellularen, vorhanden. In Figur 2 hingegen sind die Interzellularen

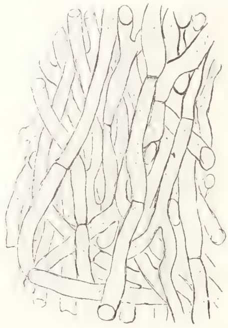


Fig. 1.

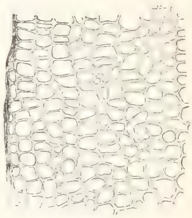


Fig. 2.

Fig. 1. Längsschnitt durch den Stiel des Fruchtkörpers des Steinpilzes (Boletus edulis). 300/1. Nach Strasburger.

Fig. 2. Längsschnitt durch das Mutterkorn (Sklerotium von Claviceps purpurea). 300/1. Nach Strasburger.

verschwunden, die Zellen sind in allseitige Verbindung miteinander getreten und zu einem dichten, lückenlosen Gewebe verwachsen; in solchem Fall ist die Entstehung des Gewebes durch Vereinigung von Zellreihen im erwachsenen Zustande nicht mehr kenntlich.

Diese Art der Gewebebildung ist bei Pilzen und Algen verbreitet, sonst aber sehr selten. Bei den höheren Pflanzen (und auch bei vielen niederen) entsteht das gesamte Gewebe durch Wachstum und Vermehrung von Zellen, welche von vornherein miteinander lückenlos verbunden waren; die befruchtete Eizelle, von der in letzter Instanz der ganze Pflanzenkörper abstammt, verwandelt sich schon durch die paar ersten Teilungen in einen lückenlosen Zellkörper (den Embryo), dessen Zellen fortfahren sich durch Teilung zu vermehren. In dem auf solche Weise entstehenden Gewebe können freilich ebenfalls Interzellularen zwischen den Zellen vorhanden sein; sie sind aber hier, im Gegensatz zu dem erstbetrachteten Fall, nicht von Hause aus da, sondern bilden sich erst nachträglich.

Wir wollen bei dieser Gelegenheit gleich erwähnen, daß interzellulare Räume in dem ursprünglich lückenlosen Gewebeverband auf dreierlei Weise zustande kommen können: a) durch Spaltung der die Zellen trennenden Wände ohne Verletzung der Zellen selbst (schizogen), b) durch Desorganisation einzelner Zellen oder von Reihen oder Gruppen von Zellen (lysigen), c) durch Zerreißung von Gewebepartien, welche dem Wachstum des übrigen

Gewebes nicht folgen (rhexigen). Wir werden weiter Gelegenheit haben, diese Vorgänge näher kennen zu lernen. Die schizogenen Interzellularen sind fast allgemein verbreitet und bilden gewöhnlich ein die ganze Pflanze kontinuierlich durchziehendes lufthaltiges Interzellularsystem; sie sind anfänglich stets sehr eng, können sich aber bei dem Wachstum des Gewebes beträchtlich vergrößern. Die weit selteneren lysigenen Hohlräume haben, wie aus ihrer Entstehung folgt, von Anfang an die Größe von mindestens einer ganzen Zelle, die rhexigenen sind noch beträchtlich größer.

Außer in dem obigen allgemeinen Sinn wird der Ausdruck Gewebe noch in einer zweiten, speziellen Bedeutung gebraucht. Ein Gewebe in diesem engeren Sinne oder eine Gewebeart bedeutet die Gesamtheit von untereinander gleichartigen Zellen; in diesem Sinne kann man von Geweben in der Mehrzahl sprechen, und tatsächlich besteht jeder erwachsene Teil einer höheren Pflanze aus mehreren oder vielen verschiedenen Geweben (vgl. z. B. Figur 14, S. 1160 und 130, S. 1240).

Die Gleichartigkeit der Zellen eines Gewebes erstreckt sich auf Größe, Form, Inhalt und Membranbeschaffenheit der Zellen usw., auch auf ihre Funktion und ihre Entwickelung. Sie braucht aber nicht absolut zu sein, und ist in Wirklichkeit immer nur angenähert; selbst die Zellen eines Gewebes eines bestimmten Pflanzenteils, um so mehr noch die Zellen des gleichnamigen Gewebes verschiedener Teile oder verschiedener Pflanzen, können in jeder der genannten Hinsichten in mehr oder weniger ansehnlichen Grenzen voneinander abweichen. Die begriffliche Umgrenzung eines Gewebes ist daher nie eine ganz scharfe, die verschiedenen Gewebe sind durch oft ganz allmähliche Uebergänge miteinander verknüpft, und es ist meist Geschmackssache, wie man ein gegebenes Gewebe definieren, wo man die Grenzlinien zwischen ihm und anderen Geweben ziehen will.

Geschmackssache ist es auch, ob man die obige Definition eines Gewebes (im engeren Sinn) noch durch die Bestimmung ergänzen will, daß die annähernd gleichartigen Zellen auch miteinander im Zusammenhang stehen müssen. Es kommt nämlich häufig vor, daß gewisse Arten von untereinander gleichartigen Zellen zwar in gewisser Menge in einem Pflanzenteil vorhanden sind, aber miteinander in keiner Richtung des Raumes verbunden, sondern einzeln in ein anderes Gewebe (oder mehrere andere Gewebe) eingestreut sind (z. B. Fig. 70, S. 1198, 95, S. 1215). Will man die Gesamtheit solcher isolierter Zellen nicht als ein besonderes Gewebe gelten lassen, so nennt man sie allgemein (im Gegensatz zu den Gewebezellen) Idioblasten.

II. Gegenstand und Forschungsrichtungen der Pflanzenanatomie. Der Gegenstand des vorliegenden Artikels bildet einen Teil der Lehre von dem inneren Bau der Pflanzen, der Pflanzenanatomie.

Es ist vielleicht nicht überflüssig zu bemerken, daß der Gegenstand der Anatomie bei den Pflanzen nicht ganz derselbe ist wie bei den Tieren. Die tierische Anatomie beschäftigt sich hauptsächlich mit dem gröberen Aufbau des Tierkörpers aus scharf differenzierten und hochgradig individualisierten, bei den größeren Tieren meist schon makroskopisch sichtbaren Organen, wie Knochen, Muskeln, Nerven usw., welche in bestimmter, sehr komplizierter Weise angeordnet sind. Die Pflanzen, selbst die höchst organisierten, weisen nichts derartiges auf; der innere Bau namentlich ihrer vegetativen Teile erscheint im Vergleich mit demjenigen der höheren Tiere höchst einfach und gleichmäßig, und wenn wir ein dickes Blatt, einen krautigen Stengel oder einen Baumstamm in verschiedenen Höhen durchschneiden, so finden wir (wofern nicht Differenzen des Entwickelungsstadiums eingreifen) an allen Stellen jedes Objekts im wesentlichen das gleiche Bild. So ist es denn verständlich, daß sich in der Botanik eine besondere Disziplin, welche das Studium des gröberen Baues der Pflanzen zum speziellen Zweck hätte, nicht entwickelt hat.[1] Die Pflanzenanatomie ist eine fast ausschließlich mikroskopische Disziplin (obwohl sie das wenige, was sich makroskopisch von dem inneren Bau der Pflanzen erkennen läßt, nicht ausschließt); sie entspricht im wesentlichen dem, was der Zoologe unter mikroskopischer Anatomie und Histologie versteht.

Die Pflanzenanatomie läßt sich in drei Unterdisziplinen zerlegen: 1. Die Anatomie der Zellen (Zellenlehre, Cytologie). 2. Die Anatomie der Gewebe (Gewebelehre); dieser gebührt eigentlich der Name Histologie nach seiner wörtlichen Bedeutung, doch ist es in der letzten Zeit üblich geworden hierunter einen Teil der Cytologie, nämlich die Lehre vom Protoplasma und Zellkern zu verstehen. 3. Die Anatomie der Organe, d. i. die Lehre von der Art und Anordnung der Gewebe in den verschiedenen Organen; diesen Teil nennt man auch die Anatomie im engeren Sinne, oder, da er sich mit der Vergleichung des Baues der verschiedenen Organe untereinander und der gleichnamigen Organe bei verschiedenen Pflanzenklassen befaßt, die vergleichende Pflanzenanatomie.

Von diesen drei Teilen wird die Zellenlehre in einem besonderen Artikel des Handwörterbuchs behandelt (vgl. den Artikel „Zelle"); der vorliegende Artikel behandelt die beiden übrigen Teile, und zwar sind die Kapitel 3 bis 8 der Gewebeanatomie, die Kapitel 9 bis 15 der Organanatomie gewidmet. Eine völlig scharfe Trennung beider ist freilich nicht durchgeführt, denn einerseits läßt sich schon bei Behandlung der einzelnen Gewebe die Besprechung

[1] Hingegen ist die äußere Gliederung der Pflanzen ungleich verwickelter und während des individuellen Lebens veränderlicher als bei den Tieren; sie bildet den Gegenstand einer besonderen Disziplin der Botanik: der Morphologie oder Organographie. Die äußeren Glieder der Pflanzen (Blätter, Stengel, Wurzeln in ihren verschiedenen Modifikationen) werden auch die Organe genannt, und wenn in diesem Artikel von Organen die Rede ist, so ist der Ausdruck in diesem Sinne gemeint.

ihrer Lage in den Organen manchmal nicht umgehen, andererseits empfiehlt es sich, gewisse Gewebe, welche auf bestimmte Organe beschränkt oder doch hier in besonderer Weise ausgebildet sind, erst im Zusammenhang mit der ganzen Struktur dieser Organe näher zu besprechen. Unberücksichtigt bleiben in diesem Artikel der Bau und die Besonderheiten der Gewebe der niederen Pflanzen bis zu den Moosen einschließlich, sowie der Reproduktionsorgane, weil bei diesen der anatomische Bau mit der Morphologie in engstem Zusammenhang steht und in anderen Artikeln ohnehin eingehend genug behandelt werden muß (vgl. die Artikel „Algen", „Pilze", „Moose", „Gymnospermen", „Angiospermen", „Blüte", „Frucht", „Fortpflanzung"); wir beschränken uns auf die Anatomie der vegetativen Organe (Blätter, Stengel, Wurzeln) der Gefäßpflanzen und der in diesen vorkommenden Gewebe. Auch von den Geweben besprechen wir diejenigen nicht oder nur ganz kurz, welche nur bestimmten Pflanzen im Zusammenhang mit deren besonderen physiologischen Befähigungen eigentümlich sind und im Anschluß an diese behandelt werden müssen.

Solange die Pflanzenanatomie noch in den Kinderschuhen steckte — und das war lange Zeit, bis gegen die Mitte des 19. Jahrhunderts, der Fall —, war die Erkenntnis des Baues der Pflanzen und der sie zusammensetzenden Elemente an sich der hauptsächliche Zweck der Forschung. Diese Forschungsrichtung, die beschreibende oder deskriptive Anatomie, ist natürlicherweise in den Hintergrund getreten, nachdem allmählich ein ungeheures Beobachtungsmaterial angesammelt worden ist und der Zweck in der Hauptsache als erreicht angesehen werden kann. Gegenwärtig handelt es sich nur noch um allmähliche Ausfüllung der immerhin noch vorhandenen Lücken und Mängel, was mehr gelegentlich geschieht; als Selbstzweck wird die rein deskriptive Anatomie heutzutage kaum mehr betrieben. — Gegen Schluß der obigen Periode wandte sich das Interesse der Forscher in erster Linie der genetischen Anatomie zu, und zwar zuerst der Entwickelung der Gewebe, später auch derjenigen der Zellen und ihrer Bestandteile. Während die Entwickelung der plasmatischen Zellbestandteile, vor allem die Kernteilung, auch jetzt noch im Vordergrunde des Interesses steht, ist im übrigen in der genetischen Anatomie in den letzten Jahrzehnten ebenfalls ein Stillstand eingetreten, den wir aber nur für vorübergehend halten können, da hier von einer Erschöpfung des Gegenstandes noch bei weitem nicht die Rede sein kann. — Die neueste und gegenwärtig fast unbedingt herrschende Richtung ist die physiologische Anatomie, welche die Struktur der Pflanzen von physiologischen und ökologischen Gesichtspunkten, allgemeiner gesagt vom Standpunkt ihrer Nützlichkeit für die Pflanze betrachtet (den vielgebrauchten Ausdruck „Zweckmäßigkeit" ziehen wir vor zu vermeiden); sie bezweckt den Zusammenhang zwischen dem Bau und der Funktion (resp. den Funktionen) der Pflanzenteile und ihrer anatomischen Elemente zu suchen und aufzudecken. Dieser Standpunkt ist nicht prinzipiell neu, zu allen Zeiten haben ihn die Anatomen im Auge gehabt, aber allerdings nur gelegentlich und nebenbei; erst gegen Ende des vorigen Jahrhunderts ist er als leitendes Prinzip in die Pflanzenanatomie eingeführt und eine besondere physiologisch-anatomische Richtung und Schule begründet worden.

Diese Richtung hat unstreitig bedeutende Erfolge gezeitigt und hat der Pflanzenanatomie neues Leben eingeflößt. Sie birgt aber auch Gefahren in sich, denn nirgends ist die Verlockung zu leichtfertigen und willkürlichen Deutungen größer wie auf diesem Gebiet. Vorsicht und Kritik sind daher in der physiologischen Anatomie in hohem Grade nötig, sind aber von ihren Vertretern nicht immer in dem erforderlichen Maße geübt worden. Mit diesen Bemerkungen soll keineswegs die physiologisch-anatomische Forschungsrichtung an sich verurteilt werden; auch unsere Darstellung wird ihr weitgehend Rechnung tragen, nur werden wir bestrebt sein ihre Auswüchse zu vermeiden, und daher wird der Eingeweihte manches physiologisch-anatomische Dogma in dem vorliegenden Artikel vermissen.

Einen besonderen Zweig der Anatomie, welcher ebenfalls neueren Datums ist, bildet die systematische Anatomie. Man kann sie als die Anatomie im Dienst der Systematik bezeichnen, denn sie hat zum Zweck die anatomischen Unterschiede der Familien, Gattungen und eventuell selbst der Arten festzustellen und dadurch der Systematik eine breitere Grundlage zu geben. Diese Grundlage kann zwar im wesentlichen nur eine empirische sein, denn es hat sich herausgestellt, daß der anatomische Bau der Pflanzen mit ihrer natürlichen Verwandtschaft nicht parallel zu gehen braucht, daß systematisch weit entfernte Pflanzen eine ähnliche, nahe verwandte eine zum Teil recht verschiedene anatomische Struktur haben können. Dennoch ist die systematische Anatomie zu einem wertvollen Hilfsmittel der Systematik geworden. Sie ist auch praktisch von Nutzen, da sie es oft ermöglicht, Pflanzenteile, welche keine Blüten und Früchte tragen, auf Grund anatomischer Merkmale zu unterscheiden und zu bestimmen, was namentlich für die Phytopaläontologie von großer Bedeutung ist.

Man kann die systematische Anatomie in gewissem Sinne schon zur angewandten Anatomie rechnen, da bei ihr die Anatomie nicht Selbstzweck ist. Im vollen Sinne des Wortes gehören hierher die Anwendungen, welche die Pflanzenanatomie in der Pharmakognosie, Nahrungsmittelkunde, Waren-

kunde, Forstwirtschaft usw., zuweilen selbst in der Kulturgeschichte findet.

III. Einteilung der Gewebe. Von verschiedenen Gesichtspunkten aus zerfallen alle Gewebe in je zwei große Kategorien; die wichtigsten Zweiteilungen sind folgende:

a) In Entwickelung begriffene Gewebe (Bildungsgewebe oder Meristeme) und definitiv ausgebildete Gewebe (Dauergewebe). Die ersteren sind nicht allein als der Jugendzustand der letzteren anzusehen, sie haben vielmehr auch Funktionen für sich: sie besorgen das Wachstum der Organe, und liefern durch die in ihnen stattfindende Zellenvermehrung das Zellenmaterial, aus dem nach Aufhören der Zellteilungen und des Wachstums die Dauergewebe sich herausbilden. — In den Zellen eines Dauergewebes können zuweilen Wachstum und Teilungsfähigkeit wiedererwachen; alsdann entsteht in dem Dauergewebe ein neues Bildungsgewebe, welches nun seinerseits neue Dauergewebe erzeugt. Solche nachträglich entstandene Bildungsgewebe nennt man sekundäre Meristeme im Gegensatz zu den ursprünglichen oder primären, und ebenso unterscheidet man unter den Dauergeweben primäre und sekundäre Gewebe, je nachdem sie von einem primären oder sekundären Meristem erzeugt sind.

b) Die Gewebezellen können ihren lebenden Protoplasmakörper dauernd behalten, derselbe kann aber auch früher oder später absterben. Die abgestorbenen Gewebe bleiben vielfach bis zum Lebensende der Pflanze erhalten, und ausdauernde Pflanzenteile bestehen oft zum größten Teil aus leeren Zellgehäusen. Man hat demnach lebende und tote Gewebe zu unterscheiden. Die toten Gewebe nehmen zwar an den Lebensvorgängen keinen Anteil, sie können aber indirekt, dank den physikalischen Eigenschaften und der Struktur ihrer Membranen, eine für die Pflanze wichtige Rolle spielen und bestimmte physiologische oder ökologische Funktionen haben.

c) Nach den am häufigsten vorkommenden Zellformen zerfallen die Gewebe in zwei Kategorien, Parenchym und Prosenchym. Parenchymatisch heißen Zellen von kurzer und breiter Form mit stumpfen Enden, prosenchymatisch — lange und schmale Zellen mit spitzen Enden (Fig. 13, S. 1158).

Beide Grundformen, welche übrigens durch allmähliche Uebergänge miteinander verbunden sind, können im einzelnen mannigfach variieren; so sind die Parenchymzellen bald isodiametrisch (mit in allen drei Dimensionen ungefähr gleichem Durchmesser), bald abgeflacht-tafelförmig, oder umgekehrt in der einen Richtung mehr oder weniger gestreckt, bis einigemal so lang als breit; Prosenchymzellen können äußerst eng bis relativ weit röhrenförmig sein, sie können an beiden Enden ziemlich kurz einseitig (meißelförmig) oder zweiseitig (dachförmig) zugeschärft sein, oder die Form allmählich zugespitzter Spindeln haben.

d) Ein weiteres wichtiges Moment ist die Art der Zusammenfügung der Zellen; man kann hiernach dichte und lockere Gewebe unterscheiden, welche im Extrem sehr verschieden, aber ebenfalls durch eine Reihe von Uebergängen verbunden sind. Das Gefüge der Gewebe hängt ab von der An- oder Abwesenheit und der relativen Größe der schizogenen Interzellularen (Fig. 3).

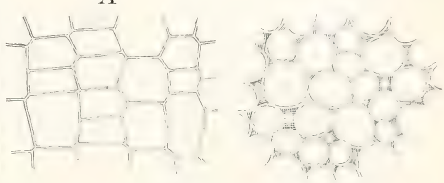


Fig. 3. A Längsschnitt durch das Stengelmark von Arrothoxylon rigidum (Acanthaceae), B Querschnitt durch die Rhizomrinde des Maiglöckchens (Convallaria majalis). Die Interzellularen schraffiert. 120/1.

Fehlen dieselben ganz, so grenzen die Zellen lückenlos mit ihrer ganzen Oberfläche aneinander und das Gewebe ist so dicht gefügt wie überhaupt möglich. Sind die Interzellularen sehr eng, so beeinflussen sie die Dichtigkeit des Gewebes nur wenig; je größer aber die Interzellularen im Verhältnis zu den Zellen sind, um so lockerer wird das Gefüge des Gewebes, dessen Zellen schließlich nur mit kleinen Teilstücken ihrer Oberfläche mit den Nachbarzellen zusammenhängen, zum größten Teil aber an Interzellularen grenzen.

Des weiteren kann man die Gewebe unterscheiden nach der Anordnung der Zellen, welche oft eine bestimmte Gesetzmäßigkeit aufweist, nach dem Grade der Verdickung der Zellmembran (zartwandige und dickwandige Gewebe), nach deren Struktur und chemischer Beschaffenheit, nach der An- oder Abwesenheit von Chloroplasten (Chlorophyllkörnern), Stärkekörnern und anderen auffallenden Inhaltsbestandteilen, usw. Alle die genannten Merkmale können sich in der mannigfaltigsten Weise miteinander kombinieren, und erst durch die Gesamtheit dieser Merkmale ist ein Gewebe charakterisiert; manchmal gehört zu seiner Charakteristik auch noch die Lage im Organ (ob oberflächlich oder im Innern gelegen) und zu anderen Geweben.

Um nun in das Chaos der Gewebearten übersichtliche Ordnung zu bringen, ist es

erforderlich, sie in Einheiten höherer Ordnung (Gewebesysteme) zusammenzufassen. Es wäre gewiß sehr erwünscht, dies in logisch befriedigender Weise auf Grund eines bestimmten obersten Einteilungsprinzips zu tun; mehrfache Versuche haben aber gezeigt, daß das nicht ausführbar ist, ohne der Natur Gewalt anzutun, Zusammengehöriges auseinanderzureißen und Verschiedenartiges zu vereinigen; die Natur ist eben nicht logisch. Dem Beispiel der meisten Autoren folgend, verfahren wir daher eklektisch und suchen, unter Verzichtleistung auf konsequente Durchführung eines einheitlichen Einteilungsprinzips und logische Koordination der Kategorien, in unserer Klassifikation den natürlichen Verhältnissen möglichst nahe zu kommen; auch so läßt es sich aber nicht vermeiden, daß einige Gewebearten gleich gut in verschiedenen Systemen untergebracht werden könnten. Wir unterscheiden sechs Systeme: die Bildungsgewebe, Hautgewebe, Leitgewebe, Festigungsgewebe, Grundgewebe und die Exkretionsorgane und Exkretbehälter; dieselben sind möglichst auf Grund der Funktionen der Gewebearten zusammengestellt, doch sind auch andere Merkmale herangezogen, manchmal (namentlich bei den Grundgeweben) in erster Linie. Einige dieser Gewebesysteme, besonders die Bildungs-, Leit- und Festigungsgewebe, stellen recht natürliche Gruppen dar; bei anderen ist das freilich nicht in gleichem Grade der Fall.

IV. Symmetrieverhältnisse im Bau der Organe. Alle Organe der höheren Pflanzen haben eine Basis und eine Spitze, also auch eine Haupt- oder Längsachse, welche meist zugleich auch die längste Achse ist (nur selten ist die Breite resp. Dicke eines Organs größer als die Länge). Mit vereinzelten Ausnahmen ist die Gestalt der Organe insofern eine regelmäßige, als sich durch die Längsachse eine oder mehrere Ebenen legen lassen, welche das Organ in symmetrische Hälften teilen.[1] Nach dem Grade der Symmetrie unterscheidet man:

1. Radiäre Organe, mit mehreren (mindestens drei) bis vielen Symmetrieebenen; als Modell kann ein zylindrischer oder regelmäßig prismatischer Stab dienen. Hierher gehören fast alle Stengel und Wurzeln sowie einige Blätter und Blattstiele, also die große Mehrzahl der vegetativen Organe.

[1]) Freilich ist bei Pflanzen (wie auch bei Tieren) die Symmetrie nur eine angenäherte. Kleine Abweichungen sind stets vorhanden, und auch größere nicht selten. Man hat sich überhaupt bei der Anwendung geometrischer Begriffe auf Organismen stets das Wörtchen „ungefähr" hinzuzudenken.

Wenn diese Organe zugleich längsgestreckt sind, so kann man sie auch zylindrisch im weiteren Sinn nennen, wobei unter Zylinder ein radiärer Körper zu verstehen ist, dessen Querschnitt in jeder Höhe die gleiche Form hat; diese kann kreisförmig, eckig oder mit Ein- und Ausbuchtungen versehen sein.

2. Bilaterale oder isolaterale Organe (Modell: ein Stab von elliptischem oder rechteckigem Querschnitt) lassen sich nur durch zwei zueinander senkrechte Ebenen symmetrisch teilen, nämlich in eine rechte und linke und in eine vordere und hintere Hälfte. Dieses Verhalten ist bei Pflanzen relativ selten, es findet sich z. B. bei den Blättern der Schwertlilie.

3. Dorsiventrale Organe (Modell: ein halbzylindrischer Stab) lassen sich nur durch eine Ebene symmetrisch teilen, nämlich in eine rechte und linke Hälfte, während die senkrecht zur ersten geführte Ebene ausgesprochen unsymmetrische Hälften (Vorder- und Hinterseite oder Ober- und Unterseite) ergibt. Dieser Kategorie, welche im Körper der Tiere die herrschende ist, gehören unter den pflanzlichen Organen in erster Linie die meisten Blätter an.

Der Symmetrie der äußeren Form entsprechen nun im allgemeinen auch die Symmetrieverhältnisse des anatomischen Baues. Stengel und Wurzeln sind demnach radiär gebaut (Fig. 59, S. 1193), ihr Bau ist entweder ringsherum im wesentlichen der gleiche und die verschiedenen Gewebe bilden konzentrische Zonen, oder es wechseln radiale Streifen von verschiedenem Bau miteinander regelmäßig ab; jedenfalls lassen sich im Querschnitt eines solchen Organs mehrere Radien ziehen, auf denen der Bau identisch ist. Dagegen ist in dorsiventralen Blattspreiten die Beschaffenheit und Anordnung der Gewebe oberseits und unterseits wenigstens zum Teil verschieden (Fig. 111, S. 1227); rechts und links von der Medianebene ändert sich aber der Bau in symmetrischer Weise.

Dazu kommt, daß die Lage und Anordnung der Zellen bestimmte einfache Beziehungen zu der Form der Organe aufzuweisen pflegt; die Längsachsen gestreckter Zellen, die Reihen und Schichten von Zellen sind zur Längsachse, zu den Radien und zur Oberfläche des Organs entweder parallel oder senkrecht gestellt, schräge Richtungen finden sich nur ganz ausnahmsweise. Auf dieser Regelmäßigkeit beruht die Eleganz, welche man namentlich an Querschnitten durch pflanzliche Organe nicht umhin kann zu bewundern.

Zur kurzen Charakteristik der paar immer wiederkehrenden bestimmten Richtungen ist in der Pflanzenanatomie eine Nomenklatur üblich, die wir hier ein für allemal erklären wollen, da wir von ihr fortwährend Gebrauch machen müssen. In radiären Organen unter-

scheidet man drei zueinander senkrechte lineare Richtungen: die der Achse parallele Längsrichtung, die mit einem Radius zusammenfallende, zur Achse senkrechte Radialrichtung, und die zu beiden senkrechte und der Oberfläche parallele Richtung, welche man die Tangentalrichtung nennt; durch jeden Punkt des Pflanzenkörpers kann man sich Linien in diesen drei Richtungen gelegt denken, und einer derselben folgen die Achsen der Zellen, die Zellreihen, die Wachstumsrichtungen der Zellen usw. — Ebenso unterscheidet man drei zueinander senkrechte Flächenrichtungen, in denen z. B. die Teilungswände der Zellen, die Zellschichten usw. liegen können: die zur Längsachse senkrechte Querrichtung, die durch die Längsachse und einen Radius gelegte Radialrichtung und die der Oberfläche parallele, zum Radius senkrechte Tangentalrichtung. In einer dieser Flächenrichtungen müssen wir auch die zu mikroskopischer Untersuchung bestimmten Durchschnitte durch Pflanzenorgane führen, da nur solche Schnitte klare Bilder der Struktur bieten können; unsere Abbildungen sind denn auch als Quer-, Radial- oder Tangentalschnitte bezeichnet. Um ein vollständiges Bild der Struktur zu erhalten, sind gewöhnlich alle drei Arten von Schnitten erforderlich; in Spezialfällen kann freilich der Radialschnitt und der Tangentalschnitt ein im wesentlichen gleiches Bild gewähren, so daß es auf Unterscheidung derselben nicht ankommt; man faßt dann beide als Längsschnitte zusammen.

Man könnte die gleichen Bezeichnungen auch bei flachen, isolateralen und dorsiventralen Organen anwenden, wenn man ihre Oberfläche als Teil einer Zylinderfläche mit unendlich großem Radius auffaßt. Ueblich ist das aber nicht, und man pflegt hier die Flächenrichtungen und Durchschnitte in folgender Weise zu bezeichnen: a) quer (senkrecht zur Längsachse und Oberfläche), b) längs (parallel der Längsachse und senkrecht zur Oberfläche), c) parallel zur Oberfläche (Flächenschnitt).

Literatur. *Ausführlichere Lehr- und Handbücher der allgemeinen Anatomie:* **A. de Bary,** *Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Gefäßpflanzen, 1877.* — **L. Dippel,** *Das Mikroskop und seine Anwendung. 2. Teil: Die Anwendung des Mikroskops auf die Histologie der Gewächse, 2. Aufl., 1898.* — **G. Haberlandt,** *Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., 1909.* — **A. Tschirch,** *Angewandte Pflanzenanatomie. Bd. I: Allgemeiner Teil, 1889.* — *Systematische und angewandte Anatomie:* **H. Solereder,** *Systematische Anatomie der Dikotyledonen, 1899, und Supplement dazu, 1908.* — **J. Wiesner,** *Die Rohstoffe des Pflanzenreichs, 2. Aufl., 1902.* — *Geschichte der Pflanzenanatomie in* **J. Sachs,** *Geschichte der Botanik, 1875.*

2. Vorkenntnisse aus der Zellenlehre.

I. Allgemeines. II. Der Bau der Zellmembran. III. Zusammensetzung und Eigenschaften der Zellmembranen.

I. Allgemeines. In der Pflanzenanatomie ist der Begriff der Zelle nicht in seiner modernen, physiologischen Bedeutung als Elementarorganismus, sondern in der ursprünglichen, anatomischen Bedeutung als Bauelement zu fassen; die Zellen sind die (freilich sehr mannigfach gestalteten und mit mannigfaltigen Eigenschaften versehenen) Bausteine, aus denen der ganze Pflanzenkörper aufgebaut ist. In diesem Sinne ist an der Zelle nicht der lebende Protoplasmakörper das wesentliche, sondern die Zellmembran; denn nur diese besteht aus einer zusammenhängenden Masse fester Substanz, welche geeignet ist, das Gerüstwerk des Pflanzenkörpers zu bilden. Die Protoplasten in den lebenden Zellen sind zwar auch anatomisch von größter Wichtigkeit; sie können aber zugrunde gehen, ohne daß die abgestorbenen Zellen aufhören, Zellen im anatomischen Sinne zu sein und als Bausteine eine unentbehrliche Rolle zu spielen. Diejenigen Daten aus der Zellenlehre, die wir hier als für das Verständnis der Gewebelehre unumgänglich vorausschicken müssen, betreffen denn auch fast ausschließlich die Zellmembran.

Anders ist es bei den Tieren, deren Protoplasten in der Regel nicht von einer festen, geschlossenen Membran umhüllt sind; sie sind also nicht Zellen in dem obigen, pflanzenanatomischen Sinn. Daher ist auch der Aufbau der Gewebe wie des ganzen Körpers bei den Tieren ein prinzipiell anderer als bei den Pflanzen.

Auf die mannigfaltigen Formen der Zellen der höheren Pflanzen gehen wir an dieser Stelle nicht ein, wir werden sie bei Besprechung der einzelnen Gewebe kennen lernen. Ueber ihre Dimensionen genügt es zu sagen, daß der Durchmesser meist zwischen $^1/_{10}$ und $^1/_{100}$ mm schwankt; die Länge kann bei gestreckten Zellen allerdings auch bedeutend größer sein und in einzelnen Fällen mehrere Zentimeter oder selbst Meter betragen, im allgemeinen ist aber schon eine Länge von 1 mm als sehr groß anzusehen.

In der Pflanzenzelle ist zunächst die Membran und der von ihr umgebene Hohlraum, das Lumen, zu unterscheiden; gewöhnlich nimmt das Lumen weit mehr Raum ein als die Membran, doch kann in dickwandigen Zellen auch das umgekehrte der Fall sein, im Extrem kann sogar das Lumen im größten Teil der Zelle vollkommen durch die sich verdickende Membran verdrängt sein (Fig. 22 C, S. 1165), so daß die Zelle fast nur aus der Membran besteht. Solche fast lumenlose Zellen sind im ausgebildeten Zustande stets abgestorben.

In dem Lumen hat der Protoplasmakörper oder Protoplast seinen Sitz. Selten füllt er dasselbe ganz aus (Fig. 12 A, S. 1157), meist finden sich in dem Plasmakörper Vakuolen, welche Zellsaft, d. i. eine wässerige Lösung verschiedener mineralischer und organischer Stoffe, enthalten. In ausgewachsenen Pflanzenzellen pflegen

die Vakuolen zu einer einzigen großen Vakuole, dem zentralen Saftraum, verschmolzen zu sein, welcher weitaus den größten Teil des Lumens einnimmt (Fig. 12C, S. 1157); der Protoplasmakörper ist dann meist auf eine zarte, oft ohne Anwendung von Kunstgriffen nicht sichtbare geschlossene Schicht reduziert, welche man den Plasmaschlauch oder plasmatischen Wandbeleg nennt, da sie unter natürlichen Verhältnissen der Zellwand dicht angeschmiegt ist und den Saftraum von ihr trennt.

Bezüglich des Protoplasten (inklusive Zellkern und Plastiden) und der von ihm produzierten leblosen Inhaltskörper der Zellen (Stärkekörner usw.) können wir auf die Artikel „Zelle" und „Zellteilung" verweisen. Erwähnen müssen wir hier aber, als von unmittelbarer Bedeutung auch für die Gewebelehre, den vom Zellsaft entwickelten osmotischen Druck, welchen man sich am anschaulichsten als eine wasseranziehende Kraft der in Lösung befindlichen Teilchen (Molekeln und Ionen) vorstellen kann. Während nun das osmotisch angezogene Wasser leicht durch Zellmembran und Plasmaschlauch hindurchtritt, ist der lebende Protoplast für viele der im Zellsaft gelösten Stoffe nur schwer oder so gut wie gar nicht durchlässig und läßt sie nicht hinaustreten. Die Folge ist, daß bei hinreichendem Wassergehalt in der Pflanze der Zellsaft Wasser einzusaugen und sein Volumen zu vergrößern strebt und dabei einen hohen Druck auf den Plasmaschlauch und durch ihn hindurch auf die Zellmembran ausübt; dadurch wird die Zellmembran soweit gedehnt, bis ihr elastischer Gegendruck dem Druck des Zellsaftes die Wage hält. Der von dem Zellsaft ausgeübte Druck heißt Turgor, und den Zustand gegenseitiger Spannung zwischen dem Zellsaft und der Membran nennt man Turgeszenz; mit diesen Begriffen werden wir weiter mehrfach zu operieren haben. Die beim Turgor wirksame Kraftquelle liegt zwar im Zellsaft, aber ihre Betätigung ist durch die Eigenschaften des lebenden Protoplasten bedingt; turgeszieren können daher ausschließlich lebende Zellen.

II. Der Bau der Zellmembran. Die Zellmembran ist ein lebloses Produkt der Lebenstätigkeit des Protoplasten; sie bleibt nach seinem Tode zwar bestehen, aber nur solange die Zelle einen lebenden, wenn auch noch so dünnen Plasmaschlauch enthält, kann ihre Membran in die Fläche wachsen, sich verdicken, sowie Aenderungen ihrer chemischen und physikalischen Beschaffenheit erleiden.

Wie ein Zimmer, welches an mehrere andere Zimmer stößt, so hat auch eine im Gewebeverbande befindliche Zelle mehrere Wände, welche sie von je einer der Nachbarzellen trennen; einige dieser Wände können übrigens nicht an andere Zellen, sondern an Interzellularen oder, falls sie Zelle an der Oberfläche des Organs liegt, an das Außenmedium grenzen. Jedenfalls besteht die Membran einer Gewebezelle aus einer Anzahl von verschieden gerichteten Wänden, und man kann z. B. bei einer gestreckten Zelle Längswände und Querwände, bei einer oberflächlich gelegenen Zelle (z. B. in Figur 18, S. 1162) eine Außenwand, eine oder mehrere Innenwände und mehrere Seitenwände unterscheiden, usw.

Diejenigen Wände, welche an das Außenmedium oder an Interzellularen grenzen, gehören ausschließlich der gegebenen Zelle an; eine Wand aber, welche zwei Zelllumina voneinander trennt, ist beiden Zellen gemeinsam. Auch wenn eine solche gemeinsame Wand einfach erscheint, ist sie doch in Wirklichkeit eine Doppelwand; jede Zelle ist rings von ihrer eigenen Membran umgeben, und wo zwei Zellen aneinanderstoßen, da besteht die gemeinsame Wand aus den gleichgroßen Stücken der beiderseitigen Eigenmembranen, welche durch eine Kittsubstanz miteinander fest verklebt sind. Man nennt diesen Kitt die Interzellularsubstanz. In den Geweben der höheren Pflanzen bildet dieselbe in der Regel eine so äußerst dünne Schicht, daß sie selbst bei stärkster Vergrößerung nicht direkt unterscheidbar ist (es sei denn zuweilen in den Zwickeln, wo drei oder vier Zellen ohne Interzellularraum aneinanderstoßen und wo die Interzellularsubstanz dicker zu sein pflegt, s. Figur 4, i). Da aber die Interzellularsubstanz eine andere chemische Zusammensetzung und andere Eigenschaften als die Eigenmembran der Zellen hat, so gibt es Mittel, sich von ihrer Existenz zu überzeugen. Eines dieser Mittel ist die Mazeration, d. i. die Behandlung mit Reagenzien (z. B. einem Gemisch von Salpetersäure und Kaliumchlorat in der Wärme), welche die

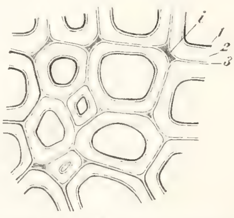


Fig. 4. Querschnitt durch das Stammholz der Kiefer (Pinus silvestris). 400/1. 1 tertiäre, 2 sekundäre, 3 primäre Membran (Mittellamelle), i ein Zwickel der Primärmembran, in dem die Interzellularsubstanz sichtbar ist.

Interzellularsubstanz schneller zerstören als die Eigenmembran; die Verbindung der Zellen untereinander wird also aufgehoben und das Gewebe zerfällt in seine Bestandteile, — eine oft angewandte Methode zum genaueren Studium der Zellen und Gewebe. Eine ähnliche Wirkung haben die Ausscheidungsprodukte gewisser Bakterien, man kann also die Gewebe auch durch Fäulnis mazerieren.

Die Festigkeit der Interzellularsubstanz ist relativ gering. Da nun die Zellen infolge des Turgors streben sich abzurunden und infolgedessen in den scharfen Ecken und Kanten starke Spannungen entstehen, so findet hier leicht ein Zerreißen der Interzellularsubstanz statt, die gemeinsamen Wände spalten sich auf gewisser Strecke und es entstehen schizogene Interzellularen (Fig. 71, S. 1199).

Eine soeben gebildete Zellwand ist äußerst zart, glatt und homogen. Gewöhnlich wächst sie nun zunächst in die Fläche (wodurch das Wachstum der Zelle bedingt wird) und zugleich auch in die Dicke. Oft ist die Membranverdickung absolut unbedeutend und die Zelle bleibt dauernd dünnwandig; sie kann aber auch nach Erreichung der definitiven Zellengröße noch fortschreiten und einen manchmal sehr bedeutenden Grad erreichen.

Bei stärkerer Verdickung bleibt die Zellmembran nur selten in ihrer ganzen Masse gleichartig; meist lassen sich in ihr zwei oder mehr Schalen unterscheiden, welche sich in ihrer chemischen oder physikalischen Beschaffenheit unterscheiden und mehr oder weniger deutlich voneinander abgesetzt sind (Fig. 4, 5). Das sieht so aus, als seien mehrere

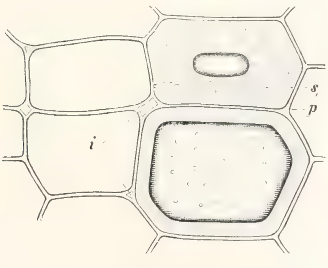


Fig. 5. Aus dem Mark von Hoya carnosa. 370/1. Dünnwandige und dickwandige Parenchymzellen; in der geschichteten Sekundärmembran der letzteren Tüpfelkanäle, in der oberen Zelle verzweigt; in der unteren Zelle sind die Mündungen der Tüpfelkanäle auch in der Aufsicht zu sehen. p primäre, s sekundäre Membran, i Interzellularen. Frei nach Dippel.

Membranen ineinandergeschachtelt, und zuweilen handelt es sich auch wirklich um eine wiederholte Membranbildung: nach einiger Zeit (zuweilen erst nach Jahren) scheidet der Protoplast eine neue Membran aus, welche sich der alten von innen anlagert. Die ursprüngliche primäre Membran der Zellen, welche meist dünn ist, bildet dann in dem Gewebe ein zusammenhängendes Netzwerk, dessen Maschen (die Zellräume) von je einer in sich geschlossenen, oft stark verdickten sekundären Membran ausgekleidet sind; in gemeinsamen Wänden bildet die Primärmembran eine unpaare mittlere Lamelle (sie wird daher auch die Mittellamelle genannt), und beiderseits von ihr liegen die Sekundärmembranen der beiden Zellen. Wenn der Prozeß der Membranbildung sich wiederholt, so entsteht eine weitere Schale, die tertiäre Membran, usw. Eine solche Zusammensetzung aus Schalen braucht aber nicht notwendig die Folge sprungweise unterbrochener Membranbildung zu sein; sie kann auch durch nachträgliche innere Differenzierung in der kontinuierlich wachsenden, anfänglich homogenen Membran zustande kommen, und dies ist wohl der häufigere Fall.

Unabhängig von der besprochenen Zusammensetzung aus gröberen Schalen weisen verdickte Membranen, besonders in der Sekundärmembran, sehr oft eine zarte Schichtung auf, d. i. eine Differenzierung in eine Anzahl dünner, konzentrischer, durch Dichte und Lichtbrechung sich unterscheidender Schichten oder Lamellen (Fig. 5).

Die Membranverdickung ist fast nie ringsherum ganz gleichmäßig. Zuweilen beschränkt sich die stärkere Verdickung nur auf eine oder mehrere Wände der Zelle, während die übrigen Wände dünn bleiben oder doch sich schwächer verdicken (Fig. 18, S. 1162). Eine andere Form der Ungleichmäßigkeit besteht darin, daß nur schmale Streifen der Membran verdickt werden. Die entstehenden Verdickungsleisten, deren Gesamtheit eine unterbrochene Sekundärmembran darstellt, sind der dünnen Primärmembran von innen aufgelagert und ragen an Durchschnitten wulstförmig in das Lumen der Zelle vor (Fig. 6); sie sind zu einem Netzwerk verbunden, oder sie haben die Form von Spiralen oder Ringen, welche die Zelle ringsherum umziehen (netzförmige, spiralige und ringförmige Membranverdickung).

Weit verbreiteter als diese Formen der ungleichmäßigen Membranverdickung, welche nur in bestimmten Geweben vorkommen, ist die sogenannte Tüpfelung der Membran; diese findet sich in nicht gar zu dünnwandigen Zellen allgemein. Unter einem Tüpfel (Fig. 7) hat man eine begrenzte dünne Stelle in einer mehr oder weniger verdickten Membran zu verstehen; der Name kommt daher, daß eine solche dünne Stelle, von der Fläche

gesehen, bei geeigneter Einstellung des Mikroskops als ein hellerer Fleck (Tüpfel) in der Membran erscheint. Der Umriß der

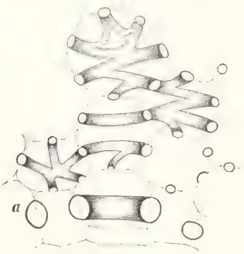


Fig. 6. Querschnitt durch das innere Rindengewebe der Wurzel von Cunninghamia sinensis (Coniferae). 260/1. Zellmembran mit Verdickungsleisten, welche im Durchschnitt, in einigen Zellen auch in der Aufsicht zu sehen sind. In der innersten Zellschicht a bilden die Leisten Ringe, in den übrigen Zellen ein lockeres Netzwerk.

Tüpfel kann kreisförmig, elliptisch oder auch schmal spaltenförmig sein (Fig. 7). Tüpfel kommen zustande, indem bei der Verdickung

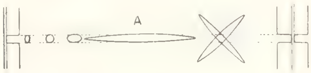


Fig. 7. Schema der Tüpfel; links ein einseitiger, rechts ein zweiseitiger Tüpfel im Durchschnitt, in der Mitte verschiedene Umrisse solcher Tüpfel in der Aufsicht.

der Membran begrenzte Stellen ausgespart werden und unverdickt bleiben; an solchen Stellen ist die sekundäre Membran (oder allgemeiner gesagt, die Verdickungsschicht) durchlöchert. Im Durchschnitt präsentiert sich ein Tüpfel als ein von dem Zelllumen ausgehendes Grübchen in der Membran, welches außen durch eine dünne, zur Primärmembran gehörige Schließhaut abgeschlossen ist.

Die Tiefe des Grübchens ist natürlich von dem Grade der Membranverdickung abhängig; bei schwacher Verdickung sind die Tüpfel flach, bei sehr starker Verdickung werden sie zu langen schmalen Kanälen (Tüpfelkanäle, Fig. 5, S. 1151); zwei oder mehr solche Kanäle können sich nach innen zu vereinigen und mit gemeinsamer Oeffnung in das Zelllumen münden, so daß verzweigte Tüpfelkanäle zustande kommen. Grenzt eine dickwandige Zelle an eine dünnwandige, ist also die beiden gemeinsame Wand nur von der einen Seite her verdickt worden (Fig. 5, 7), so finden sich Tüpfel nur auf dieser Seite, während auf der anderen die Membran glatt bleibt, — die Tüpfel sind einseitig; ebenso in Wänden, welche an Interzellularen grenzen (obwohl solche Wände nur selten Tüpfel führen). Wenn dagegen beide aneinandergrenzenden Zellen ihre Membran verdicken, so pflegen die beiderseitigen Tüpfel genau aufeinander zu passen (zu korrespondieren), es bilden sich zweiseitige Tüpfel, genauer Tüpfelpaare; ein solches Tüpfelpaar bildet einen die ganze Dicke der gemeinsamen Zellwand durchquerenden, von Lumen zu Lumen reichenden Kanal, welcher aber in der Mitte durch die Schließhaut unterbrochen ist (Fig. 5, 7). Manchmal ist die Membran so dicht mit Tüpfeln übersät, daß zwischen ihnen nur ein schmales Gitterwerk von verdickten Membranstreifen übrig bleibt und die Membran im Durchschnitt an eine lockere Perlenschnur erinnert; solche Fälle bilden einen Uebergang zu der netzförmigen Membranverdickung.

Die Bedeutung der Tüpfel besteht darin, daß sie leichter permeable Stellen in der sich verdickenden Membran darstellen und so den Stoffaustausch zwischen den Zellen ermöglichen; je dicker die Membran wird, desto schwerer läßt sie Wasser und gelöste Stoffe durchtreten, und wenn die Verdickungsmasse nicht durch Tüpfel unterbrochen wäre, so würde der Protoplast sich in seinem eigenen Grabe einmauern. So wird die allgemeine Verbreitung der Tüpfel in dickwandigen Zellen verständlich.

Von den geschlossenen Tüpfeln scharf zu unterscheiden sind die ungleich selteneren, nur auf einzelne Gewebearten beschränkten offenen Perforationen oder Poren, welche durch Auflösung (Resorption) bestimmter Partien der Zellmembran entstehen. Meist sind es die Schließhäute von Tüpfeln, welche bald nur siebartig durchlöchert, bald ganz resorbiert werden; im extremen Fall kann aber auch eine Resorption bestimmter Zellwände in ihrer ganzen Ausdehnung stattfinden (Näheres bei den einzelnen Geweben). Durch die Perforationen treten ganze Komplexe von Zellen (gewöhnlich sind es ausgedehnte Zellreihen) in offene Verbindung und verwandeln sich in eine sogenannte Zellfusion, in der übrigens meist die Grenzen der einzelnen Zellen (der Glieder der Zellfusion) an den nicht resorbierten Resten der trennenden Wände deutlich kenntlich bleiben.

Man hat früher die Zellfusionen den Zellen als etwas wesentlich Verschiedenes gegenübergestellt. In neuerer Zeit hat es sich aber gezeigt, daß die Protoplasten lebender Zellen sehr häufig durch äußerst feine, aber zahlreiche Fäden, die Plasmaverbindungen oder Plasmodesmen, miteinander in direkter Verbindung stehen; vielleicht ist das sogar ganz allgemein der Fall, was jedoch infolge der Schwierigkeit der Untersuchung noch nicht als sichergestellt gelten kann. Gewöhnlich durchsetzen die Plasmodesmen in größerer Zahl die Schließhäute der Tüpfel. Obwohl die von ihnen ausgefüllten Membran-

poren viel feiner sind, als die oben besprochenen, durch Resorption entstehenden Poren, so erscheint doch der Unterschied zwischen Zellen und Zellfusionen nach dieser Entdeckung nicht mehr als ein prinzipieller, sondern nur als ein gradueller.

III. Zusammensetzung und Eigenschaften der Zellmembranen. Die Grundsubstanz der Membranen fast aller Zellen der höheren Pflanzen bildet die Zellulose, ein hochkonstituiertes Kohlehydrat, welches sich durch große chemische Beständigkeit auszeichnet. Aus reiner Zellulose besteht die Membran freilich nur selten; gewöhnlich sind verschiedene andere, chemisch weniger widerstandsfähige, zum Teil noch ungenügend bekannte höhere Kohlehydrate oder verwandte Körper (Hemizellulosen, Pektinstoffe) in wechselnder Quantität beigemengt. Die Reaktionen und die allgemeinen Eigenschaften der Membran werden aber durch die Beimengungen, wenn diese nicht gerade überwiegen, nur in beschränktem Maße beeinflußt; man pflegt daher diejenigen zellulosehaltigen Membranen, deren Zusammensetzung nicht tiefergreifend verändert ist, als Zellulosemembranen zusammenzufassen. Hierher gehören die Membranen der Mehrzahl der Pflanzenzellen, insbesondere aller jungen, noch wachsenden Zellen sowie der meisten dünnwandig bleibenden Zellen, aber auch viele stark verdickte Membranen. Die Zellulosemembranen zeichnen sich aus durch verhältnismäßig große Dehnbarkeit und, als Folge hiervon, Geschmeidigkeit, sowie durch verhältnismäßig leichte Permeabilität für Wasser und wasserlösliche Stoffe. Sie sind an einer Reihe von Reaktionen kenntlich, von denen als die wichtigsten zu nennen sind die starke Quellung und darauffolgende Lösung in konzentrierter Schwefelsäure und die Bläuung durch das sogenannte Chlorzinkjod (Jod in einem Gemisch von Chlorzink und Jodkali gelöst).

Sehr oft erfahren die Zellulosemembranen nach dem Auswachsen der Zellen Veränderungen, durch welche ihre physikalischen und chemischen Eigenschaften erheblich verändert werden. Solche Modifikationen der Zellmembran sind:

a) Die Verschleimung: beruht auf einer Umwandlung der Bestandteile der Membran in gallertige oder schleimartige, in Wasser stark quellende Substanzen. Sie ist eine Degenerationserscheinung und relativ wenig verbreitet.

b) Die Verkalkung und Verkieselung: beide ebenfalls von nur beschränkter Verbreitung, beruhen auf der Inkrustation der Zellulosemembran mit Calciumkarbonat resp. amorphem Kieselsäureanhydrid (SiO_2). Unter Inkrustation versteht man die innige Vermengung der organischen Substanz der Membran mit den genannten Mineralstoffen, derart, daß die kleinsten mikroskopisch sichtbaren Membranpartikel noch aus einem Gemenge beider bestehen und daß nach Herauslösung der inkrustierenden Substanz ein organisches Skelett, nach Entfernung der organischen Substanz durch Glühen ein mineralisches Skelett übrigbleibt, welches die Form und Struktur der Membran beibehält. Die Inkrustation kann soweit gehen, daß die Membran vorwiegend aus der inkrustierenden Substanz besteht. Die Membran wird hierdurch außerordentlich hart und starr.

c) Die Verholzung: dies ist die häufigste Modifikation der Membran. Die verholzten Membranen enthalten in mehr oder weniger großer Menge gewisse noch nicht genügend bekannte Substanzen, welche, wenigstens zum Teil, von den Kohlehydraten gänzlich verschieden sind (Benzolderivate); es ist noch unsicher, ob diese Substanzen der Zellulose nur mechanisch beigemengt sind (nach Art der inkrustierenden Substanzen), oder in chemischer Verbindung mit ihr stehen. In ihrem Verhalten gegen Reagenzien weichen die verholzten Membranen von den Zellulosemembranen in vielen Hinsichten ab, u. a. werden sie durch Jodlösungen gelb gefärbt, in Schwefelsäure quellen sie wenig und lösen sich schwer. In physikalischer Hinsicht zeichnen sie sich durch stärkere Lichtbrechung aus, sie sind daher im mikroskopischen Bilde auch ohne Reagenzien an dem größeren Glanz und den schärfer gezeichneten Konturen von Zellulosemembranen unterscheidbar. Ihre wichtigste Eigenschaft ist aber die sehr geringe Dehnbarkeit und die daraus folgende Starrheit; durch Verholzung wird die Membran auch bei geringer Dicke steif. Eine Folge dieser Eigenschaft ist es auch, daß verholzte Zellen, auch wenn sie lebend bleiben, nicht mehr wachstumsfähig sind.

d) Die Verkorkung (im weiteren Sinne des Wortes, mit Einschluß der Kutinisation): sie ist weniger häufig, aber doch noch recht verbreitet. Sie beruht auf der Einlagerung von fettähnlichen Substanzen (esterartigen Verbindungen höherer Fettsäuren), welche durch die Unlöslichkeit in den Lösungsmitteln der Fette sich von diesen unterscheiden; es sind anscheinend Gemische mehrerer, in den Einzelfällen nicht identischer Substanzen, welche aber noch nicht hinreichend bekannt sind und vorläufig zusammenfassend Suberin oder Kutin genannt werden. Die Verkorkung beschränkt sich meist nur auf eine bestimmte Lamelle der Membran, diese kann aber im extremen Fall ganz

aus Suberin ohne Beimengung von Zellulose bestehen. Verkorkte Membranen resp. Lamellen färben sich mit Jodlösungen gelb bis braun, in konzentrierter Schwefelsäure sind sie weder löslich noch quellbar. Sie haben eine sehr starke Lichtbrechung (wie die fetten Oele), daher im mikroskopischen Bilde sehr scharfe dunkle Konturen, so daß dünne verkorkte Lamellen in Durchschnitten fast schwarz erscheinen. Von der verholzten Membran unterscheidet sich die verkorkte durch größere Dehnbarkeit, und von allen anderen Membranmodifikationen durch ihre geringe Durchlässigkeit für Wasser, gelöste Stoffe und Gase; sehr stark verkorkte und nicht zu dünne Membranlamellen sind fast vollkommen undurchlässig. Durch diese Eigenschaft wird hauptsächlich die physiologische Bedeutung der Verkorkung bestimmt.

Literatur. *Siehe die Artikel „Zelle" und „Zellteilung".*

3. Die Bildungsgewebe.

I. Der Ort der Bildungsgewebe. II. Urmeristem, Scheitelzelle und Initialzellen. III. Primäre und sekundäre Meristeme.

I. Der Ort der Bildungsgewebe. Es ist eine der Eigentümlichkeiten, durch welche sich die Pflanzen, insbesondere alle höheren Pflanzen, von den Tieren unterscheiden, daß ihr Wachstum ein dauerndes, aber lokalisiertes ist. Die Pflanze wächst, solange sie lebt, wenn auch mit periodischen Unterbrechungen; sie wächst aber nicht als ganzes, sondern es wachsen ihre einzelnen Organe oder wenigstens einige derselben; und in jedem wachsenden Organ ist, wenn wir von seinem embryonalen Jugendzustand absehen, nur eine bestimmte Region im Wachstum begriffen. In dieser Region, der Wachstumszone, haben wir die Bildungsgewebe zu suchen. Bei den in die Länge wachsenden, meist annähernd zylindrischen Stengeln und Wurzeln nimmt die Wachstumszone die konisch verschmälerte Gipfelpartie (den Vegetationskegel) ein, welche bei den Stengeln von den jungen Blättern umhüllt, bei den Wurzeln von der Wurzelhaube bedeckt ist; an der Spitze des Vegetationskegels, welche dem bloßen Auge nur als ein Punkt erscheint und daher Vegetationspunkt genannt wird, befindet sich das in embryonalem Zustand verharrende Bildungsgewebe, von welchem direkt oder indirekt alles Gewebe des Organs abstammt, — das Urmeristem.

Die Wachstumszone liegt jedoch nicht immer ausschließlich und dauernd am Gipfel des Organs. Unter den Blättern der Gefäßpflanzen wachsen nur diejenigen der Farne längere Zeit mittels eines am Gipfel befindichen Urmeristems in die Länge; bei den übrigen Blättern wird das Wachstum am Gipfel bald eingestellt, das Meristem geht hier zuerst in Dauergewebe über, während die Basis noch eine Zeitlang (bei den linealen Blättern einiger Monokotylen, z. B. der Hyazinthe, noch ziemlich lange) zu wachsen fortfährt; hier ist also eine basale Wachstumszone vorhanden. Auch bei manchen Stengeln, sehr ausgesprochen z. B. bei denen der Gräser, bleibt an der Basis jedes Gliedes (Internodiums), wenn es aus dem embryonalen Zustand heraustritt, eine Wachstumszone erhalten, durch deren Tätigkeit die Stengelglieder sich zu verlängern fortfahren, nachdem das Urmeristem nach Ausbildung der Infloreszenz seine Tätigkeit eingestellt hat. Das Meristem dieser interkalaren (eingeschobenen) Wachstumszonen leitet sich aber direkt von dem Urmeristem im Vegetationspunkt des Stengels ab und ist nichts weiter als eine Querzone des ursprünglichen gipfelständigen Meristems, welche den Meristemcharakter noch bewahrt, wenn andere Querzonen bereits zu Dauergewebe geworden sind.

II. Urmeristem, Scheitelzelle und Initialzellen. Wenn man die Bildungsgewebe überhaupt als solche Gewebe definieren kann, deren Zellen in Wachstum und zugleich in Vermehrung begriffen sind, so läßt sich das Urmeristem gegenüber anderen Bildungsgeweben u. a. dadurch charakterisieren, daß in ihm Wachstum und Vermehrung der Zellen im Gleichgewicht sind; sobald die Produkte einer Zellteilung (welche in vegetativen Meristemen stets eine Zweiteilung ist) sich durch Wachstum soweit vergrößert haben, daß ihr Volumen ungefähr doppelt so groß ist als es unmittelbar nach der Teilung war, teilen sie sich ihrerseits wieder in je zwei Zellen, und so fort. Das Resultat ist, daß die Zellen des Urmeristems durchschnittlich die gleiche Größe beibehalten. Es sind Zellen von annähernd gleicher, sehr geringer Größe (mit bald zu erwähnenden Ausnahmen) und von parenchymatischer Form, mit äußerst zarter Membran, reichlichem dichtkörnigem Plasma, welches das Lumen gänzlich ausfüllt oder nur kleine Vakuolen enthält, und relativ großem Zellkern (Fig. 12A, S. 1157). Die Verbindung der Zellen untereinander ist meist noch eine lückenlose, seltener beginnt schon im Urmeristem die Bildung sehr enger schizogener Interzellularen.

Die Zellteilungen erfolgen in verschiedenen Richtungen des Raumes; man unterscheidet zwei Richtungen derselben: der Oberfläche parallele oder perikline und zur Oberfläche senkrechte oder antikline.[1])

[1]) Diese Begriffe fallen mit den früher charakterisierten Richtungen (der Querrichtung und der Längsrichtung, welche ihrerseits die radiale und die tangentale Richtung umfaßt) nicht ganz zusammen, weil letztere für zylindrische Körper gelten, erstere aber für den kuppenförmigen Vegetationskegel, in dem die Richtung der

Andere, schräg zur Oberfläche gerichtete Teilungsrichtungen kommen im allgemeinen nicht vor, und damit ist eine gewisse Regelmäßigkeit der Zellenanordnung im Urmeristem (in Schichten oder Reihen) gegeben. Wenn in bestimmten dieser Schichten oder Reihen die eine, in anderen die andere Teilungsrichtung dominiert, so haben die Zellen eine je nach ihrer Lage verschiedene Anordnung und auch etwas verschiedene Form, es kommt also eine gewisse Differenzierung des Urmeristems zustande, doch unter Wahrung der oben angegebenen allgemeinen Charaktere des Gewebes. Auf diese Differenzierungen kommen wir später noch zurück.

Trotz des beständigen Wachstums seiner Zellen behält das Urmeristem als ganzes ein unverändertes Volumen, und trotz der beständigen Zellteilungen wächst die Zahl seiner Zellen nicht ins Unendliche, sondern bleibt annähernd konstant. In dem Maße nämlich, wie Wachstum und Zellvermehrung fortschreiten, verlieren die vom Scheitel weiter entfernten Zellen den Charakter des Urmeristems. Gewisse am Scheitel oder in dessen Nähe liegende Zellen behalten aber unbegrenzt (solange das Urmeristem überhaupt als solches existiert) die Fähigkeit zu wachsen und sich zu teilen; diese Zellen reproduzieren das Urmeristem beständig, während seine übrigen Zellen — die Abkömmlinge der obigen — früher oder später das Wachstum und die Teilungen einstellen. Diese dauernd teilungsfähigen Mutterzellen des Urmeristems heißen Initialzellen.

Im einfachsten Fall ist nur eine solche Zelle vorhanden, welche den Scheitel selbst einnimmt und daher die Scheitelzelle genannt wird; sie zeichnet sich gewöhnlich nicht nur durch ihre Lage, sondern auch durch ihre Größe und Form auffallend vor den übrigen Urmeristemzellen aus, und ist daher ohne weiteres kenntlich, sowohl bei Betrachtung des Vegetationspunktes von oben, wie an medianen Längsschnitten durch denselben. Bei der Teilung der Scheitelzelle entstehen zwei ungleichwertige Produkte; das eine derselben bleibt Scheitelzelle, es wächst heran, teilt sich wieder, und so weiter ohne Grenze; das andere Produkt, die Segmentzelle oder kurz das Segment, kann zwar ebenfalls wachsen und sich teilen, aber nur begrenzt. So produziert die Scheitelzelle, ohne sich selbst bleibend zu verändern, ein Segment nach dem anderen.

Oberfläche zur Längsachse am Scheitel anders ist als an den Seiten. Perikline Wände sind am Scheitel senkrecht zur Längsachse, an den Seiten ihr ungefähr parallel (tangental); antikline Wände sind am Scheitel radial, an den Seiten können sie sowohl quer als radial sein.

Ohne auf die sehr mannigfaltigen Verhältnisse bei den niederen Pflanzen einzugehen, wenden wir uns gleich zu den Gefäßpflanzen, unter denen die meisten Pteridophyten mit Scheitelzellen wachsen. Die Scheitelzelle tritt hier gewöhnlich in einer der zwei folgenden Formen auf: die zweiseitige Scheitelzelle (Fig. 8) hat die Form eines Keiles mit zwei schwach gewölbten Seiten, die dreiseitige (Fig. 9) die Form einer Pyramide

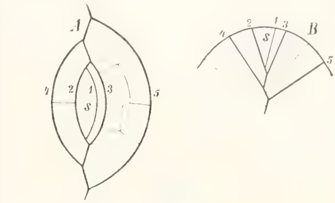


Fig. 8.

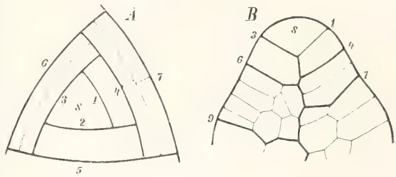


Fig. 9.

Fig. 8 und 9. Schemata von Scheitelzellen und ihrer Teilungsweise, A in der Aufsicht, B im medianen Längsschnitt. — Fig. 8 zweiseitig-keilförmige Scheitelzelle (Modell: Stamm von Pteris aquilina). — Fig. 9 dreiseitig-pyramidale Scheitelzelle (Modell: Stamm von Equisetum). s die Scheitelzelle. Ihre Teilungswände der Reihe nach beziffert und durch stärkere Konturen hervorgehoben. Frei nach Nägeli und Schwendener.

mit drei flachen Seiten; beide haben außerdem noch eine gewölbte Grundfläche, welche nach außen gekehrt ist und mit der Oberfläche des Vegetationspunktes zusammenfällt. Die Teilungen erfolgen in beiden Fällen in derselben gesetzmäßigen Weise: durch Teilungswände, welche abwechselnd je einer der Seitenflächen ungefähr parallel liegen, werden von der Scheitelzelle tafelförmige Segmente abgeschnitten; die zweiseitige Scheitelzelle produziert also zwei, die dreiseitige drei Längsreihen von Segmenten. Die Segmente wachsen ihrerseits und teilen sich in gesetzmäßiger, aber in den Einzelfällen ungleicher Folge, bis sie in einiger Entfernung vom Scheitel in ein kleinzelliges, nahezu gleichartiges Meristem verwandelt sind, in dem sich infolge der stattfindenden Verschiebungen und Brechungen der Zellwände die Grenzen der aus den einzelnen Segmenten entstandenen Zellkomplexe nicht mehr erkennen lassen.

Die ausnahmsweise vorkommende vierseitig-pyramidale Scheitelzelle bietet prinzipiell nichts Neues. Die Komplikation, welche bei den mit einer Haube versehenen Wurzeln stattfindet, wird im Kapitel 11 besprochen werden.

Zwischen dem Wachstum mit einer Scheitelzelle und dem mit mehreren Initialzellen ist prinzipiell kein großer Unterschied, und es gibt Pflanzen, bei denen je nach Individuum oder Alter bald das eine, bald das andere sich findet. Denkt man sich in Figur 8 die zweiseitige Scheitelzelle durch eine mediane Längswand in zwei plankonvexe Zellen geteilt, von denen die eine die linke, die andere die rechte Reihe von Segmenten produziert, so hätte man zwei Initialzellen statt einer Scheitelzelle, ohne daß sich sonst das geringste zu ändern brauchte; wenn noch eine zweite, mit der ersten sich rechtwinkelig kreuzende Längsteilung stattfände, so hätten wir eine Gruppe von vier Initialen. Verhältnisse, welche von diesen beiden imaginären Fällen nur in unwesentlichen Punkten abweichen, sind tatsächlich bekannt. In beiden Fällen liegen die Initialen nebeneinander in derselben Ebene, beiderseits von der Mediane oder rings um die Längsachse gruppiert und in ihr sich berührend.

Die Initialen können aber auch übereinander, in zwei oder mehr Etagen liegen, und auch dieser Fall ist unschwer von einer Scheitelzelle abzuleiten. Man denke sich in Figur 8 B oder 9 B die Scheitelzelle durch eine perikline Wand in zwei übereinander liegende Zellen zerlegt; jede dieser Zellen kann nun als Initiale fungieren, indem sie fortfährt sich in derselben Weise zu teilen, wie es die Scheizelzelle tat. Die untere Initiale wird dann einen zentralen Kern von Meristem produzieren, die obere einen peripherischen Gewebemantel, welcher jenen Kern sowohl am Scheitel wie seitlich umhüllt. — Ebenso können wir uns die Scheitelzelle durch mehrere perikline Wände in eine axile Reihe von mehr als zwei Initialen zerlegt denken, von denen jede sich selbständig weiter teilt und nach Maßgabe der Teilungen wächst; es werden sich dann außer dem zentralen Gewebekern mehrere mantelförmige Gewebelagen bilden, welche einander gegenseitig umhüllen und von denen jede von einer eigenen Initiale produziert wird.

Wir können noch einen Schritt weiter gehen und die beiden von uns gemachten Annahmen kombinieren. Von den in einer Längsreihe übereinander angeordneten Initialzellen können sich nämlich einige (oder alle) durch eine oder zwei antikline Wände, welche einander in der Längsachse des Vegetationspunktes schneiden, in je eine Gruppe von zwei oder mehr nebeneinander liegenden Initialen teilen; wir haben dann eine körperliche Gruppe von kleinen Initialzellen, welche in zwei oder mehr Etagen angeordnet sind, — der bei den höheren Pflanzen wohl häufigste Fall (Fig. 10, 11).

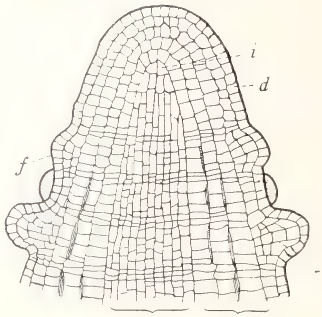


Fig. 10. Medianer Längsschnitt durch den Vegetationskegel des Stengels von Hippuris vulgaris. 240/1. d Dermatogen, pr Periblem, pl Plerom, i dessen Initialgruppe; f jüngste Blattanlage. Nach Strasburger.

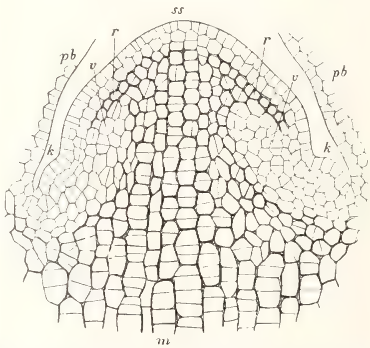


Fig. 11. Längsschnitt durch den Stammscheitel eines Samenkeims der Gartenbohne (Phaseolus multiflorus). ss der Scheitel, pb Teile der Keimblätter. Nach Sachs.

Bei den Teilungen dieser Initialen bleibt jedesmal die dem Scheitel nähere resp. die die Längsachse berührende Tochterzelle die Initiale, die andere ist eine Segmentzelle.

Wesentlich ist hierbei, daß die Initialen, mit Ausnahme der untersten (innersten) Etage, sich nur antiklin, aber nicht periklin teilen, so daß die Zahl der Etagen sich nicht vermehrt. Ein oder wenige Mal im Laufe der Entwickelung kann das allenfalls geschehen; wenn aber die oberen Etagen ständig an Zahl zunähmen, so würde offenbar die unterste Etage immer weiter vom Scheitel entfernt und schließlich ganz aus

dem Urmeristem hinausgerückt werden. Erst die Segmentzellen der oberen Initialen oder ihre Abkömmlinge können sich auch periklin teilen, da dies nur zu einer Vermehrung der seitlichen Schichten führt; mit anderen Worten, es können mehrere seitliche Zellschichten sich scheitelwärts vereinigen und in eine einzige Schicht von Initialzellen zusammenlaufen. — Für die unterste Etage von Initialen gilt die obige Einschränkung nicht, diese Zellen können sich sowohl antiklin wie periklin teilen; oft teilen sie sich faktisch nur periklin (d. h. im gegebenen Fall quer, wobei jedesmal die obere Tochterzelle eine Initiale bleibt, die untere ein Segment ist), und erst in ihren Segmentzellen finden auch Längsteilungen statt (Fig. 10, i). Natürlich sind in solchem Fall die untersten Initialzellen nicht nach unten zugespitzt (wie es bei unserer der Anschaulichkeit halber gemachten Ableitung derselben von einer spitzen Scheitelzelle der Fall sein müßte), sondern quer abgestutzt.

Wenn mehrere Initialzellen vorhanden sind, so brauchen sie sich weder in Form noch in Größe auszuzeichnen, sondern können den Segmentzellen ganz ähnlich sein, so daß das Urmeristem bis zum Scheitel aus ungefähr gleichartigen Zellen besteht (Fig. 10). Welche Zellen die Initialen sein müssen resp. können, läßt sich alsdann nur nach ihrer Lage gegenüber den anderen erkennen, und es kann unsicher bleiben, ob eine Zellschicht am Scheitel nur eine oder mehr Initialen hat. Bei weniger regelmäßigem Bau des Urmeristems (wie in Fig. 11) kann manchmal auch die Zahl der Etagen der Initialen nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

III. Primäre und sekundäre Meristeme. In dem Maße, wie die Zellen des Urmeristems älter werden und sich von dem Scheitel entfernen, werden ihre Teilungen seltener, während ihr Wachstum nicht nachläßt, meist vielmehr noch zunimmt. Damit verliert das Gewebe den Charakter des Urmeristems und wird zu primärem Meristem. Das durchschnittliche Volumen der Zellen nimmt mit steigender Entfernung vom Vegetationspunkt zu, aber die Vermehrung des Protoplasmas hält mit ihrem Wachstum nicht gleichen Schritt, dieses wird vielmehr hauptsächlich durch Aufnahme von Wasser zuwege gebracht; es bilden sich also im Plasma alsbald Vakuolen (wofern sie nicht schon im Urmeristem vorhanden waren), dieselben wachsen schnell heran und vereinigen sich schließlich zu einem großen Saftraum (Fig. 12).

Etwa gleichzeitig mit diesen Vorgängen erfolgt eine Differenzierung des Meristems. Die einen Zellen, gewöhnlich die Hauptmasse bildend, teilen sich nach Maßgabe ihres Längenwachstums ausschließlich oder doch ganz vorwiegend durch Querwände, sie bleiben also relativ kurz und breit, parenchymatisch; zugleich bilden sich zwischen ihnen (wenn auch oft nicht überall) schizogene, zunächst enge Interzellularen aus, welche im mikroskopischen Bild infolge ihres Luftgehalts als schmale schwarze Streifen

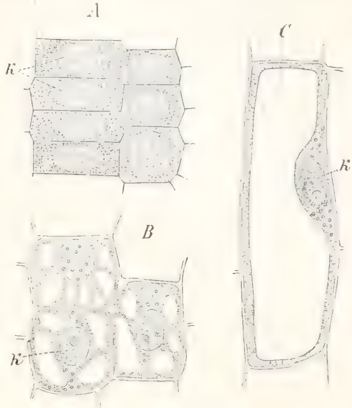


Fig. 12. Entwickelung der Meristemzellen der Wurzelrinde der Kaiserkrone (Fritillaria imperialis). 550/1. A aus dem Urmeristem, B 2 mm oberhalb des Vegetationspunktes, C fast erwachsene Zelle, 8 mm oberhalb des Vegetationspunktes. Frei nach Sachs.

zwischen den Längsreihen der Zellen erscheinen (Fig. 11). In anderen Längsreihen von Zellen, welche einzeln zwischen den vorigen eingestreut oder zu Gruppen oder zu einem Hohlzylinder vereinigt sind, werden die Querteilungen allmählich seltener, dagegen treten häufige, verschieden gerichtete Längsteilungen ein; auf diese Weise verwandelt sich die Längsreihe von Zellen in ein Bündel enger aber langgestreckter, also prosenchymatischer Zellen (Fig. 13). Dazu kommt gewöhnlich noch, daß hier die Bildung von Interzellularen ausbleibt, und daß die ab und zu entstehenden Querwände nicht genau quer, sondern mehr oder weniger schräg gestellt sind, so daß die Zellen spitze Enden haben; mit dem weiteren Wachstum nimmt die Zuspitzung allmählich noch zu. In Figur 13 ist die Grenze zwischen dem prosenchymatischen und dem parenchymatischen Meristem eine sehr scharfe; es kann aber auch an der Grenze beider ein mehr allmählicher Uebergang stattfinden. — Die äußerste Zellschicht des parenchymatischen Meristems (e in Fig. 13, A, B) hat zwar die allgemeinen Eigenschaften mit diesem gemein, setzt sich aber schon durch ihre oberflächliche Lage, oft auch durch häufigere Teilungen von dem übrigen Gewebe mehr oder weniger auffallend ab, und zeichnet sich gewöhnlich noch dadurch aus, daß ihre Zellen sich nur

antiklin teilen, weshalb sie dauernd den Charakter einer regelmäßigen, einzelnen Zellschicht bewahrt. — So kann man also dreierlei primäre Meristeme unterscheiden: 1. Die

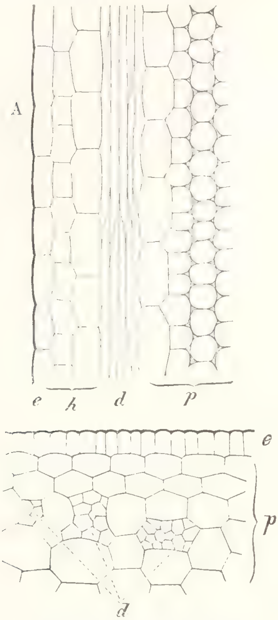


Fig. 13. A Längsschnitt, B Querschnitt durch ein sehr junges Blatt von Pandanus utilis. 400/1. d Desmogenstränge (aus denen Sklerenchymstränge hervorgehen), p, h Grundmeristem, e Epidermis (Dermatogen). Nach Haberlandt.

äußere parenchymatische Zellschicht oder das Dermatogen, 2. das übrige, die Grundmasse bildende parenchymatische Meristem oder das Grundmeristem, 3. das prosenchymatische Meristem oder Desmogen[1]), welches in Form von längsverlaufenden Strängen oder Bändern oder auch in Form eines zusammenhängenden Hohlzylinders der Grundmasse eingesetzt ist. Wir werden später sehen, daß aus diesen primären Meristemen verschiedene Dauergewebesysteme hervorgehen, nämlich aus dem Dermatogen das Hautgewebe (speziell die Epidermis), aus dem Grundmeristem das Grundgewebe, aus dem Desmogen das Stranggewebe (Leitgewebe und Festigungsgewebe).

Die Differenzierung der drei primären Meristeme ist nicht etwa an einen fest bestimmten Moment der Entwickelung gebunden; sie vollzieht sich allmählich und kann auf einen längeren Zeitraum verteilt sein. So können sich im Grundmeristem noch neue Desmogenstränge differenzieren, während andere bereits angefangen haben in Dauergewebe überzugehen; andererseits ist manchmal die Differenzierung in Desmogen und Grundmeristem schon im Urmeristem angedeutet (Fig. 10, pl und pr), und das Dermatogen (d) ist oft sogar schon am Scheitel des Vegetationspunktes unterscheidbar.

Nach der Differenzierung der primären Meristeme finden in den nur in die Länge wachsenden Organen (fast allen Stengeln und Wurzeln und den langen schmalen Blättern) die Zellteilungen meist nur noch in querer Richtung statt. Man findet daher an Längsschnitten das Bildungsgewebe aus regelmäßigen Längsreihen von Zellen bestehend; eine Querreihung kommt dagegen nicht zustande, weil die Querteilungen in den benachbarten Längsreihen unabhängig voneinander in verschiedener Höhe erfolgen (Fig. 13). Diese charakteristische Anordnung bleibt meist, wenigstens im großen und ganzen, auch in den ausgewachsenen Geweben erhalten (vgl. z. B. Fig. 71, S. 1199).

Wenn wir die Entwickelung des Bildungsgewebes weiter verfolgen, so sehen wir mit zunehmender Entfernung vom Vegetationspunkt die Zellteilungen allmählich seltener werden und schließlich ganz aufhören; es tritt ein Uebergangszustand zwischen Meristem und Dauergewebe ein, den man als junges, unfertiges Dauergewebe bezeichnen kann. Das geschieht aber nicht im ganzen Querschnitt eines Organs gleichzeitig, sondern an verschiedenen Stellen desselben, oft sogar in benachbarten Zellen oder Zellschichten, zu recht verschiedener Zeit. Je länger die Teilungen andauern, desto kleinzelliger wird (wofern nicht andere Umstände entgegenwirken) das Gewebe der betreffenden Stelle im erwachsenen Zustande sein.

Solange eine gegebene Querzone des Organs als Ganzes noch wächst, nehmen alle sich nicht mehr teilenden Zellen gleichmäßig an Volumen zu. Einzelne Zellen, oder auch ganze Zellgruppen, können aber auch unabhängig von diesem Gesamtwachstum selbständig wachsen, und dieses Eigenwachstum bestimmter Elemente dauert oft auch dann noch eine Zeitlang fort, wenn das Gesamtwachstum bereits erloschen ist. So können einzelne Zellen ihren Querdurchmesser bedeutend vergrößern, wobei sie die Nachbarzellen drücken, dehnen und zur Seite schieben; andere, prosenchymatische Zellen wachsen in die Länge, indem ihre spitzen Enden sich

[1]) Der Ausdruck Desmogen (Russow) ist wenig gebräuchlich, aber sehr bezeichnend und treffend; wir ziehen ihn daher dem gebräuchlicheren, aber irreführenden Ausdruck Prokambium vor.

zwischen andere Zellen einschieben und dieselben auseinanderdrängen; noch andere wachsen an mehreren Punkten ihrer Oberfläche aus und nehmen verzweigte Formen an. Weitere Differenzen in der Zellenform werden durch die verschiedenartige Ausbildung der Interzellularen während des Wachstums der jungen Gewebe verursacht. Haben endlich die Zellen ihre definitive Größe und Form erreicht, so beginnt die endgültige Ausbildung ihrer Membran und ihres Inhalts, welche, wie wir schon sahen, ebenfalls eine sehr verschiedene sein kann. Wenn wir alle diese Momente in Betracht ziehen, welche die schließliche Ausbildung der Zellen und Gewebe beeinflussen — das ungleichzeitige Aufhören der Zellteilungen, das verschiedenartige Eigenwachstum bestimmter Zellen, die ungleiche Ausbildung der Interzellularen, der Zellmembran und des Zellinhalts —, so wird es verständlich, wie aus den drei primären Meristemen eine ganze Anzahl von Dauergeweben hervorgeht, welche untereinander weit größere Verschiedenheiten aufweisen, als jene Meristeme, aus denen sie entstehen.

Es bleibt noch ein Umstand zu erwähnen, nämlich daß die Zellen gewisser Gewebe unmittelbar vor ihrer endgültigen Ausbildung oder selbst nachher von neuem in Teilung treten können. So zerfallen z. B. gewisse faserförmige Zellen, manchmal nachdem sie bereits ihre Membran ansehnlich verdickt haben, zu guter Letzt durch mehrere Querteilungen in eine ganze Längsreihe von kurzen parenchymatischen Gliedern; von den langprismatischen Zellen der Siebröhren werden vor ihrem Uebergang in den Dauerzustand durch Längswände eine bis mehrere schmale Schwesterzellen abgeschnitten.

In den eben genannten Fällen ist die Sache mit einer bis wenigen sozusagen verspäteten Teilungen abgetan, denen kein Wachstum mehr zu folgen braucht. Es kann aber auch in gewissen Schichten eines schon fertig ausgebildeten Gewebes, wofern dasselbe lebend ist und wenig verdickte Zellulosemembranen hat, die Teilungs- und Wachstumsfähigkeit von neuem erwachen, also eine Art Verjüngung eintreten. So entstehen neue Bildungsgewebe, welche zum Unterschied von den direkt vom Urmeristem abstammenden primären Meristemen als s e k u n d ä r e M e r i s t e m e oder F o l g e m e r i s t e m e bezeichnet werden. Von den Teilungsprodukten jeder verjüngten Dauerzelle kann eines die Eigenschaften einer Initialzelle annehmen, also dauernd wachsen und sich teilen und neue, sekundäre Dauergewebe produzieren, manchmal in sehr beträchtlicher Menge. Die sekundären Meristeme entstehen fast stets im Innern eines Organs und bilden gewöhnlich eine dünne, der Oberfläche parallele Schicht; ihre Tätigkeit beginnt gewöhnlich erst in älteren Querzonen der Organe, in denen die primäre Gewebeentwickelung schon völlig abgeschlossen ist, und kann sehr lange Zeit andauern, wobei die produzierten sekundären Gewebe zwischen die primären Dauergewebe eingeschoben werden. Ein solches, ganz typisches Folgemeristem mit einer Schicht von Initialzellen ist das Phellogen, welches den Kork erzeugt, — zum Teil auch das Kambium, welches das Dickenwachstum der Baumstämme bewirkt; wir werden uns mit beiden an anderen Stellen eingehender beschäftigen.

Wie so häufig, ist die in der Theorie sehr scharfe Grenze zwischen primären und sekundären Meristemen in der Natur oft durchaus nicht scharf gezogen. So gehen gewisse Partien des Kambiums, manchmal selbst das ganze Kambium, direkt aus einer Schicht des Desmogens hervor, ohne daß diese zuvor zu Dauergewebe geworden und dann erst neu in Teilung getreten wäre. Da aber solche Partien des Kambiums, welche gewissermaßen die Fortsetzung eines primären Meristems sind, sich in ihrer charakteristischen Tätigkeit nicht von anderen Kambiumpartien typisch sekundären Ursprungs unterscheiden, so bleibt nichts anderes übrig, als sie ebenfalls zu den sekundären Meristemen zu rechnen. Es ist das ein gutes Beispiel dafür, wie man oft bei der Einteilung der Gewebe genötigt ist, ein Auge zuzudrücken, will man nicht entweder ganz widernatürliche Grenzen schaffen oder auf eine Einteilung überhaupt verzichten.

Literatur. ***C. Nägeli,*** *Die neueren Algensysteme, 1847.* — ***J. Sachs,*** *Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg, II, 1878.* — ***G. Krabbe,*** *Das gleitende Wachstum bei der Gewebebildung der Gefäßpflanzen.* — *Ferner einige der im Kapitel* **10** *genannten Werke.*

4. Die Hautgewebe.

I. Epidermis. II. Haare. III. Spaltöffnungen. IV. Kork. V. Lenticellen.

Alle Organe der höheren Pflanzen sind von einer zusammenhängenden Hülle bedeckt, welche aus einer bis mehreren oder selbst vielen Schichten ungefähr gleichartiger, regelmäßig angeordneter Zellen besteht. Dieses Hautgewebe grenzt den Pflanzenkörper gegen das Außenmedium ab, schützt ihn vor allerlei schädlichen Einwirkungen, vermittelt den Stoffaustausch mit dem Außenmedium und reguliert ihn, indem sie ihn unter Umständen einschränkt und in unschädlichen Grenzen hält.

Unter den einzelnen Teilfunktionen, aus denen sich diese Gesamtfunktion der Hautgewebe zusammensetzt, tritt e i n e insofern besonders hervor, als zu ihr die auffälligsten anatomischen Charaktere der Hautgewebe in Beziehung stehen, — nämlich die Regulierung des Wasserverlustes

durch Verdunstung (Transpiration), mit anderen Worten, der Schutz vor übermäßiger Verdunstung. Eines solchen Schutzes bedürfen aber offenbar nur die von Luft umgebenen Pflanzenteile, und zwar um so mehr, je trockener die Luft, je stärker die Beleuchtung (welche auf die Verdunstung der Pflanzen großen Einfluß hat), und je geringer zugleich die Wasseraufnahme durch die Wurzeln ist. Besonders charakteristisch beschaffen sind daher die Hautgewebe an den oberirdischen Organen der Landpflanzen, zumal bei den Xerophyten (Bewohnern trockener, stark besonnter Orte) und Epiphyten (baumbewohnenden Pflanzen ohne Bodenwurzeln); hingegen sind bei unterirdischen Organen und noch mehr bei den submersen Wasserpflanzen, welche überhaupt kein Wasser verdunsten, manche Charaktere des Hautgewebes schwach oder gar nicht ausgeprägt, so daß hier oft die Hautgewebe sich viel weniger von den angrenzenden Gewebeschichten unterscheiden.

Es gibt mehrere verschiedene Arten von Hautgeweben, von denen zwei weit verbreitet sind: die Epidermis oder Oberhaut und das Korkgewebe (kurz: der Kork).[1] Die Epidermis findet sich ursprünglich bei allen höheren Pflanzen und an ihren sämtlichen Organen; sie bleibt aber nur an solchen Organen zeitlebens erhalten, welche entweder nur eine Vegetationsperiode hindurch existieren, oder trotz längerer Lebensdauer nicht erheblich in die Dicke wachsen; das sind vor allem die Blätter, bei krautigen Pflanzen auch alle oder die meisten übrigen Organe. Bei den ausdauernden und sich verdickenden Pflanzenteilen (Stämme, Zweige und Wurzeln der Holzgewächse, die meisten Rhizome und Knollen der dikotylen

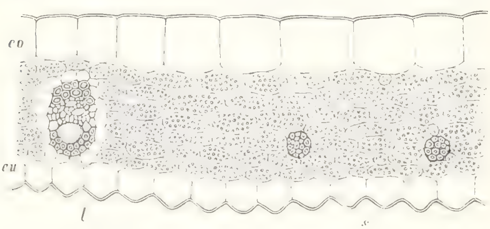


Fig. 14. Blattquerschnitt von Thunia alba (Orchidaceae). 120/1. eo obere, eu untere Epidermis, s Sklerenchymstränge, l ein Leitstrang mit Sklerenchymbelegen und Leitscheide; das Phloëm schraffiert.

Stauden) wird die Epidermis fast ausnahmslos früher oder später, meist schon im Laufe der ersten Vegetationsperiode, durch das sekundäre Hautgewebe, den Kork, ersetzt.

I. **Die Epidermis** (Fig. 14, eo, eu) besteht im allgemeinen nur aus einer Schicht lebender Zellen, welche (mit den weiter unten zu besprechenden Ausnahmen) untereinander nahezu gleich groß und gleich geformt sind, insbesondere gleiche Höhe (Durchmesser in radialer Richtung) haben. Hierdurch tritt die Epidermis auch dann, wenn ihre Zellen sich in Form und Größe nicht von den angrenzenden Geweben unterscheiden, an Durchschnitten doch als eine besondere, regelmäßige Zellschicht hervor.

Eine solche regelmäßige peripherische Zellschicht — die junge Epidermis, Dermatogen — überzieht, wie wir oben sahen, gewöhnlich schon die embryonalen Anlagen der Organe und oft selbst die Vegetationspunkte (Fig. 10, S. 1156). Nur bei wenigen Pflanzen (z. B. an den Blättern mancher Arten von Ficus, Peperomia, Begonia) erfährt das Dermatogen eine bis mehrere tangentale Teilungen, und es entsteht eine mehrschichtige Epidermis, welche aus 2 bis über 10 Zellschichten bestehen kann (Fig. 74, S. 1200, Fig. 104, S. 1220); diese Schichten, deren gemeinsame Herkunft sich oft auch noch im erwachsenen Zustande deutlich in der Anordnung der Zellen zu erkennen gibt, können indes nur im genetischen Sinne alle zur Epidermis gerechnet werden; funktionell ist nur die äußerste Schicht als eigentliche Epidermis anzusehen, während die übrigen Schichten zu dem Wassergewebe gehören (vgl. Kap. 7).

Ein ganz allgemeiner Charakter der Epidermis, welcher für ihre Funktion als abschließendes Hautgewebe fundamentale Bedeutung hat, ist der lückenlose Zusammenschluß ihrer Zellen, mit anderen Worten die Abwesenheit von Interzellularen zwischen ihnen (abgesehen von den bald zu besprechenden Spaltöffnungen). Hierin unterscheidet sich die Epidermis in der Regel von dem angrenzenden parenchymatischen Gewebe, welches meist mehr oder weniger locker gebaut ist; auch zwischen den Zellen der Epidermis und denen der subepidermalen Schicht sind in solchen Fällen gewöhnlich Interzellularen vorhanden, und oft ist der Zusammenhang beider Zellschichten so locker, daß sich die Epidermis leicht in großen Stücken als intakte Haut von dem Organ abziehen läßt.

Doch fehlt es nicht an Fällen, wo unter der Epidermis zunächst eine oder mehrere Schichten von mit ihr und untereinander ebenfalls lückenlos verbundenen Zellen liegen, welche von dem die Grundmasse des Organs bildenden Gewebe abweichend ausgebildet sind (Wassergewebe, Exodermis, Kollenchym usw.); solche besondere subepidermale Gewebeschichten, welche man allenfalls als Hilfsschichten der Epidermis

[1]) Andere Arten von Hautgeweben, welche nur bei gewissen Wurzeln vorkommen, werden im Kapitel 11 besprochen werden.

mit zum Hautgewebe rechnen könnte, werden ganz allgemein als Hypoderm bezeichnet.

Ueber die Form der Epidermiszellen läßt sich nichts Allgemeines sagen. Sehr oft ist sie tafelförmig, d. i. der radiale Durchmesser kleiner als die Durchmesser parallel der Oberfläche. Die Form der Zellen in der Aufsicht steht meist in gewisser Beziehung zu derjenigen des Organs, indem in relativ breiten Organen (z. B. den meisten Dikotylenblättern) die Epidermiszellen ungefähr isodiametrisch (Fig. 15), an in die Länge gestreckten Organen (z. B. den meisten Stengeln, den langen und schmalen Monokotylenblättern) auch die Epidermiszellen mehr oder weniger längsgestreckt zu sein pflegen (Fig. 16); in letzterem Fall sind sie zugleich oft

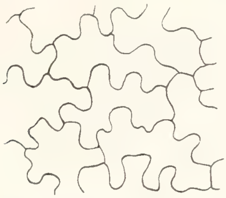


Fig. 15. Epidermiszellen eines Buchenblattes (Fagus sylvatica). In der Aufsicht. Nach Kny.

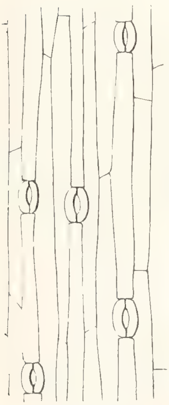


Fig. 16.

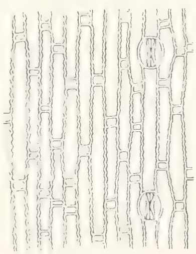


Fig. 17.

Fig. 16. Blattepidermis von Hyacinthus orientalis, mit Spaltöffnungen. In der Aufsicht. Nach Kienitz

Fig. 17. Blattepidermis von Elymus arenarius (Gramina), mit Spaltöffnungen. 80/1. In der Aufsicht.

in Längsreihen angeordnet. Ausnahmsweise können die Epidermiszellen auch die Form von Fasern mit spitzen Enden haben, so z. B. im Blatt der Kiefer (Pinus silvestris). Manchmal wechseln lange und kurze Zellen miteinander ab (Fig. 17), z. B. bei den Gräsern. Unabhängig von diesen allgemeinen Gestaltungen zeichnen sich die Epidermiszellen nicht selten dadurch aus, daß ihre Seitenwände mehr oder stark gewellt oder gebuchtet sind (Fig. 15, 17), wobei die Vorsprünge der einen Zelle genau in die Buchten der Nachbarzellen passen, so daß der lückenlose Zusammenhang gewahrt bleibt. Während diese Wellung der Seitenwände natürlich nur in der Aufsicht der Epidermis sichtbar ist, erkennen wir hingegen im Durchschnitt durch die Epidermis, daß auch die Tangentalwände ihrer Zellen nicht immer eben sind (Fig. 14); oft ist die Außenwand jeder Epidermiszelle mehr oder weniger konvex gewölbt, und noch häufiger bilden die Innenwände, mittels deren die Epidermiszelle an zwei oder mehr subepidermale Zellen (resp. zum Teil an Interzellularen) grenzt, zusammengenommen einen gebrochenen, nach innen konvexen Bogen; in beiden Fällen ist der radiale Durchmesser der Epidermiszellen in ihrer Mitte größer als am Rande.

Der Zellinhalt besteht aus einem zarten Protoplasmawandbeleg und in der Hauptmasse aus wässerigem Zellsaft, welcher gewöhnlich farblos, nicht selten aber, namentlich bei stark belichteten Organen, durch Anthocyan rot gefärbt ist (die verbreitete Rotfärbung vieler Pflanzen hat oft ihren Sitz nur in der Epidermis); anders gefärbter Zellsaft kommt fast nur bei Blumenblättern vor. Oft enthält der Zellsaft so reichlich Gerbstoffe oder andere nicht näher bekannte Substanzen gelöst, daß er auffallend stark lichtbrechend erscheint. Feste Ablagerungen, wie Stärkekörner, Kristalle, sind in der Epidermis in der Regel nicht vorhanden. Auch Chloroplasten sind meist abwesend und durch die ihnen homologen, aber kleineren und farblosen Leukoplasten vertreten. Bei grünen Organen, insbesondere den Laubblättern, bildet der Mangel der Chloroplasten gewöhnlich ein Merkmal, durch welches sich die Epidermis als farblose Zellschicht von dem chlorophyllreichen Innengewebe scharf abhebt.

Dieses Merkmal ist jedoch keineswegs durchgreifend. Bei in tiefem Schatten wachsenden Pflanzen sowie bei den submersen Wasserpflanzen enthält auch die Epidermis der grünen Organe Chloroplasten, sie kann hier sogar sehr reich daran sein (Fig. 75, S. 1201). Selbst in demselben Blatt ist bei manchen Pflanzen die oberseitige Epidermis chlorophyllfrei, die unterseitige chlorophyllhaltig. Die An- oder Abwesenheit von Chloroplasten steht somit in unverkennbarer Abhängigkeit davon, ob die Epidermis gedämpftes oder intensives Licht erhält. Dies legt die Annahme nahe, daß die Epidermis, deren wässeriger

Zellsaft gewissermaßen eine kontinuierliche Wasserschicht um die ganze Pflanze bildet, u. a. die Aufgabe hat, bei stark beleuchteten Organen als eine Art Lichtfilter zu dienen, welches gewisse Lichtstrahlen absorbiert und dadurch das Chlorophyll der inneren Gewebe vor der zerstörenden Wirkung starken Lichtes schützt; nur wo das Licht ohnehin gedämpft ist, wie im Waldesschatten oder unter Wasser, wird dieser Lichtschutz überflüssig, und hier können Chloroplasten auch in der Epidermis selbst existieren.

Von großer Wichtigkeit und zugleich oft sehr eigenartig ist die Beschaffenheit der Membran der Epidermiszellen, speziell der an das Medium grenzenden Außenwand. Erstens zeichnet sich dieselbe sehr häufig, bei oberirdischen Organen in der Regel, vor den Seiten- und Innenwänden durch stärkere Verdickung aus (Fig. 18); in extremen Fällen

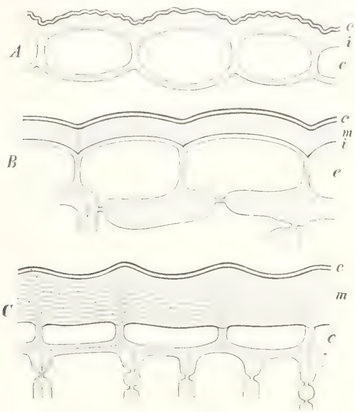


Fig. 18. Epidermis. Im Querschnitt. A vom Blatt der Federnelke (Dianthus plumarius), B vom Stamm von Cactus (Cereus) triangularis, C vom Stamm von Kleinia neriifolia. 330/1. c Kutikula, m Mittelschicht, i Zelluloseschicht der Epidermis-Außenwand; e Lumen der Epidermiszellen. Frei nach Mohl.

kann diese Verdickung so weit gehen, daß die Dicke der Außenwand größer ist als der Durchmesser des Zellumens (Fig. 18 C). Bemerkenswert ist dabei, daß die Außenwand selbst bei sehr starker Verdickung keine Tüpfel enthält (von seltenen Ausnahmen abgesehen), während die Seiten- und Innenwände getüpfelt zu sein pflegen. Die Verdickung kann sich auch auf den äußeren Teil der Seitenwände erstrecken, welche alsdann im Durchschnitt zahnartige Vorsprünge der Außenwand bilden.

Nur selten ist das Verhalten ein wesentlich anderes; so sind in den Blättern mancher Bromeliaceen die Innen- und Seitenwände viel stärker verdickt als die Außenwand, so daß das zu einer Spalte reduzierte Lumen ganz nach außen gerückt erscheint; bei Pinus-Arten ist die Wand der faserförmigen Epidermiszellen ringsum so stark verdickt, daß das Lumen zu einem schmalen Kanal reduziert ist (Fig. 64, S. 1195).

Eine zweite Eigentümlichkeit der Epidermisaußenwand ist ihre partielle Verkorkung.[1]) Die innere Schicht (Fig. 18 A, i) besteht aus Zellulose und setzt sich in die gleich beschaffenen Seitenwände ununterbrochen fort. Die äußere Schicht hingegen, die Kutikula (Fig. 18, c), enthält keine Zellulose, sondern besteht ganz aus Suberin. Die Kutikula fehlt nur den Wurzeln und den submersen Teilen der Wasserpflanzen, wo sie durch eine dünne Schicht einer schleimartigen Substanz vertreten ist; alle übrigen Organe überzieht die Kutikula als ein kontinuierliches Häutchen. Meist ist sie dünn bis sehr dünn, erheblich dünner als die Zelluloseschicht; doch kann sie auch ansehnliche Dicke erreichen und selbst dicker als die Zelluloseschicht werden. Die Kutikula ist gegen die Zelluloseschicht scharf abgegrenzt und hebt sich an Durchschnitten dank ihrer starken Lichtbrechung sehr deutlich von letzterer ab; sie ist meist glatt und von gleichmäßiger Dicke, zuweilen aber gefältelt (Fig. 18 A) oder außen mit feinen Leisten oder Wärzchen versehen. Durch Kochen in Kalilauge kann die Kutikula zerstört werden; umgekehrt löst konzentrierte Schwefelsäure die Zelluloseschicht auf, während sie die Kutikula intakt läßt; man kann daher mittels dieses Reagens die Kutikula als feines Häutchen isolieren.

Wenn die Außenwand stark verdickt ist, kann zwischen Kutikula und Zelluloseschicht noch eine dritte Schicht eingeschaltet sein, welche weniger stark verkorkt ist als die Kutikula und aus einem Gemenge von Zellulose und Suberin besteht. Diese Mittelschicht[2]) (Fig. 19 B, m), welche gewöhnlich die mächtigste ist, kann ihrerseits feingeschichtet (Fig. 18 C) oder in Schalen differenziert sein; sie kann auch noch durch im Querschnitt keilförmige Leisten verstärkt sein, welche an den Zellgrenzen in die Zelluloseschicht der Außenwand und even-

[1]) Wir halten es nicht für angezeigt, die „Kutinisation" von der Verkorkung zu unterscheiden. „Suberin" wie „Kutin" sind Gemische von noch ungenügend bekannter und vermutlich variabler, jedenfalls aber recht ähnlicher Zusammensetzung, und es ist sehr zweifelhaft, ob sie chemisch mehr differieren, als die „Suberine" verschiedener Pflanzen untereinander. Das wesentliche sind bei dieser Sachlage die physikalischen Eigenschaften, und diese sind bei verkorkten und „kutinisierten" Membranen die gleichen.

[2]) Gewöhnlich als kutinisierte Schicht oder als Kutikularschichten bezeichnet.

tuell auch in die verdickte Partie der Seitenwände hineinragen (Fig. 30, S. 1170). Sie ist gegen die beiden anderen Schichten, insbesondere gegen die Zelluloseschicht, bald scharf abgegrenzt, bald geht sie allmählich in dieselben über. In extremen Fällen (Fig. 18 C) erstreckt sich die Verkorkung auf die ganze Dicke der Außenwand, so daß diese nur aus Kutikula und dicker Mittelschicht besteht, während eine Zelluloseschicht fehlt. — Optisch und chemisch verhält sich die Mittelschicht der Kutikula ähnlich, doch wird sie durch kochende Kalilauge nicht ganz zerstört, sondern hinterläßt einen Zelluloserückstand.

Was nun die Bedeutung der besprochenen Eigentümlichkeiten der Epidermisaußenwand betrifft, so ist ohne weiteres klar, daß die Verdickung ihre Festigkeit in entsprechendem Grade erhöhen muß; zugleich muß auch die Durchlässigkeit der Membran für Wasser mit ihrer steigenden Dicke abnehmen. Noch viel wirksamer ist aber in letzterer Hinsicht die partielle Verkorkung der Außenwand; je stärker die Kutikula und eventuell die Mittelschicht ausgebildet ist, um so mehr wird der Wasserverlust des Organs infolge Verdunstung durch die Epidermisaußenwand hindurch — die sogenannte kutikuläre Transpiration — herabgesetzt.

Läßt man Blätter mit dünner Epidermisaußenwand und zarter Kutikula an der Luft liegen, so welken und vertrocknen dieselben sehr schnell; bei lederigen Blättern hingegen, welche eine dicke und stark verkorkte Epidermisaußenwand haben, geht das Welken und Vertrocknen ungleich langsamer vor sich. Bekanntlich können Aepfel, welche ebenfalls eine sehr dicke Kutikula haben, tage- und wochenlang an der Luft liegen, ohne merklich zu welken, wenn man aber die Epidermis durch Abschälen entfernt, so schrumpfen sie sehr bald; Versuche haben gezeigt, daß durch Abschälen der Epidermis der Wasserverlust eines Apfels in den ersten 3 Stunden auf das 25-fache gesteigert wird. Diese Daten geben aber, wegen der Anwesenheit von Spaltöffnungen (S.1167), noch keine hinreichende Vorstellung von der Verminderung der Wasserverdunstung durch die Epidermisaußenwand. Wir führen daher noch das Ergebnis von Versuchen an, in denen die Verdunstung aus Spaltöffnungen künstlich ausgeschlossen war; es zeigte sich, daß die kutikuläre Transpiration abgetöteter Blätter, auf die Zeit- und Flächeneinheit berechnet, bei verschiedenen Pflanzen rund 40- bis 160-mal kleiner ist als die Verdunstung einer freien Wasserfläche.

Die Kutikula und die Mittelschicht sind bei vielen Pflanzen noch mit Wachs durchtränkt. Seine Anwesenheit hier ist nicht direkt sichtbar, kann aber daran erkannt werden, daß beim Erwärmen eines Schnittes in Wasser das schmelzende Wachs aus der Membran in Tropfen austritt, die beim Erkalten erstarren und in heißem Alkohol löslich sind. — Das Wachs kann aber auch, als Ausscheidungsprodukt der Epidermiszellen, ihrer Membran aufgelagert sein. Am häufigsten tritt es in Form feiner Körnchen auf, mit denen die Kutikula mehr oder weniger dicht bestreut erscheint; von solchen Wachskörnchen rührt der zarte bläuliche, mit dem Finger abwischbare Reif her, welcher auf den Pflaumen, den Blättern der Gartennelke und vielen anderen Pflanzenorganen vorkommt. Weit seltener wachsen die Körnchen durch fortgesetzte Ausscheidung zu Stäbchen heran, welche auf der Oberfläche der Epidermis senkrecht stehen; so an den Halmen des Zuckerrohrs, wo die Wachsstäbchen an den Internodien kurz, an den Knoten aber recht lang sind und so dicht stehen, daß sie sich gegenseitig berühren (Fig. 19). Eine zweite Erscheinungsweise



Fig. 19. Querschnitt durch einen Stengelknoten des Zuckerrohrs (Saccharum officinarum) mit Wachsstäbchen auf der Epidermis. 142/1. Nach de Bary.

der Wachsausscheidung ist die einer dünnen, glashellen und spröden Kruste, welche die Kutikula in ununterbrochener Schicht bedeckt. Auch die Wachskruste kann in bestimmten Fällen größere Mächtigkeit erreichen; bei der Palme Klopstockia cerifera bildet sie sogar eine mehrere Millimeter dicke Schicht, welche eine deutliche Struktur erkennen läßt (nämlich eine feine, der Oberfläche parallele Schichtung und eine zu ihr senkrechte, den Zellgrenzen entsprechende Streifung) und nur über den Spaltöffnungen durch feine Kanäle unterbrochen ist. — Sowohl das die Membran durchtränkende, wie das ihr aufgelagerte Wachs hat den Effekt, die Durchlässigkeit der Membran für Wasser noch mehr herabzusetzen. Zugleich macht es die Epidermis unbenetzbar; taucht man einen mit einem Wachsüberzug versehenen Pflanzenteil unter Wasser, so bleibt er von einer silberglänzenden, feinen Lufthülle umgeben.

Weiter werden in der Membran der Epidermiszellen und namentlich in ihrer dicken Außenwand bei manchen Pflanzen anorganische Stoffe resp. Mineralsalze abgelagert. So tritt hier zuweilen Calciumoxalat in kleinen Kristallen auf (Fig. 20 A),

welche nach Auflösung durch Salzsäure entsprechende Hohlräume in der Membran zurücklassen; manchmal sind es sehr zahlreiche, aber winzige Kriställchen von nicht deutlich erkennbarer Form (Kristallsand, Fig. 20 B). Im Gegensatz hierzu tritt das Calciumkarbonat nicht in Form distinkter Einschlüsse auf, sondern es inkrustiert gleichmäßig die ganze Masse der Membran: solche Verkalkung tritt namentlich bei

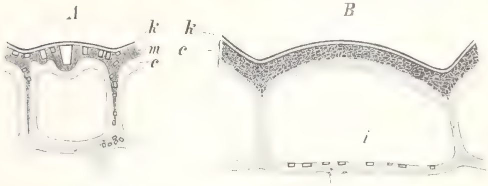


Fig. 20. Epidermiszellen im Querschnitt mit in die Membran eingelagertem Calciumoxalat. A aus dem Blatt von Dracaena reflexa. 1/1200. B von Mesembryanthemum, mit Kristallsand in der äußeren Partie der Zelluloseschicht. 375/1. k Kutikula, m Mittelschicht, c Zelluloseschicht der Außenwand; i größere Kriställchen in der Innenwand. A nach Pfitzer, B nach Solms.

gewissen Samen und Früchten (z. B. von Lithospermum officinale) auf, welche dadurch eine ganz steinartige Beschaffenheit annehmen. Weit häufiger ist die Verkieselung der Epidermismembranen, welche ebenfalls auf gleichmäßiger Inkrustation beruht und bei manchen Gräsern und Schachtelhalmen (Equisetum) so weit geht, daß die Außenwand der Epidermis ganz vorwiegend aus Kieselsäureanhydrid besteht; die Membran erreicht dadurch einen solchen Härtegrad, daß die Stengel gewisser Schachtelhalme zum Polieren benutzt werden können.

II. Haare. Die Oberfläche der meisten Pflanzenorgane ist nicht glatt, sondern mit Auswüchsen besetzt, welche man als Haare (Trichome) bezeichnet, auch wenn ihre Form nicht dem gewöhnlichen Begriff eines Haares entspricht. Es gibt nur wenige Pflanzen, welche überhaupt keine Haare produzieren; oft sind solche freilich nur in der Jugend vorhanden, während sie beim Auswachsen der Organe oder schon vorher vertrocknen und sich ablösen.

Die Haare sind Anhangsgebilde der Epidermis. Sie entstehen aus je einer Epidermiszelle (selten aus einer Gruppe solcher), indem deren Außenwand, meist schon sehr früh, sich vorwölbt und über die Oberfläche der Epidermis auswächst[1]) (Fig. 139, S. 1246). Dies geschieht selten bei allen Zellen, meist nur bei einem Teil oder nur bei einer geringen Anzahl von Epidermiszellen, welche sich manchmal auch sonst in Form und Größe von den übrigen unterscheiden. Das Auswachsen kann sich auf die Außenwand der Zelle in ihrer ganzen Ausdehnung erstrecken oder nur auf eine begrenzte Partie derselben beschränken, in welch letzterem Fall das Haar auch im ausgebildeten Zustand als eine Auszweigung der Epidermiszelle erscheint.

Im einfachsten Falle wachsen die Epidermiszellen nur zu relativ kurzen, stumpfkegelförmigen Papillen aus (Fig. 21); von solchen Papillen rührt z. B. das sammetartige Aussehen vieler Blumenblätter her. Häufiger nimmt der Auswuchs zylindrische Gestalt an und erreicht eine Länge, welche den Durchmesser der erzeugenden Epidermiszelle um das Vielfache übertrifft (Fig. 22 A), er wird also haarförmig im gewöhnlichen Sinne des Wortes; solche Gestalt, mit bis gegen 1 cm Länge, haben z. B. die sogenannten Wurzelhaare, welche bei

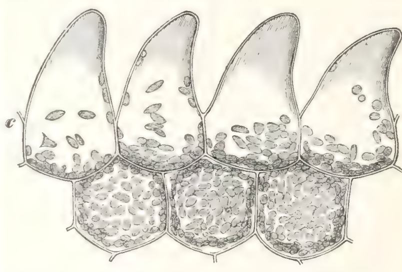


Fig. 21. Querschnitt durch die papillöse Epidermis und die subepidermale Zellschicht des Blumenblattes von Lupinus luteus. 350/1. Nach Frank.

den meisten Pflanzen die jungen Teile der Wurzeln bedecken (Näheres über dieselben

[1]) Durch die Entstehung ausschließlich aus der Epidermis unterscheiden sich die Haare von den Emergenzen, d. i. oberflächlichen Auswüchsen, an deren Entstehung außer der Epidermis auch noch eine bis mehrere subepidermale Zellschichten beteiligt sind. Die Emergenzen können äußerlich Haargebilden ähnlich sein, sind aber meist derber als diese; zu ihnen gehören die meisten Stachel (obwohl es auch Trichomstachel gibt, welche nur durch Wachstum und Vermehrung einer größeren Gruppe von Epidermiszellen entstehen).

in Kap. 11). Neben solchen einfachen Formen kommen aber auch noch viele andere vor (Fig. 22 bis 25, vgl. auch Fig. 85 bis 88, S. 1211); so können die Haare hakenförmig gebogen oder verschiedenartig gekrümmt sein, an der Spitze zu einem kugeligen oder abgeflachten Kopf aufgetrieben sein (Köpfchenhaare), zu keuligen oder kugeligen Blasen auswachsen, sie können sich flächenförmig entwickeln (Spreuhaare), können nach kurzem Längenwachstum ausschließlich in die Breite wachsen und sich zu Schuppen (Fig. 22 D, 24) ausbilden, welche der Epidermis dicht anliegen und nur durch einen kurzen Stiel mit ihr verbunden sind; daneben können die Haare sich noch in mannigfaltiger, oft regelmäßiger Weise verzweigen.

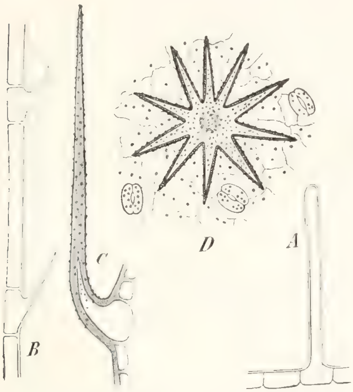


Fig. 22. Einzellige Haare. A zylindrisches Haar von einem Fuchsia-Blatt. 200/1. B kurze Borsten am Blattrand des Roggens (Secale cereale), von besonderen kurzen Epidermiszellen produziert. 200/1. C Borste vom Blatt von Onosma simplicissimum (Borraginaceae); die Zellmembran ist im größten Teil des Haares bis zum Schwund des Lumens verdickt, außen mit kleinen warzenförmigen Verdickungen versehen. 70/1. D sternförmige Schuppe vom Blatt von Deutzia scabra, in der Aufsicht; im Zentrum scheint der Kontur des kurzen Fußstückes der Schuppe durch. Nach Kny.

Ebenso mannigfaltig ist auch die innere Struktur der Haare. Im einfachsten Falle bildet das Haar zusammen mit der erzeugenden Epidermiszelle nur eine Zelle (Fig. 22); oder es grenzt sich von ihr durch eine Wand ab, so daß die Epidermiszelle gewissermaßen als solche restituiert wird, während das von ihr erzeugte Haar eine selbständige Zelle darstellt (dies erfolgt stets in den Fällen, wo die Haare im erwachsenen Zustande absterben und eventuell sich ablösen). In beiden Fällen sind die Haare einzellig. Die Haare können aber auch mehrzellig sein (Fig. 23, 24), indem der Haarkörper sich nicht

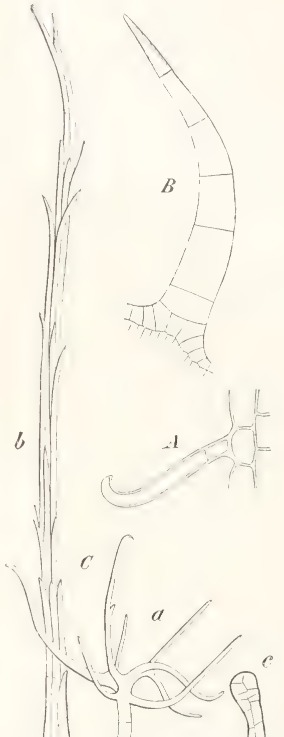


Fig. 23. Mehrzellige Haare. A vom Stengel der Gartenbohne (Phaseolus multiflorus). 200/1. B vom Blatt von Plectranthus fruticosus. 150/1. C Durchschnitt durch das Blatt von Hieracium piliferum, mit dreierlei Haaren. 90/1. — B und C nach de Bary.

nur von der erzeugenden Epidermiszelle durch eine Wand abtrennt, sondern auch seinerseits eine, mehrere oder viele Zellteilungen erfährt. Und zwar unterscheidet man einreihige oder mehrreihige Haare, je nachdem der Haarkörper nur durch Querwände oder auch durch Längswände gefächert wird; beides kann auch kombiniert sein, indem z. B. bei einem Köpfchenhaar der Stiel einzellig oder einreihig ist, während sich das Köpfchen durch radial gestellte Wände

fächert und zu einer Zellschicht wird. Lange und dicke, mehrreihige Haare (Fig. 23 C, b) nennt man Zottenhaare; äußerlich ganz

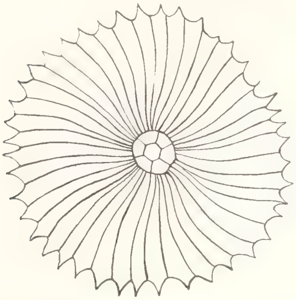


Fig. 24. Vielzellige Schuppe von einem Elaeagnus-Blatt. In der Aufsicht. 125/1. Nach Dippel.

ähnliche Zotten können aber entwickelungsgeschichtlich auch in die Kategorie der Emergenzen gehören.

Was den Zellinhalt betrifft, so sind die Haare bald lebend, mit Plasmaschlauch und Zellsaft, bald im ausgewachsenen Zustande abgestorben, lufthaltig. Die Membran ist bald zart, bald mehr oder weniger verdickt (nicht selten so stark, daß das Lumen fast vollkommen schwindet), und in solchem Fall oft verholzt, verkalkt oder verkieselt.

Die Haare bieten also in Form und Struktur eine geradezu endlose Mannigfaltigkeit dar; nicht selten trägt sogar dasselbe Organ zwei oder mehrere wesentlich verschiedene Haarformen durcheinander (Fig. 23 C). Bemerkenswert ist dabei aber, daß die Haarformen spezifisch konstant, ja oft auch für größere systematische Gruppen charakteristisch sind; sie bilden daher ein wichtiges Hilfsmittel für die Systematik.

Die Funktion der Haare (wofern sie vorhanden und nachweisbar ist, was oft, vielleicht sogar meist nicht zutrifft) kann ebenfalls überaus mannigfaltig sein. Zuweilen hat sie mit der Funktion der Epidermis nichts zu tun; so erleichtern z. B. die hakenförmigen und ankerförmigen Haare (Fig. 23 A), welche sich häufig bei Kletterpflanzen finden, das Haften derselben an der Stütze; ähnlich geformte Haare bei gewissen Früchten tragen zur Verbreitung derselben bei, indem sie sich klettenartig am Fell von Tieren anheften; bei anderen Früchten und Samen dienen lufthaltige Haare als Flugapparate; usw. Weit häufiger aber sind die Haare in physiologischer resp. ökologischer Hinsicht Hilfsorgane der Epidermis, indem sie an einer der Funktionen des Hautgewebes — Schutz gegen Schädigungen, oder Vermittelung und Regulierung des Stoffaustausches — einen oft hervorragenden und hoch spezialisierten Anteil nehmen. Hierfür einige ausgewählte Beispiele.

Manche Wüsten-, Steppen- und Alpenpflanzen, welche infolge der Bedingungen ihres Wohnortes einer intensiven Sonnenstrahlung und zugleich starken Temperaturschwankungen ausgesetzt sind, zeichnen sich dadurch aus, daß sie mit einem dichten grauen oder weißen Haarfilz bekleidet sind (erinnert sei z. B. an das Edelweiß). Dieser Filz besteht aus langen und dünnen, wirr verflochtenen, abgestorbenen Haaren; von der Oberfläche der ihr Lumen ausfüllenden Luft wird das Licht reflektiert, was die weiße Farbe verursacht. Ein solcher Haarfilz schützt die Pflanze in hohem Grade sowohl vor übermäßiger Erwärmung durch die Sonne, wie vor zu starker und plötzlicher Abkühlung; daneben setzt er auch die Transpiration bedeutend herab. — Eine schützende Rolle ganz anderer Art spielen Haare mit einer scharfen Spitze und dicker, oft stark verkieselter oder verkalkter Membran; solche stechende Borstenhaare (Fig. 22 C) schützen vor pflanzenfressenden Tieren (wenn auch nicht vor allen), ähnlich wie Stachel und Dornen. — Einen noch wirksameren Schutz in dieser Richtung dürften die Brennhaare gewähren, welche

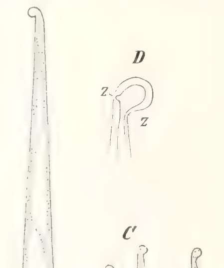


Fig. 25. Brennhaar der Brennessel (Urtica dioica). A bis C (schwach vergrößert): A erwachsen, B jung, C sehr junge Stadien. D (stärker vergrößert): die knopfförmige Spitze mit der dünnwandigen Stelle zz, in welcher das Abbrechen stattfindet. A bis C nach Kny, D nach Haberlandt.

gewissen Pflanzen eigentümlich sind. Bei den Brennesseln z. B. besteht das Brennhaar (Fig. 25 A) aus einer großen konischen Zelle, deren Basis in eine becherförmige Emergenz eingesenkt ist. Oben schließt die Zelle mit einer knopfförmigen Verbreiterung ab, unter der sich eine ringförmige verdünnte Partie der Membran befindet (Fig. 25 D, bei zz). Da die Membran oberwärts infolge Verkieselung sehr spröde ist, so bricht der Knopf bei Berührung leicht ab, der sich bildende scharfe Bruchrand dringt wie eine Hohlnadel in die Haut, und zugleich ergießt sich in die entstehende Wunde ein Teil des Zellsaftes der verletzten Haarzelle, welcher einen ätzenden Giftstoff von wahrscheinlich eiweißartiger Natur enthält. Bei einigen tropischen Pflanzen ist der Stich der Brennhaare noch weit schmerzhafter und gefährlicher als bei unseren Brennesseln.

Die Wurzelhaare spielen eine sehr wichtige Rolle als Absorptionsorgane zur Aufnahme des Wassers und der in ihm gelösten Salze aus dem Boden. Wasserabsorbierende Haargebilde finden sich aber auch in mannigfaltiger Ausbildung an den oberirdischen Organen mancher Pflanzen, namentlich bei Wüstenbewohnern, und in besonders ausgezeichneter Weise bei den epiphytischen Bromeliaceen, welche zum Teil ganz wurzellos sind und ihren Wasserbedarf nur aus dem Regen und Tau durch eigentümliche Schuppenhaare aufnehmen können. Absorbierende Haare finden sich ferner bei den insektivoren Pflanzen; hier werden neben Wasser auch die darin gelösten organischen Verdauungsprodukte der gefangenen Insekten von den Haaren aufgenommen.

Sehr verbreitet sind ausscheidende Haare verschiedener Art; doch sollen diese erst im Kapitel 8 im Zusammenhang mit anderen Exkretionsorganen besprochen werden.

III. Spaltöffnungen. Wir sahen, daß die Außenwand der Epidermiszellen oberirdischer Organe derart beschaffen ist, daß die Abgabe von Wasserdampf aus ihnen mehr oder weniger eingeschränkt wird; zugleich ist die Epidermisaußenwand, falls einigermaßen stark verkorkt, für Gase so gut wie völlig undurchlässig. Nun unterhalten aber die Pflanzen einen regen Gaswechsel mit der Außenluft, indem bald Kohlensäure aufgenommen und Sauerstoff ausgegeben wird, bald umgekehrt; und was die Transpiration anbetrifft, so bildet dieselbe zwar eine der größten Gefahren für die Pflanze, sobald die Wasserabgabe dauernd die Wasseraufnahme übertrifft, — ein gewisses Ausmaß von Wasserabgabe ist aber für die Pflanze notwendig, und die Aufgabe des Hautgewebes ist es daher nicht, die Transpiration zu unterdrücken, sondern sie so zu regulieren, daß sie in unschädlichen Grenzen bleibt. Als Wege für den Gasaustausch und als Regulatoren der Transpiration dienen in der Epidermis die Spaltöffnungen (Stomata), das sind interzellulare Spalten, welche sich von gewöhnlichen Interzellularen u. a. dadurch unterscheiden, daß sie je nach den äußeren Verhältnissen verbreitert oder verengt bis völlig geschlossen werden können. Sie befinden sich nicht zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen (welche, wie schon erwähnt, lückenlos zusammenschließen), sondern zwischen je zwei modifizierten Epidermiszellen, den Schließzellen, welche dank ihrem eigenartigen Bau die Weite der Spalte zu regulieren vermögen und mit ihr zusammen den Spaltöffnungsapparat darstellen.

Der Spaltöffnungsapparat weist bei allen Gefäßpflanzen (und auch schon bei den Laubmoosen) einen im wesentlichen gleichartigen Bau auf. Die Schließzellen, welche meist bedeutend kleiner als die übrigen Epidermiszellen sind, haben in der Aufsicht (Fig. 26 A)

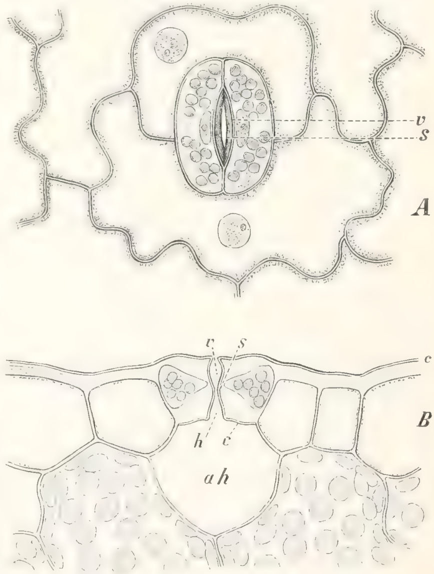


Fig. 26. Epidermis mit Spaltöffnungsapparat vom Blatt des Thymians (Thymus serpyllum). A in der Aufsicht, B im Durchschnitt. s Zentralspalte, v Vorhof, h Hinterhof, c Kutikula, ah Atemhöhle. In den Schließzellen Chloroplasten. Nach Kny.

gewöhnlich bohnenförmige Gestalt; mit den Enden schließen sie aneinander, während in dem mittleren Teil ihrer Länge die gemeinsame Wand gespalten ist und einen luft-

erfüllten Interzellularraum umschließt. Auch durch ihren Inhalt weichen die Schließzellen meist auffallend von der übrigen Epidermis ab, sie führen nämlich fast stets Chloroplasten, und in diesen meist reichlich Stärke.

Ein durch die Mitte des Spaltöffnungsapparates senkrecht zu seiner Längsachse geführter Querschnitt (Fig. 26 B) zeigt, daß die Spaltöffnung eine ziemlich komplizierte Form hat, welche durch die Gestalt der Schließzellen und die ungleichmäßige Verdickung ihrer Membran bedingt ist. Die einander zugekehrten Wände der Schließzellen (die Bauchwände derselben) sind gegen die Spalte vorgewölbt; am Eingang und Ausgang der Spaltöffnung sind sie mehr oder weniger stark verdickt und überdies meist mit vorspringenden Leisten versehen, welche sich im Querschnitt als Höcker oder Zähnchen präsentieren; das äußere Leistenpaar ist oft so stark entwickelt, daß es im Querschnitt einer kräftigen Zange gleicht, während das innere Paar schwächer zu sein pflegt und zuweilen ganz fehlen kann (Fig. 27 B, S. 1169). Durch diese beiden Leistenpaare wird ein äußerer Vorhof und ein innerer Hinterhof der Spaltöffnung begrenzt; zwischen beiden liegt der engste Teil der Spaltöffnung, die Zentralspalte, welcher ganz geschlossen werden kann, wenn die Bauchwände der beiden Schließzellen in ihrem unverdickten mittleren Teil einander berühren. An den Hinterhof stößt innen ein geräumiger subepidermaler Interzellularraum, die sogenannte Atemhöhle (zu Unrecht so genannt, da sie mit der Atmung nichts speziell zu tun hat), in welche die lufthaltigen Interzellularen des inneren Gewebes einmünden. So steht das Interzellularsystem der Pflanze durch die Spaltöffnungen in offener Verbindung mit der Außenluft.

Der oben in den wesentlichen Zügen skizzierte Bau des Spaltöffnungsapparates kann im einzelnen vielfach variieren. Außer den schon angedeuteten Verschiedenheiten in der Ausbildung der Leisten, welche die Form des Vorhofes und Hinterhofes wesentlich bestimmen, kann auch der Grad und die Verteilung der sonstigen lokalen Membranverdickung recht verschieden sein, und in Abhängigkeit davon ist das Lumen der Schließzellen im medianen Querschnitt bald rundlich oder elliptisch, bald ungefähr dreieckig, bald fast spaltenförmig. Fast allgemeine Regel ist aber, daß außer dem mittleren Streif der Bauchwand auch die Rückenwand (welche die Schließzelle von der angrenzenden Epidermiszelle trennt) in ganzer Ausdehnung oder doch zum Teil unverdickt bleibt. Was die Kutikula anbetrifft, so überzieht sie nicht nur die Außenwand der Schließzellen, sondern kleidet auch die Spaltöffnung aus und verliert sich erst in der Atemhöhle (Fig. 26 B, c); die Leisten, welche den Vor- und Hinterhof begrenzen, werden oft nur durch lokale Verdickung der Kutikula (ohne Beteiligung der Zelluloseschicht) gebildet.

Nur ganz kurz sei darauf hingeweisen, daß der Spaltöffnungsapparat zuweilen einen von dem geschilderten etwas abweichenden Bau hat. Ein eigenartiger Typus findet sich z. B. bei den Gymnospermen (Fig. 64, S. 1195), ein anderer bei den Gräsern und Cyperaceen; noch andere Abweichungen sind nicht an bestimmte systematische Gruppen gebunden, sondern finden sich bei einzelnen, im System zerstreuten Gattungen oder Arten.

Mit Ausnahme relativ weniger Fälle (in denen der Spaltöffnungsapparat als rückgebildet anzusehen ist) haben die Schließzellen die bemerkenswerte Fähigkeit, durch Aenderung ihrer Form die Weite der Spalte in erheblichem Grade zu verändern (Fig. 27). Diese Aenderungen stehen in Abhängigkeit von der Turgeszenz der Schließzellen. Legt man einen abgezogenen Epidermisstreifen in Wasser, wobei der Turgor aller Zellen sein mögliches Maximum erreicht, so findet man die Spaltöffnungen weit geöffnet; wasserentziehende Mittel hingegen rufen Verengerung und endlich vollkommenen Verschluß der Spaltöffnungen hervor, und denselben Effekt hat unter natürlichen Verhältnissen das Welken der Pflanzenteile. Solange also die Pflanze Ueberfluß an Wasser hat und folglich alle ihre Zellen stark turgeszieren, geht die sogenannte stomatäre Transpiration durch die maximal geöffneten Spaltöffnungen ungehindert vor sich; sobald aber die Wasseraufnahme aus irgendeinem Grunde abnimmt und ein entsprechendes Sinken der Turgeszenz erfolgt, wird auch die Transpiration automatisch herabgesetzt, und wenn der Wassergehalt so weit sinkt, daß der Turgor aufgehoben wird (Welken) und weiterer Wasserverlust gefährlich wäre, wird durch Spaltenschluß die stomatäre Transpiration gänzlich sistiert und es bleibt nur die unbedeutende kutikuläre Transpiration bestehen. — Bemerkenswert ist, daß bei den meisten Pflanzen außer dem Wassergehalt auch das Licht einen großen Einfluß auf die Spaltweite hat: das Licht, besonders das Sonnenlicht, bewirkt Oeffnung der Spalten (genügenden Wassergehalt vorausgesetzt), während im Dunkeln die Spalten sich schließen; daher sind die Spaltöffnungen in der Regel bei Tage geöffnet, in der Nacht geschlossen. Wie diese Wirkungen zustande kommen, ist noch nicht recht klar; jedenfalls handelt es sich um einen Einfluß des Lichtes auf den Turgor der Schließzellen, und vermutlich spielt dabei der die Schließzellen auszeichnende Gehalt an assimilationsfähigem Chlorophyll eine Rolle.

Es fragt sich weiter, auf welche Weise die Turgorschwankungen in den Schließzellen die besprochenen Bewegungen bewirken. Es wurde bereits erwähnt, daß die Bauchwand jeder Schließzelle an ihrem Außen- und Innenrand verdickt ist, während die Rückenwand unverdickt bleibt.

Diese ungleichmäßige Verdickung der Membran hat zur notwendigen Folge, daß bei steigendem Druck des Zellsaftes in der Schließzelle die Rückenwand stärker gedehnt wird als die Bauchwand, die Schließzelle muß sich also krümmen (wie etwa ein Kautschukschlauch mit einseitig dünnerer Wand, wenn man in ihn Wasser unter Druck einpreßt), und zwar so, daß die Rückenwand stärker konvex, die Bauchwand konkav wird; dabei weichen die Bauchwände der beiden Schließzellen auseinander, die Spalte zwischen ihnen öffnet resp. erweitert sich. Bei abnehmendem Innendruck in den Schließzellen findet das Umgekehrte statt: die Rückenwand verkürzt sich stärker als die Bauchwand, die Krümmung der Schließzellen nimmt ab und die Spalte wird verengt resp. geschlossen. Ein Vergleich von IA mit IIA in Figur 27 illustriert das Gesagte, also nur da vorkommen, wo die Pflanze an Luft (oder luftführenden Boden) stößt, und wo zugleich das subepidermale Gewebe lufthaltige Interzellularen führt. Hiernach erscheint es gewissermaßen selbstverständlich, daß die rings von Wasser oder nassem Schlamm umgebenen Organe der Wasser- und Sumpfpflanzen der Spaltöffnungen entbehren (abgesehen von den bald zu besprechenden Wasserspalten, welche sich auch bei manchen Wasserpflanzen finden), und ebenso, daß die Schwimmblätter der Wasserpflanzen nur oberseits Spaltöffnungen führen; ferner fehlen Spaltöffnungen überall da, wo lückenloses Gewebe (Sklerenchym, Kollenchym) lokal bis an die Epidermis reicht,

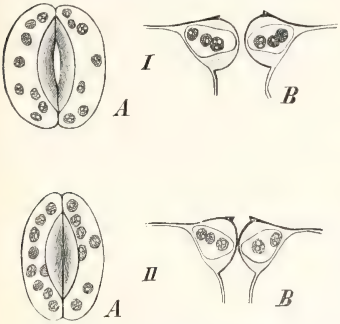


Fig. 27. Spaltöffnungsapparat vom Blatt der Zuckerrübe (Beta vulgaris). I offen, II geschlossen; A in der Aufsicht, B im Durchschnitt. Die Chloroplasten in den Schließzellen mit kleinen Stärkekörnchen. Frei nach Frank.

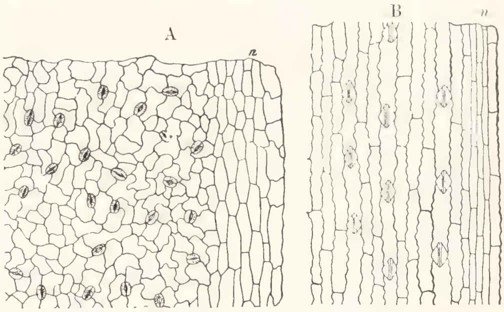


Fig. 28. Abgezogene Epidermisstücke von Blättern mit Spaltöffnungen. Schwach vergrößert. A von der Zuckerrübe (Beta vulgaris), B vom Hafer (Avena sativa). Die spaltöffnungsfreien Partien nn liegen über Blattnerven. Nach Frank.

und zeigt wie die Gesamtbreite des Spaltöffnungsapparates sich bei diesen Vorgängen ändert, während seine Länge die gleiche bleibt.

Der Mechanismus des Spaltöffnungsapparates ist übrigens nicht immer der gleiche. Außer dem geschilderten Verhalten, welches als typisch gelten kann, ist noch eine Reihe mehr oder weniger abweichender Fälle nachgewiesen worden, welche aber sämtlich soviel mit jenem gemeinsam haben, daß die Form der Schließzellen in der Aufsicht und eventuell auch im Querschnitt sich mit dem Grade des Turgors ändert und dadurch auch die Weite der Spalte geändert wird.

Durch gänzlichen Mangel der Spaltöffnungen an allen vegetativen Organen zeichnen sich unter den Gefäßpflanzen einige wenige laubblattlose und chlorophyllfreie Parasiten und Saprophyten aus, deren Gaswechsel und Transpiration sehr gering ist. Spaltöffnungsfrei sind ferner durchgängig die Wurzeln. Die Verbreitung und Verteilung der Spaltöffnungen an den übrigen Pflanzenteilen wird durch die Tatsache bestimmt, daß dieselben Verbindungswege zwischen der Außenluft und der interzellularen Luft sind; sie können z. B. über den stärkeren Nerven der Blätter (Fig. 28), und oft beschränkt sich aus diesem Grunde ihr Vorkommen nur auf bestimmte Längsstreifen der Organe. An Laubblättern sind die Spaltöffnungen oft unterseits reichlicher als oberseits, oder selbst nur unterseits vorhanden; doch kommt auch das umgekehrte Verhalten vor. Im übrigen ist ihre Verteilung über ein gegebenes Organ meist gleichmäßig, nur selten sind sie gruppenweise genähert. — Die Zahl der Spaltöffnungen pro Flächeneinheit variiert sehr je nach Species und Organ. Am spärlichsten sind sie an unterirdischen Stengel- und Blattorganen, am reichlichsten an grünen Laubblättern, deren Gaswechsel und Transpiration am intensivsten sind. Hier finden sich meist 100 bis 300 Spaltöffnungen pro Quadratmillimeter Oberfläche, doch kann ihre Zahl auch erheblich größer sein (bis über 700, bei Typha angeblich sogar 1326), und andererseits auch erheblich kleiner, so namentlich bei Pflanzen trockener Klimate (Xerophyten).

An flächenförmigen Organen sind die

Spaltöffnungen meist regellos orientiert, d. h. ihre Längsachsen haben alle beliebigen Richtungen (Fig. 28 A); ist aber das Organ längsgestreckt (wie die meisten Stengel und Blattstiele und viele Monokotylenblätter), so pflegen die Spaltöffnungen longitudinal gestellt, also sämtlich einander parallel zu sein (Fig. 28 B).

Oft grenzt der Spaltöffnungsapparat nicht direkt an gewöhnliche Epidermiszellen, sondern ist von mehreren Zellen umgeben, die sich von jenen durch andere (meist einfachere) Gestalt und geringere Größe unterscheiden. Solche Nebenzellen pflegen in bestimmter regelmäßiger Weise angeordnet zu sein, z. B. sechs in zwei Kreisen um die Schließzellen bei Sempervivum (Fig. 33); ein Paar rechts und links von den Schließzellen, ein zweites Paar größere über und unter ihnen (die Längsachse des Spaltöffnungsapparates aufrecht gedacht) bei Tradescantia (Fig. 29), usw. Die An- oder Ab-

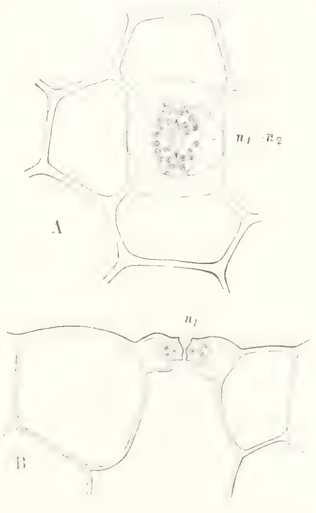


Fig. 29. Blattepidermis von Tradescantia crassula, mit Spaltöffnungsapparat und Nebenzellen. A in Aufsicht, B im Durchschnitt. 220/1. n_1 erstes, n_2 zweites Paar von Nebenzellen. Die in A punktierten Konturen sind bei tieferer Einstellung gezeichnet.

wesenheit der Nebenzellen und ihre Anordnung sind von systematischer Bedeutung, da diese Merkmale für die Gattung resp. Familie konstant zu sein pflegen.

Betrachten wir das Verhältnis der Schließzellen zu den übrigen Epidermiszellen im Querschnitt durch die Epidermis, so finden wir den radialen Durchmesser (die Höhe) der ersteren bald etwa ebenso groß wie bei den letzteren, bald erheblich kleiner. Meist liegen die Schließzellen im Niveau der Epidermis, d. h. ihr äußerer Kontur fällt mit dem der übrigen Epidermiszellen nahezu zusammen; selten sind die Schließzellen mehr oder weniger über das Gesamtniveau der Epidermis emporgehoben. Recht häufig kommt es hingegen vor, daß der Spaltöffnungsapparat unter die Oberfläche der Epidermis hinabgesenkt ist, also am Grunde eines Grübchens in der Epidermis liegt (Fig. 30). Durch eine

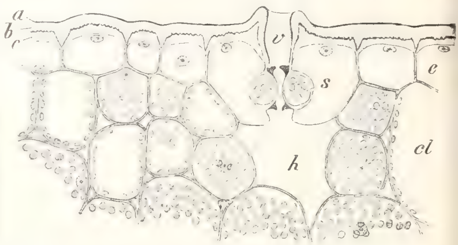


Fig. 30. Querschnitt durch das Blatt von Aloe disticha. 230/1. e Epidermis, a Kutikula, b Mittelschicht, c Zelluloseschicht ihrer Außenwand, v Grübchen in der Epidermis, s Schließzellen, h Atemhöhle, cl grünes Blattgewebe (Chlorenchym).

solche Lage wird die Wasserdampfabgabe durch Diffusion aus der Spaltöffnung vermindert, da diese in eine „windstille Kammer" mündet, in der sich ein höherer Wasserdampfgehalt erhalten muß als draußen; die eingesenkte Lage der Spaltöffnungen findet sich denn auch namentlich bei xerophytischen Pflanzen. Zuweilen wird die Mündung des Grübchens noch durch leistenförmige Vorwölbungen oder Membranverdickungen der angrenzenden Epidermiszellen umwallt oder überwölbt, wodurch die Spaltöffnungen in eine noch geschütztere Lage kommen; oder die Spaltöffnungen liegen sämtlich am Grunde tiefer Längsfurchen, deren Mündung verschmälert oder durch ein Haargeflecht fast verschlossen ist. Ueberhaupt wird bei den Xerophyten, deren Wasserversorgung schwach oder periodisch unterbrochen ist, nicht nur die kutikuläre, sondern oft auch die stomatäre Transpiration durch die mannigfaltigsten anatomischen Einrichtungen eingeschränkt.

Die Entwickelung der Spaltöffnungsapparate beginnt meist in einem Stadium, wo die Zellen der jungen Epidermis zwar noch stark wachsen, sich aber nicht mehr durch Teilung vermehren. Einzelne derselben erfahren dann eine Teilung in zwei ungleiche Zellen, deren kleinere die Mutterzelle des Spaltöffnungsapparates ist und durch eine weitere Teilung in die zwei Schließzellen zerfällt (Fig. 31). Erst wenn diese erheblich herangewachsen sind und ihre halbrunde Form

angenommen haben, spaltet sich allmählich ihre gemeinsame Wand und die Spaltöffnung bildet sich aus (Fig. 31 D, 32). — Oft wird dieser Entwickelungsgang aber dadurch kompliziert, daß die abgetrennte kleinere Zelle nicht ohne weiteres die Schließzellen produziert, sondern zunächst noch einige weitere Teilungen

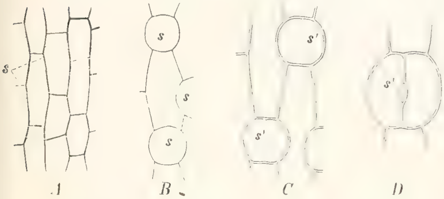


Fig. 31. Entwickelung des Spaltöffnungsapparates im Blatt von Iris pumila. A die Spaltöffnungsmutterzellen s soeben von den jungen Epidermiszellen abgetrennt; B dieselben vergrößert und gerundet; C soeben in die 2 Schließzellen s′ geteilt; D beginnende Spaltenbildung. 350/1. Frei nach Strasburger.

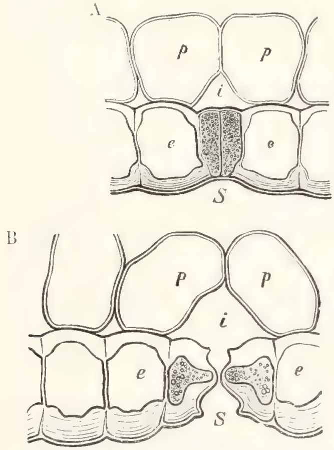
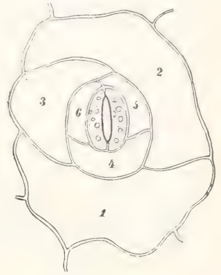


Fig. 32. Entwickelung des Spaltöffnungsapparats des Blattes von Hyacinthus orientalis. Im Querschnitt. A junges Stadium (zwischen den Stadien C und D der Fig. 31 liegend), B erwachsener Zustand. S Spaltöffnungsapparat, e Epidermiszellen, i Atemhöhle, p grünes Blattgewebe (Chlorenchym). Nach Sachs.

in bestimmter Ordnung erfährt; eines der Produkte der letzten Teilung wird zur Mutterzelle des Spaltöffnungsapparates, während aus den übrigen Teilungsprodukten Nebenzellen hervorgehen (Fig. 33).

Das bisher Gesagte gilt für die verbreitetste Kategorie von Spaltöffnungen, die Luftspalten, welche unter den allgemeineren physiologisch-anatomischen Begriff der Pneumathoden (Durchtrittstellen für Luft) fallen. Es gibt aber auch eine zweite Art von Spaltöffnungen, welche als Austrittswege für das bei manchen Pflanzen unter gewissen Bedingungen in Tropfenform ausgepreßte Wasser dienen und zu der Kategorie der Hydathoden (Durchtrittstellen für Wasser)

Fig. 33. Spaltöffnungsapparat von Sempervivum spec. mit Nebenzellen. In der Aufsicht. Alle Nebenzellen sind aus einer Mutterzelle durch sukzessive Teilungen entstanden; sie sind nach der Reihenfolge ihrer Abtrennung beziffert. Nach Haberlandt.



gehören. Diese Wasserspalten (Fig. 34), welche sich phylogenetisch zweifellos von den Luftspalten ableiten, sind weit weniger verbreitet als jene; nicht nur sind sie auf bestimmte (wenn auch recht zahlreiche) Pflanzen beschränkt, sondern auch bei diesen

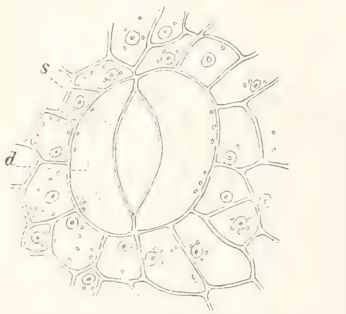


Fig. 34. Blattrand von Kapuzinerkresse (Tropaeolum majus). Epidermis mit Wasserspalte. In Aufsicht. 240/1. d Kontur des Vorhofes, s Kontur der Zentralspalte. Nach Strasburger.

kommen sie nur in begrenzter Zahl an bestimmten Stellen der Blätter vor, meist an der Blattspitze und den Zähnen des Blattrandes, einzeln oder in kleinen Gruppen. Sie finden sich bei einigen submersen Wasserpflanzen als einzige Repräsentanten der Spaltöffnungen, während sie bei Landpflanzen stets neben viel zahlreicheren Luftspalten vorkommen. Die Wasserspalten unterscheiden sich von den Luftspalten durch den stark vereinfachten Bau der Schließzellen, deren Membran dünn, ohne oder mit nur unbedeutenden lokalen Verdickungen

ist; dementsprechend sind die Schließzellen unbeweglich und die Spalte ständig sehr weit geöffnet. Die Schließzellen sind meist weit größer und die Spalten breiter als bei Luftspalten, und bei manchen Pflanzen zeichnen sich die Wasserspalten durch relativ riesige Dimensionen aus. Auch unter den Wasserspalten befindet sich eine geräumige Interzellularhöhle, die aber, wenigstens periodisch, Wasser anstatt Luft führt und mit den gewöhnlichen luftführenden Interzellularräumen des Innengewebes nicht kommuniziert.

IV. Der Kork. Der Kork wird von einem besonderen sekundären Meristem, dem Phellogen (Korkkambium), produziert (Fig. 35, 36, 37). Dieses entsteht in den bereits ausgewachsenen Pflanzenteilen durch Teilung einer bestimmten Schicht parenchymatischer Zellen; jede Zelle dieser Schicht teilt sich tangental in zwei oder drei abgeflachte Zellen, von denen die innere oder die mittlere meristematischen Charakter hat und eine Phellogenzelle darstellt. Das Phellogen besteht demnach aus einer Schicht parenchymatischer, radial abgeflachter, dünnwandiger und plasmareicher Zellen, welche wachstums- und teilungsfähig bleiben. Jede Phellogenzelle wächst in radialer Richtung und teilt sich jedesmal nach Erreichung des doppelten radialen Durchmessers durch eine tangentale Wand; die äußere der beiden Tochterzellen teilt sich nicht weiter, erfährt nur ein beschränktes Wachstum in radialer Richtung und wird zu einer Korkzelle, während die innere Tochterzelle als Meristem-Initiale das frühere Spiel wiederholt. Allmählich entsteht so aus der Phellogenschicht eine Anzahl von Korkzellschichten, deren innerstes Glied die Schicht von Phellogenzellen darstellt; das Ergebnis ist so, wie wenn die Phellogenschicht, selber unverändert bleibend, sukzessive eine Anzahl von Korkschichten nach außen abgliederte.

Bei manchen Pflanzen wird die Tätigkeit des Phellogens dadurch kompliziert, daß ab und zu bei der Teilung nicht die innere, sondern die äußere der Tochterzellen eine Phellogenzelle

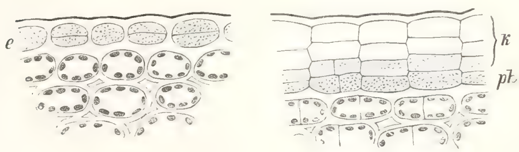


Fig. 35. Bildung des Phellogens und Korkes im Stengel von Scutellaria splendens. A erste Tangentalteilungen in der Epidermis e, B älterer Zustand: das Phellogen ph hat 2 Korkzellschichten k produziert, deren innere noch körniges Protoplasma enthält. Nach Haberlandt.

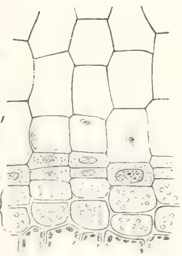


Fig. 36.

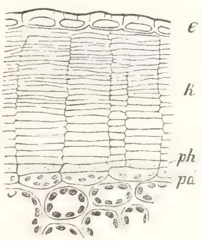


Fig. 37.

Fig. 36. Innere Partie der Korkkruste der Korkulme (Ulmus suberosa). — Fig. 37. Periderm eines 1-jährigen Zweiges von Prunus Padus. e Epidermis, k Kork, k′ dessen jüngste, noch lebende Schicht, ph Phellogen, pd Phelloderm. Beide Figuren nach Haberlandt.

bleibt, während die innere zu einer Dauerzelle wird. In solchen Fällen produziert also die Phellogenschicht neue Zellschichten nicht nur nach außen, sondern auch nach innen, letztere jedoch meist in erheblich geringerer Zahl, oft nur 1 bis 2. Diese nach innen vom Phellogen abgelagerten Zellen werden nicht zu Korkzellen, sondern bilden sich ähnlich dem angrenzenden Rindengewebe aus, also in oberirdischen Organen meist zu chlorophyllhaltigem Parenchym (Fig. 36, 37); sie werden Phelloderm genannt. Das Phelloderm gehört in physiologisch-anatomischer Hinsicht nicht mit zum Hautgewebe; entwickelungsgeschichtlich hingegen bildet das Phellogen nebst allen von ihm produzierten Zellschichten ein zusammengehöriges Ganzes, welches den Namen Periderm führt.

Die Tätigkeit des einmal gebildeten Phellogens dauert meist jahrelang an, sie ist aber bei den meisten Pflanzen so langsam, daß die produzierten Korkzellen nur ein dünnes Häutchen bilden, zumal die äußeren Schichten derselben allmählich abgeschilfert werden. Nur bei wenigen Pflanzen ist das Phellogen intensiver tätig und es kommt zur Bildung massiger Korkkrusten; ein bekanntes Beispiel hierfür sind die Korkeichen (Quercus Suber u. a.), welche den Flaschenkork liefern.

Mit relativ seltenen Ausnahmen, die wir erst im Kapitel 14 bei der Borkenbildung besprechen werden, entsteht das Phellogen und folglich auch der Kork hart an der Oberfläche der Organe, nämlich entweder in der Epidermis selbst (Fig. 35), oder häufiger in der subepidermalen Zellschicht. In beiden Fällen liegt die Epidermis (im ersteren Fall genau genommen die äußere

Hälfte der Epidermiszellen) außen der Korkhaut auf; sie stirbt aber alsbald ab, da der undurchlässige Kork ihr die Zufuhr des Wassers abschneidet, und wird früher oder später abgestoßen, so daß nun der Kork die Oberfläche des Organs einnimmt. — In welcher Zellschicht das Phellogen entstanden ist, läßt sich auch noch nachträglich aus der Stellung der Epidermiszellen zu den Korkzellen ersehen; liegen beide auf gleichen Radien (Fig. 35 B), so zeigt das ihre gemeinsame Abkunft an; wechseln aber beide miteinander ab (Fig. 37), so stammt das Korkgewebe von der subepidermalen Zellschicht ab.

Die jungen Korkzellen wachsen nur in radialer Richtung, während sie in den übrigen Richtungen die Dimensionen der erzeugenden Phellogenzelle beibehalten; infolgedessen sind die Korkzellen in regelmäßigen radialen Reihen angeordnet, deren jede von einer Phellogenzelle abstammt, und diese regelmäßige Anordnung bildet ein sehr charakteristisches Merkmal des Korkes. Auch in radialer Richtung ist übrigens das Wachstum der jungen Korkzellen oft ein sehr geringes oder selbst gleich Null, alsdann haben die Korkzellen auch im ausgewachsenen Zustand die gleiche, abgeflacht tafelförmige Gestalt, wie die Zellen des Phellogens (Fig. 37); doch kann die radiale Streckung auch erheblicher sein, bis so stark, daß die Querschnittsform der Korkzellen ungefähr quadratisch wird, wie im Flaschenkork und ähnlichen Fällen (Fig. 36).

Gleich den Zellen der Epidermis sind auch die des Korkes miteinander lückenlos verbunden (abgesehen von den Lenticellen, s. unten); das Fehlen von Interzellularen, insbesondere von radial den Kork durchquerenden Interzellularen, ist für die Funktion des Korkes als Hautgewebe von wesentlicher Bedeutung. — Hingegen ist der Kork im Gegensatz zur Epidermis ein totes Gewebe; seine Zellen sterben nach Erreichung ihrer endgültigen Ausbildung ab und enthalten im ausgewachsenen Zustande Luft oder daneben noch körnige Inhaltsreste von gerbstoffartiger oder harzartiger Natur (die bekannte weiße Farbe des Birkenkorkes rührt von Körnchen einer harzartigen Substanz, des Betulins, in den Zellen her). Seltener sind die Zellen von einer homogenen braunen Masse ausgefüllt.

Die Verdickung der Membran variiert bei den Korkzellen sehr, je nach der Species; von ziemlich dünnen Membranen (Fig. 35 bis 37) bis zu ringsum sehr stark verdickten (Steinkork) finden sich alle Uebergänge. Die Verdickung kann auch einseitig sein, indem entweder nur die äußere oder nur die innere Wand jeder Zelle stärker verdickt ist; in ersterem Fall erinnern die Korkzellen ganz an Epidermiszellen. Es kommt endlich auch vor, daß je mehrere Schichten von dünnwandigem Kork und von Steinkork miteinander regelmäßig abwechseln (Fig. 38).

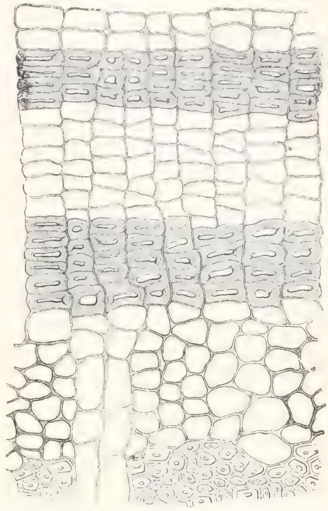


Fig. 38. Geschichteter Kork von Liriodendron tulipifera. Im Querschnitt. 300/1. k dünnwandiger Kork, st Steinkork; w Weichbast. Nach Möller.

Sehr charakteristisch ist der Bau der Korkzellmembran. Dieselbe ist stark verkorkt, aber die Verkorkung erstreckt sich nicht auf die ganze Dicke der Membran, sondern beschränkt sich auf eine gewisse Schicht derselben, die Suberinlamelle, welche ganz aus Suberin besteht. Zum Unterschied von der Kutikula der Epidermiszellen ist die Suberinlamelle der Korkzellen rings um die ganze Zelle herum ausgebildet (Fig. 39). Innen

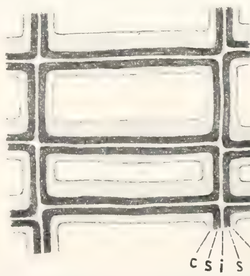


Fig. 39. Schema der Membranstruktur der Korkzellen. i Mittellamelle, s Suberinlamelle, c Zelluloseschicht.

(nach dem Zellumen hin) ist die Suberinlamelle von einer Zelluloseschicht bedeckt, welche auch verholzt sein kann; die Suberinlamellen je zweier benachbarter Korkzellen sind voneinander durch eine Mittellamelle getrennt, welche die Grenze der Zellen bildet. Die zweien Korkzellen gemeinsame Wand besteht demnach aus fünf Schichten; in dünnwandigem Kork kann sie aber auch nur dreischichtig sein, indem entweder die Zelluloseschicht fehlt, oder auch die Mittellamelle verkorkt und mit den Suberinlamellen zu einer Schicht zusammenfließt; nur die Suberinlamelle ist in echten Korkzellen stets vorhanden.[1])

Da der Kork mindestens aus mehreren Zellschichten besteht, deren Membran ringsum verkorkt ist, so ist er noch viel schwerer durchlässig als die Epidermis auch bei extremster Ausbildung; der Ersatz der Epidermis durch Kork bedeutet daher eine bedeutende Einschränkung der Transpiration. Wie wirksam in dieser Hinsicht selbst ein zartes, aus nur wenigen Zellschichten bestehendes Korkhäutchen ist, zeigen Versuche an Kartoffelknollen, welche nach Entfernung der Korkhaut durch Schälung 64-mal mehr Wasser pro Gewichtseinheit verdunsten, als im ungeschälten Zustande. Dieser verstärkte Schutz gegen Wasserverlust ist namentlich für die überwinternden Zweige der Holzgewächse von großer Bedeutung, da die Verdunstung, wenn auch in vermindertem Grade, auch bei Temperaturen unter 0° fortdauert, während die Wasseraufnahme durch die Wurzeln bei diesen Temperaturen völlig sistiert ist.

Dank dem Luftgehalt seiner Zellen ist der Kork ein sehr schlechter Wärmeleiter; er schützt daher die Organe vor starken Temperaturschwankungen in weit höherem Grade, als dies die Epidermis zu tun vermag. Auch in dieser Hinsicht ist der Kork speziell für überwinternde Organe ein der Epidermis überlegenes Hautgewebe.

Andererseits hat aber der Luftgehalt der Zellen zur Folge, daß der Kork schon in dünner Schicht fast völlig undurchsichtig ist. Daher erscheinen die Zweige der Holzgewächse, sobald sie sich mit einem noch so dünnen Korkhäutchen bekleidet haben, grau oder braun, ohne Spur von Grün, trotzdem ihre Rinde grün ist (was zutage tritt, wenn man das Korkhäutchen abschält). Ebenso schließt natürlich die Korkschicht auch den Zutritt des Lichtes zu den unter ihr liegenden Geweben fast vollkommen aus. Da nun die Kohlensäurezersetzung in den Chloroplasten an eine hinreichende Lichtintensität gebunden ist, so kann dieser Prozeß unter einer Korkschicht nicht oder doch nur in minimalem Maße vor sich gehen; es erscheint daher verständlich, daß die Spreiten der Laubblätter, deren Hauptfunktion eben die Kohlensäureassimilation ist, nie Kork ausbilden, selbst wenn sie mehrjährig sind.

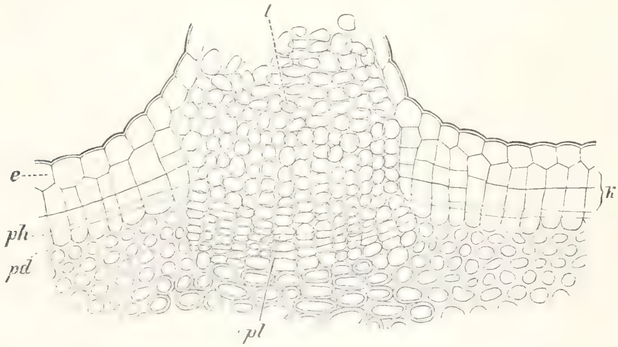


Fig. 40. Querschnitt durch eine Lenticelle und das angrenzende Periderm des Hollunders (Sambucus nigra). 90/1. pl das poröse Meristem, l die Füllzellen der Lenticelle; k Kork, ph Phellogen, pd Phelloderm, e Epidermis. Nach Stahl.

V. Lenticellen. Auch im Kork finden sich fast stets Pneumathoden, welche den Spaltöffnungen in der Epidermis analog, aber ganz verschieden gebaut sind. Es sind das die Lenticellen oder Rindenporen (Fig. 40), d. i. verdickte, poröse Partien

[1]) Bei gewissen Pflanzen mit massigem Kork fehlt die Suberinlamelle in einem Teil der Zellschichten; solche Zellen, welche im übrigen ganz ebenso wie die echten Korkzellen ausgebildet sind, werden von diesen als Phelloid unterschieden. Es pflegen je mehrere Schichten von Phelloidzellen mit mehreren Schichten echter Korkzellen abzuwechseln.

des Periderms, welche an den Zweigen der Holzgewächse meist schon makroskopisch als erhabene Warzen hervortreten. Das Phellogen in diesen Partien ist von radial verlaufenden Interzellularen durchsetzt, und das von ihm nach außen abgeschiedene Gewebe, welches hier besonders reichlich produziert wird, stimmt zwar mit dem Kork meist darin überein, daß es ebenfalls verkorkt, abgestorben und lufthaltig ist, aber seine Zellen, die sogenannten Füllzellen (Füllgewebe) der Lenticelle, sind gerundet und lassen reichlich Interzellularen zwischeneinander übrig. Bei den meisten Pflanzen sind die Füllzellen so lose miteinander verbunden, daß sie eine lockere, pulverartige Masse darstellen. In solchen Fällen werden von Zeit zu Zeit Lamellen von dichterem, nur von engen radialen Interzellularen durchsetztem Gewebe gebildet, welche das Füllgewebe zusammenhalten und der Lenticelle eine geschichtete Struktur verleihen; diese festen Häutchen werden sukzessive durch den Druck der neugebildeten Füllzellen gesprengt. — In dicken Korkkrusten, z. B. im Flaschenkork, erscheinen die Lenticellen makroskopisch als enge, von lockerem Pulver erfüllte Kanäle oder Poren, welche die Kruste in ihrer ganzen Dicke radial durchsetzen. Verkorkt man eine leicht flüchtige Flüssigkeit in einem Fläschchen mit einem Korkstöpsel, der so geschnitten ist, daß die Poren längs verlaufen, so wird man sich bald von ihrer Durchlässigkeit für Dämpfe überzeugen können.

Die Lenticellen sind zwar meist viel weniger zahlreich als die Spaltöffnungen, indem ihrer nur einige pro Quadratzentimeter vorhanden sind; da sie aber auch viel größer sind als jene und zahlreiche Luftkanäle enthalten, so lassen sie den Gasaustausch und die Transpiration in hinreichendem Maße zu.

Wo das Periderm in oder direkt unter der Epidermis entsteht, da stehen die Lenticellen in einem gewissen Zusammenhang mit den Spaltöffnungen, indem sie sich nur unter diesen bilden. Die an die Atemhöhlen grenzenden Parenchymzellen wachsen und teilen sich, es bildet sich unter der Atemhöhle eine uhrglasförmige Schicht porösen Lenticellenphellogens aus, welche reichlich Füllzellen zu produzieren beginnt, und durch den Druck dieser wird bald die Epidermis über der jungen Lenticelle gesprengt. Erst nachdem die Lenticellen angelegt sind, setzt die Phellogen- und Korkbildung, von ihnen aus beginnend, auch unter der übrigen Oberfläche des Organs ein. — Wenn hingegen die Peridermbildung in tiefer gelegenen Gewebeschichten erfolgt, so entstehen die Lenticellen ohne Beziehung zu Spaltöffnungen, indem einfach das Phellogen an gewissen Stellen von vornherein mit radialen Interzellularen versehen ist und hier anstatt des gewöhnlichen Korkgewebes gerundete Füllzellen produziert.

Literatur. ***H. Mohl***, *Ueber die Cuticula der Gewächse. Vermischte Schriften, 1845.* — ***E. Pfitzer***, *Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Botanik, VII, VIII, 1869 bis 1870.* — ***A. de Bary***, *Ueber die Wachsüberzüge der Epidermis. Botan. Zeitung, 1871.* — ***A. Weiss***, *Die Pflanzenhaare. Karsten's Botan. Untersuchungen, 1867.* — ***E. Strasburger***, *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Spaltöffnungen. Jahrb. f. wissensch. Botanik, V, 1866.* — ***S. Schwendener***, *Ueber Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsberichte der Berliner Akademie, 1881.* — ***O. Porsch***, *Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie, 1905.* — ***C. Sanio***, *Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung des Korkes. Jahrb. f. wissensch. Botanik, II, 1860.* — ***F. Höhnel***, *Ueber Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzungsber. d. Wiener Akad., 1877.* — ***E. Stahl***, *Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen. Botan. Zeitung, 1873.*

5. Die Leitgewebe.

I. Allgemeines. II. Gefäße. III. Siebröhren. IV. Die Leitstränge.

I. Allgemeines. Mit der Lebenstätigkeit der Pflanzen ist eine beständige Stoffwanderung verbunden. Einerseits wird das durch die Wurzeln absorbierte Wasser nebst den darin gelösten Mineralsalzen in die Laubblätter befördert, welche es in großen Mengen verdunsten, und außerdem in alle wachsenden Partien, wo vor allem die Bildung des Zellsaftes der wachsenden Zellen viel Wasser beansprucht. Andererseits werden die in den Laubblättern produzierten organischen Substanzen an oft weit entlegenen Orten beim Zellwachstum verbraucht oder zeitweilig gespeichert. Von diesen sogenannten plastischen Stoffen kommen in erster Linie zwei Kategorien in Betracht: die stickstoffhaltigen Stoffe (Eiweißstoffe und ihre Zerfallsprodukte) und die löslichen Kohlehydrate (Zuckerarten, besonders Glykose).

Sowohl das Wasser wie die plastischen Substanzen (soweit sie löslich und diosmierfähig sind) können sich nun freilich in allen lebenden Geweben fortbewegen, indem sie durch Diosmose aus einer Zelle in die benachbarte übergehen. In den meisten Geweben wird aber der Stofftransport durch die sehr häufig zu passierenden Zellmembranen und die sie auskleidenden Plasmaschläuche dermaßen behindert, daß er außerordentlich langsam vor sich geht und daher praktisch nur für ganz geringe Entfernungen in Betracht kommen kann. Der Massentransport auf größere Entfernungen vollzieht sich hingegen in besonderen Leitgeweben,

deren Bau deutlich dieser Funktion angepaßt ist. Die Anpassung an den Stofftransport äußert sich in folgenden Merkmalen, welche allen Leitgeweben gemeinsam sind:

1. Die Zellen sind mehr oder weniger (oft sehr erheblich) gestreckt, und zwar in derjenigen Richtung, in welcher der Stofftransport stattfindet, das ist meist in der Längsrichtung der Organe; die wandernden Stoffe haben daher verhältnismäßig selten Zellmembranen zu passieren.

2. Interzellularen fehlen (oder sind doch äußerst eng); das Schema Figur 41 illustriert,

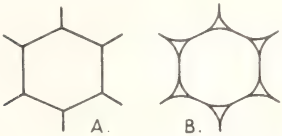


Fig. 41. Schema. A: eine Zelle mit Teilen der Nachbarzellen, ohne Interzellularen. B: infolge der Bildung von Interzellularen in den Ecken ist die Berührungsfläche der Zelle mit ihren Nachbarzellen auf die Hälfte verkleinert.

welch bedeutenden Einfluß das auf die Größe der Berührungsfläche der Zellen hat, der die Schnelligkeit des Stoffaustausches offenbar proportional sein muß.

3. Die Membran ist entweder durchweg zart und unverholzt, also relativ leicht permeabel, oder falls dies nicht zutrifft, so enthalten wenigstens diejenigen Wände, welche der Stoffstrom zu passieren hat, reichlich leicht permeable Tüpfel oder gar offene Poren.

Dank diesen Eigenschaften der Leitgewebe sind die Hindernisse, welche die wandernden Stoffe zu überwinden haben, hier bedeutend geringer als in anderen Geweben. Dazu kommt noch als wesentliches Moment, daß

4. die Leitgewebe nie disjunkte Zellgruppen bilden, sondern zu einem zusammenhängenden System verbunden sind, welches den gesamten Pflanzenkörper durchzieht und ununterbrochene Bahnen für die wandernden Stoffe darstellt.

Wir haben zwei hochdifferenzierte Kategorien von Leitgeweben zu unterscheiden, welche zum Transport bestimmter Stoffe dienen und außer den obigen allgemeinen Eigenschaften noch weitere, sehr charakteristische Anpassungen an ihre spezielle Funktion aufweisen. Das sind a) die Gefäße, das Leitgewebe für Wasser nebst den darin gelösten Mineralsalzen, b) die Siebröhren, welche, soviel wir wissen, dem Transport der kolloidalen, nicht diosmierfähigen Eiweißstoffe dienen. Außer diesen gibt es endlich noch c) undifferenzierte Leitgewebe, welche, abgesehen von den allgemeinen Eigenschaften der Leitgewebe überhaupt, keine weiteren, besonderen Anpassungsmerkmale haben und oft ohne scharfe Grenze in das Grundgewebe übergehen. Wir werden dieselben in ihrer Gesamtheit kurz als Leitzellen bezeichnen. Ueber sie läßt sich kaum mehr Allgemeines sagen, als daß sie stets zusammen mit einem der anderen Leitgewebe vorkommen, lebend sind und meist gestreckt-parenchymatische, seltener prosenchymatische Form haben. Sie dienen, soweit bekannt, der Leitung der löslichen und relativ leicht diosmierenden plastischen Stoffe, vor allem der Glykose.

II. Die Gefäße. Die Gefäße[1]) bestehen aus röhrenförmigen, im erwachsenen Zustande toten Zellen, deren Inhalt je nach den Umständen Wasser allein oder Wasser mit verdünnter Luft abwechselnd ist. Der allen Leitgeweben gemeinsame Mangel der Interzellularen hat für die Gefäße als Wasserleitungsbahnen noch eine besondere Bedeutung; erstens kann das Wasser nicht unterwegs verdunsten, zweitens kann Luft nur äußerst langsam (durch Diffusion in gelöstem Zustand) in die Lumina der Gefäße eindringen, so daß die in ihnen unter Umständen herrschende starke Luftverdünnung (welche bei dem Aufsteigen des Wasserstroms sicher eine wesentliche Rolle spielt) lange erhalten bleiben kann.

Die Membran ist verdickt und verholzt, doch ist bei typischen Gefäßen ihre Verdickung stets mäßig, so daß das Lumen, welches die Wasserbahn darstellt, nicht zu sehr verengt ist. Auch erstreckt sich die Verdickung und Verholzung nie auf die gesamte Membranfläche; vielmehr wechseln in den Wänden aller Gefäße verdickte und verholzte mit dünnen und unverholzten Partien ab. Die Anordnung und Form beider ist sehr charakteristisch, aber im einzelnen sehr verschieden, besonders an den Längswänden, und hiernach unterscheidet man vier Unterarten von Gefäßen: Tüpfel-, Netz-, Spiral- und Ringgefäße, welche bei typischer Ausbildung recht verschieden aussehen. Wir werden weiter sehen, daß trotzdem ein gemeinsames Bauprinzip in der Membranstruktur aller Gefäße herrscht.

Bei den Tüpfelgefäßen ist die Membran, soweit sie an Gefäße oder Leitzellen grenzt, mit behöften Tüpfeln versehen, welche fast ausschließlich dieser Gewebeart zukommen. Die Tüpfel überhaupt haben wir in Kapitel 2 (S. 1151/2) besprochen. Von den dort beschriebenen, allgemein verbreiteten einfachen Tüpfeln (Fig. 42 A) unterscheiden sich die behöften Tüpfel oder Hoftüpfel (Fig. 42 B) dadurch, daß

[1]) Ueber den Sinn, in dem wir diesen Ausdruck gebrauchen, s. die Anmerkung auf S. 1181.

sie sich innerhalb der Membran mehr oder weniger erheblich nach außen erweitern; ein Hoftüpfel hat im Durchschnitt etwa die Form eines Trichters, bestehend aus dem breiteren

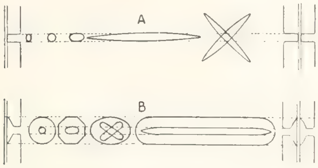


Fig. 42. Schema: A der einfachen Tüpfel, B der Hoftüpfel. Links einseitige, rechts zweiseitige Tüpfel im Durchschnitt, in der Mitte verschiedene Formen solcher Tüpfel in der Aufsicht.

Hofraum und der engeren Mündung (Tüpfelkanal), durch welche der Hofraum mit dem Lumen des Gefäßes in Verbindung steht. Hoftüpfel entstehen, indem bei der Membranverdickung begrenzte Partien der Primärmembran — die späteren Schließhäute der Hoftüpfel — unverdickt bleiben, aber von der wachsenden Verdickungsmasse allmählich überwölbt werden; nur in der Mitte der Wölbung bleibt eine Oeffnung erhalten, d. i. die Tüpfelmündung. Wo ein Tüpfelgefäß an eine Leitzelle grenzt, bilden sich einseitige Hoftüpfel (Fig. 42 B, linke Wand), indem die Ueberwölbung nur auf der Gefäßseite stattfindet; auf der Leitzellenseite bleibt die Primärmembran entweder unverdickt und glatt, oder, falls auch die Membran der Leitzelle sich verdickt, so entspricht hier dem Hoftüpfel ein flacher einfacher Tüpfel von dem Durchmesser der Schließhaut. Wo hingegen zwei Tüpfelgefäße aneinander grenzen, da korrespondieren die beiderseitigen Hoftüpfel paarweise und die gemeinsame Wand enthält zweiseitige Hoftüpfel (Fig. 42 B, rechte Wand); diese bilden einen linsenförmigen Hohlraum in der Membran, welcher durch die Schließhaut in zwei (ursprünglich) symmetrische Hälften geteilt ist und durch symmetrisch gelegene Oeffnungen in die Lumina der beiden Gefäßzellen mündet.

In der Aufsicht erscheint der Hoftüpfel nicht als ein Kontur, wie der einfache Tüpfel, sondern in der Form zweier ungefähr konzentrischer Konturen (Fig. 42 B, in der Mitte); der innere ist der Umriß der Tüpfelmündung, der äußere der Umriß des Tüpfelhofes. Im einzelnen kann die Form der Hoftüpfel in der Aufsicht, wie auch ihre Anordnung, verschieden sein. Bei den großen, nur eine Längsreihe in jeder Radialwand bildenden Hoftüpfeln der Koniferen sind die Konturen des Hofes wie der Mündung ungefähr kreisförmig (Fig. 43 A). Bei den meisten übrigen Pflanzen sind die Hoftüpfel viel kleiner, aber sehr zahlreich und dicht gestellt; sie pflegen auf jeder Wand mehrere Längsreihen zu bilden, wobei meist eine mehr

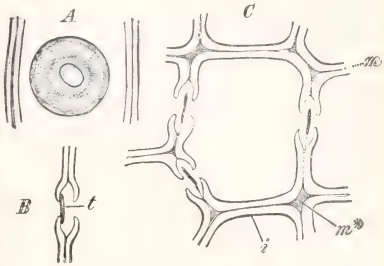
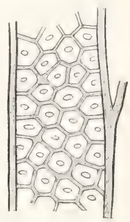


Fig. 43. Aus dem Holz der Kiefer (Pinus silvestris). 540/1. A Stück eines Gefäßes (Tracheide) im Radialschnitt, mit einem Hoftüpfel in Aufsicht. B ein Hoftüpfel im Durchschnitt, mit angepreßtem Torus t. C Querschnitt eines Gefäßes mit 3 Hoftüpfeln; m die Mittellamelle. Nach Strasburger.

oder weniger regelmäßige spiralige Anordnung erkennbar ist (Fig. 47 I, S. 1181). Der Umriß ihres Hofes ist meist elliptisch, die Mündung ebenfalls elliptisch oder spaltenförmig. Bei sehr dichter Lagerung können die Hoftüpfel auch polygonal sein; die Höfe sind alsdann voneinander nur durch ein zartes Gitterwerk verdickter Membranpartien getrennt (Fig. 44). — Bei manchen Pflanzen

Fig. 44. Stück eines Gefäßes aus dem Holz von Rhamnus frangula. Im Längsschnitt. 575/1. Die in der Ebene des Papiers liegende (hintere) Wand ist dicht mit kleinen Hoftüpfeln mit polygonalem Hofumriß bedeckt. Die Seitenwände grenzen rechts und links an Holzfasern und sind ungetüpfelt.



enthält jede Längswand der Tüpfelgefäße nur eine dichte Reihe von Hoftüpfeln, deren Hof die Form einer schmalen, quergestreckten, fast die ganze Breite der Längswand einnehmenden Ellipse hat, mit ebenfalls quergerichteter, spaltenförmiger Mündung; diese charakteristische Abart der Tüpfelgefäße wird Leiter- oder Treppengefäße genannt (Fig. 47 II, S. 1181).

Bei den zweiseitigen Hoftüpfeln der Koniferen, welche dank ihrer relativ bedeutenden Größe am genauesten untersucht sind, ist ein ziemlich komplizierter Bau der Schließhaut festgestellt worden (Fig. 43). Nur der Rand derselben

ist dünn, während ihre mittlere Partie scheibenförmig verdickt ist; der Durchmesser dieser Scheibe, des sogenannten Torus, übertrifft etwas denjenigen der Tüpfelmündungen. In der Aufsicht ist der Kontur des Torus als ein dritter Kreis zwischen den Umrissen des Hofes und der Mündung des Tüpfels erkennbar. An medianen Durchschnitten durch die Hoftüpfel zeigt sich nun, daß die Schließhaut meist einseitig verlagert und der einen Hofwölbung angepreßt ist, wobei der Torus die eine Tüpfelmündung verschließt; die Ursache dieser Verlagerung ist wahrscheinlich in Differenzen der Luftverdünnung in den beiden Nachbargefäßen zu suchen. Man nimmt daraufhin an, daß die zweiseitigen Hoftüpfel kleine Klappenventile sind, welche die Kommunikation zwischen benachbarten Gefäßen je nach den lokalen Druckverhältnissen regulieren und wohl von Wichtigkeit für den Mechanismus der Wasserbewegung sind; da wir aber über diesen Mechanismus noch sehr wenig wissen, so läßt sich zurzeit nicht sagen, worin die Bedeutung dieser Klappenventile eigentlich bestehen mag. — Ob auch bei anderen Pflanzen die Schließhaut der zweiseitigen Hoftüpfel immer einen solchen Bau aufweist, ist nicht sicher; bei ihrer Kleinheit ist es hier meist schwer, die Schließhaut überhaupt deutlich zu sehen, obwohl ihre durchgängige Anwesenheit nicht zweifelhaft ist.

In den einseitigen Hoftüpfeln ist die Schließhaut stets in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmäßig dünn. Durch den einseitigen Druck, dem sie unterliegt (da die lebende Leitzelle turgesziert, die tote Gefäßzelle aber nicht), ist die Schließhaut hier meist nach dem Gefäß hin vorgewölbt und der Tüpfelwölbung angepreßt. — Auch sonst können die einseitigen Hoftüpfel in Einzelheiten der Ausbildung von den zweiseitigen Hoftüpfeln des nämlichen Gefäßes abweichen. Namentlich ist bei ersteren die Hofwölbung schwächer ausgebildet, die Tüpfelmündung also breiter. Besonders groß ist der Unterschied bei den Koniferen; im Holz derselben finden sich zwischen den längsverlaufenden Tüpfelgefäßen und den quergestreckten lebenden Markstrahlzellen große einseitige Hoftüpfel mit sehr schwach ausgebildeter Hofwölbung, welche bei der Gattung Pinus (Kiefer) fast die ganze Berührungsfläche beider Zellen einnehmen (Fig. 164, 165, S. 1266); ihr Hof ist in der Aufsicht gerundet rechteckig, die Mündung breit rhombisch, — sie haben also mit den kreisförmigen zweiseitigen Hoftüpfeln, welche sich in den Berührungsflächen der Tüpfelgefäße untereinander finden, scheinbar gar keine Aehnlichkeit.

Diese Differenzen in Einzelheiten des Baues entsprechen sicherlich einer etwas verschiedenen Funktion der beiden Arten von Hoftüpfeln. Daß die Funktion beider nicht ganz identisch sein kann, folgt schon daraus, daß die einen den Wasseraustausch zwischen benachbarten Gefäßen, die anderen zwischen Gefäßen und lebenden Leitzellen zu vermitteln haben, welch letztere wahrscheinlich eine wesentliche Hilfsrolle bei der Wasserbewegung spielen; doch ist auch über diese vermutlichen funktionellen Differenzen zurzeit nichts Näheres bekannt.

Bei den Netz-, Spiral- und Ringgefäßen (Fig. 45) tritt die Membranverdickung in Form von schmalen Leisten auf, welche ursprünglich fast stets sehr dicht angeordnet sind. In den Netzgefäßen sind diese Leisten zu einem Netzwerk mit schmalen quergestreckten Maschen verbunden. In den Spiralgefäßen haben die Leisten die Form von Spiralen, und zwar ist entweder nur eine Spiralleiste vorhanden, oder zwei bis mehrere parallel verlaufende; die Zahl der-

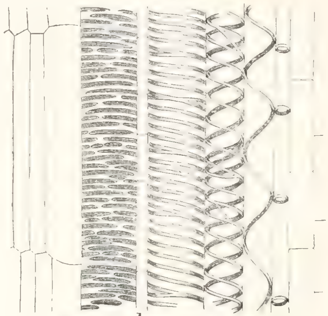


Fig. 45. Radialschnitt durch den Stengel von Oenothera odorata. r Ringgefäß, s älteres Spiralgefäß mit 1 Spirale, s_1 Spiralgefäß mit 2 Spiralen, s_2 dto mit mehreren Spiralen, n Netzgefäß (die Netzleisten hell, die Tüpfel dunkel dargestellt), g junge Gefäßanlage, c Kambium, p, h Xylemparenchym. Nach Haberlandt.

selben kann infolge Gabelung der Spiralleisten in der nämlichen Gefäßzelle lokal verschieden sein. Benachbarte Spiralumgänge können durch Anastomosen verbunden sein, und wenn dies häufig stattfindet, so kommen Uebergangsformen zwischen Spiral- und Netzgefäßen zustande. In den Ringgefäßen endlich bilden die Verdickungsleisten geschlossene, quer zur Längsachse der Gefäßzelle orientierte Ringe. Auch zwischen Ring- und Spiralgefäßen gibt es Uebergänge, indem die Ringleisten hier und da durch einen Spiralumgang verbunden sein können, und es finden sich auch Gefäßzellen, deren Membran in gewisser Strecke ringförmig und weiterhin spiralig verdickt ist.

Untersuchen wir die Querschnittsform der Verdickungsleisten, welche wir an medianen Längsschnitten durch Ring-, Spiral- und Netzgefäße zu Gesicht bekommen (Fig. 46), so zeigt sich, daß die Leisten nicht in ihrer ganzen Dicke gleichmäßige Breite haben, sondern sich nach außen (vom Zentrum des Gefäßes aus gerechnet) stark und mehr oder weniger plötzlich verschmälern, so daß jede Leiste nur mit einem mehr oder weniger schmalen Fuß der Primärmembran

aufsitzt.[1]) Betrachten wir die Querschnittsform des zwei genäherte Leisten voneinander trennenden Zwischenraums, so ist derselbe innen, zwischen den breiten Leistenköpfen,

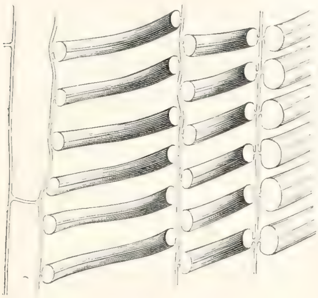


Fig. 46. Medianer Längsschnitt durch Spiralgefäße im Stengel des Kürbis (Cucurbita Pepo). 560/1.

nur schmal, nach außen aber, wo die Leisten sich verschmälern, verbreitert er sich beträchtlich. Mit anderen Worten, ein solcher Zwischenraum ist nichts anderes als ein einseitiger Hoftüpfel, mit breitem Hof, enger Mündung in das Gefäßlumen und zarter Schließhaut. Ein Längsschnitt durch die Wand eines Gefäßes mit dicht gestellten Verdickungsleisten kann dem Längsschnitt durch die Membran eines Tüpfelgefäßes mit dicht angeordneten Hoftüpfeln vollkommen gleichen, und wenn beide doch gewisse Differenzen aufweisen (was freilich oft der Fall ist), so sind diese nicht wesentlicher, sondern sekundärer Natur. Am meisten unterscheiden sich die Hoftüpfel der Ring- und Spiralgefäße von denen der Tüpfelgefäße durch ihre Form in der Aufsicht: ihr Hof sowohl wie ihre Mündung sind nicht ringsum geschlossene Räume, sondern laufen ring- resp. spiralförmig um das ganze Gefäß herum. Die Netzgefäße stehen den Tüpfelgefäßen, namentlich der als Treppengefäße bezeichneten Abart, noch viel näher und bilden einen Uebergang zwischen ihnen und den Spiral- und Ringgefäßen.

Die Hoftüpfelstruktur der Membran ist nicht nur das wichtigste anatomische Merkmal der Gefäße, welches alle Abarten derselben unter einen Hut bringt und um so charakteristischer ist, als sie bei anderen Geweben so gut wie nie vorkommt; sie bildet zugleich auch eine wichtige Anpassung an die Funktion der Gefäße, und stellt sozusagen ein gelungenes Kompromiß zwischen zwei widersprechenden Anforderungen dar, denen die Membran toter wasserleitender Elemente genügen muß. Einerseits muß die Membran fest und steif genug sein, um durch den Druck der angrenzenden turgeszierenden Zellen, dem die toten Gefäßzellen keinen aktiven Gegendruck entgegensetzen können, nicht eingedrückt zu werden, was die Eignung des Lumens zum Wassertransport beeinträchtigen oder vernichten würde; die erforderliche Aussteifung der Membran kann nur durch hinreichende Verdickung und Verholzung erreicht werden. Andererseits darf die Membran dem Eintritt des Wassers aus den angrenzenden Gefäßen und Leitzellen keinen großen Widerstand bieten, sie muß also unverholzt und möglichst dünn sein. Wir sehen nun in den Längswänden aller Gefäßarten verdickte und verholzte Partien, welche die Membran gegen den seitlichen Druck festigen, mit dünnen unverholzten Membranstellen — den Tüpfelschließhäuten — abwechseln; und die Form beider ist eine solche, daß bei dichter Stellung der Tüpfel die Primärmembran fast in ihrer ganzen Fläche dünn und unverholzt ist, trotzdem aber auch die verholzte Verdickungsschicht fast die ganze Fläche der Membran bedeckt und nur von schmalen Oeffnungen unterbrochen ist, welche dem Wasser zu den permeablen Tüpfelschließhäuten Zutritt gewähren. Ein scheinbar unlösbares Problem ist hier in geradezu glänzender Weise gelöst.

Bezüglich der Festigung kann man alle Gefäße in dehnbare und nicht dehnbare Gefäße einteilen. Die letzteren umfassen die Tüpfel- und Netzgefäße, bei denen die verdickten Membranpartien in der Längsrichtung zusammenhängen; diese Gefäße sind daher nicht nur gegen seitliche Kompression, sondern auch gegen longitudinale Dehnung gefestigt. Bei den Spiral- und Ringgefäßen hingegen, deren Verdickungsleisten longitudinal nicht verbunden sind, steht einer Längsdehnung nichts im Wege. Die nicht dehnbaren Gefäße sind also mechanisch vollkommener gebaut; dafür ist aber ihr Vorkommen auf die nicht mehr in die Länge wachsenden Partien der Organe beschränkt, denn da ihre Membranstruktur eine Längsdehnung unmöglich macht, so würde ihre Gegenwart das Längenwachstum auch der übrigen Gewebe verhindern. In wachsenden Zonen können also nur dehnbare Gefäße Verwendung finden, und in der Tat werden in jungen Pflanzenteilen nur Ring- oder Spiralgefäße (meist beide) ausgebildet.

Ihre Verdickungsleisten sind, wie schon erwähnt, ursprünglich sehr dicht gelagert; in dem

[1]) Aus diesem Grunde lösen sich die Verdickungsleisten bei der Anfertigung von Schnitten leicht von der Primärmembran ab, und wir finden in den Präparaten namentlich die lockenförmigen Spiralleisten oft auf langen Strecken aus den Spiralgefäßen herausgerissen.

Maße aber wie ihre Primärmembran durch das Wachstum der angrenzenden lebenden Zellen passiv gedehnt wird, rücken die Ringleisten und die Windungen der Spiralleisten auseinander. Hierdurch wird freilich die Festigung der Gefäße gegen radialen Druck allmählich vermindert, ihr Lumen wird zwischen den Verdickungsleisten seitens der lebenden Nachbarzellen mehr und mehr zusammengepreßt, bis die Gefäße zur Wasserleitung untauglich werden. Bevor es aber soweit kommt, sind bereits neue Ring- oder Spiralgefäße mit dicht gelagerten Verdickungsleisten ausgebildet worden, welche ihre Vorgänger in der Wasserleitung ersetzen; diese werden ihrerseits gedehnt (obwohl schon in geringerem Grade) und durch neue ersetzt, und so geht es fort, solange der betreffende Organteil in die Länge wächst. Erst wenn das Längenwachstum erloschen ist, pflegen nichtdehnbare Gefäße aufzutreten. In geeigneten Schnitten durch eine bereits ausgewachsene Partie finden wir daher stets mehrere oder viele Gefäße nebeneinander, unter denen Ring- oder Spiralgefäße nie fehlen; dieselben sind von verschiedenem Alter und in verschiedenem Grade gedehnt, was auch noch im erwachsenen Zustande an der ungleichen Entfernung ihrer Verdickungsleisten zu erkennen ist (Fig. 45, S. 1178). In stark in die Länge wachsenden Organen sind die ältesten Ring- und Spiralgefäße dermaßen gedehnt, daß ihre Ringe weit auseinanderliegen (dabei oft schräg bis aufrecht stehen) und die Spiralen sehr steil verlaufen, manchmal fast ganz geradegestreckt sind. Solche Gefäße sind längst außer Funktion gesetzt; ihre Dehnung kann sogar soweit gegangen sein, daß die Primärmembran und eventuell auch die Spiralleiste zerrissen ist und von dem Gefäß nichts als ein paar isolierte Ringe oder Spiralfetzen übrig ist. Die jüngeren Ring- und Spiralgefäße sind schon weniger, die jüngsten nur unbedeutend oder gar nicht gedehnt, ihre Verdickungsleisten also noch mehr oder weniger dicht gelagert. Die jüngeren oder jüngsten Spiralgefäße haben oft mehrere Spiralleisten. Am jüngsten sind die Netz- und (oder) Tüpfelgefäße, welche nur selten gar nicht gebildet werden.

Aus dem beschriebenen Verhalten erklärt sich u. a. die Tatsache, daß die verschiedenartigen Gefäßzellen in demselben Pflanzenteil sehr ungleich lang sind. Zwar sind bei allen Abarten der Gefäße die Zellen (mit seltenen Ausnahmen) stark längsgestreckt und können eine relativ große Länge erreichen (bis über 1 mm, in einzelnen Fällen noch mehr); da aber diejenigen der nicht dehnbaren Gefäße dauernd die Länge behalten, welche sie bei ihrer Ausbildung hatten, während die Zellen der dehnbaren Gefäße meist noch eine gewisse bis sehr bedeutende nachträgliche Längsdehnung erfahren, so versteht es sich, daß letztere caeteris paribus länger werden, und zwar um so länger, je früher sie entstanden sind.

Bezüglich des Querdurchmessers der verschiedenen Gefäße in dem gleichen Objekt trifft im allgemeinen das umgekehrte Verhältnis zu. Die Ring- und Spiralgefäße pflegen durchschnittlich enger zu sein als die Netz- und Tüpfelgefäße, und zwar um so enger, je früher sie ausgebildet worden sind. Der Durchmesser der weitesten Netz- oder Tüpfelgefäße kann denjenigen der ältesten Ring- oder Spiralgefäße in dem nämlichen Querschnitt um das Hundertfache übertreffen. Die ersteren erreichen bei gewissen Pflanzen eine solche Weite, daß sie sehr gut mit bloßem Auge sichtbar sind; so sind z. B. die groben Poren im Frühlingsholz der Eiche, welche bis 0,3 mm Durchmesser haben, so daß man ein Pferdehaar in sie einführen kann, nichts anderes als besonders weite Tüpfelgefäße. In solchen Fällen kann der Durchmesser eines Gefäßes ebenso groß oder selbst größer sein, als die Länge seiner Zellen.

Diese Verhältnisse stehen nun zum Teil in Beziehung zu dem Wasserbedarf der Objekte. Die noch sehr jungen Teile eines Sprosses z. B. verbrauchen Wasser nur in relativ geringer Menge für das noch langsame Wachstum der Zellen; für die Zuführung dieses Wasserquantums genügt die Anwesenheit weniger und sehr enger Gefäße. Später, wenn das Wachstum zunimmt, und gar wenn die Blätter sich entfalten und zu transpirieren beginnen, steigt der Wasserverbrauch enorm, und dementsprechend bilden sich zahlreichere Gefäße mit größerem Durchmesser aus. — Auch beim Vergleich verschiedener Pflanzen untereinander beobachtet man oft eine deutliche Parallele zwischen dem Grade des Wasserverbrauches und dem damit zusammenhängenden Bedarf an Wasserzuleitung einerseits und der quantitativen Ausbildung der Gefäße andererseits. So weisen die submersen Wasserpflanzen, bei denen die Transpiration ganz fortfällt, eine auffallende Reduktion der Gefäße auf; meist treten zwar in ihren jungen Organen einige sehr enge Gefäße auf, welche bei der Streckung zerreißen, weiterhin werden aber keine mehr ausgebildet; in den erwachsenen Stengelinternodien fehlen daher Gefäße gänzlich, und nur in den Knoten, welche keine Streckung erfahren haben, sind einige enge Gefäße vorhanden. Das entgegengesetzte Extrem repräsentieren die Kletterpflanzen, deren Stengel im Verhältnis zu ihrer Länge und zu der transpirierenden Laubmasse sehr dünn sind, so daß pro Querschnittseinheit des Stengels besonders viel Wasser zu transportieren ist; hier sind die Gefäße ungewöhnlich zahlreich und zugleich ungewöhnlich weit (wie man z. B. in dem Querschnitt durch einen Kürbisstengel schon mit bloßem Auge sehen kann). In den Stämmen einiger tropischer Lianen erreichen die Gefäße die größten Durchmesser unter allen Pflanzen, bei einer Species bis zu 0,7 mm.

Von einem ganz anderen Gesichtspunkt aus, als die bisher berücksichtigten, zerfallen die Gefäße in zwei Unterabteilungen: die Tracheen und Tracheiden. Die letzteren sind einzelne Zellen mit ringsum geschlossener Membran. Die Tracheen hingegen sind Längsreihen von Zellen, welche durch Perforation der trennenden Querwände zu kontinuierlichen Röhren verschmolzen sind, also Zell-

fusionen.[1]) Sind die Querwände der Tracheen ungefähr senkrecht zur Längsachse, also ungefähr kreisförmig (Fig. 47, I), so enthalten sie ursprünglich einen einzigen runden rudimentären Hoftüpfel (d. i. mit sehr schwach ausgebildeter Hofwölbung und entsprechend sehr weiten Mündungen), welcher die ganze Fläche der Querwand mit Ausnahme eines schmalen verdickten Ringes am Rande einnimmt; vor dem Absterben des plasmatischen Zellinhalts wird die Schließhaut dieses

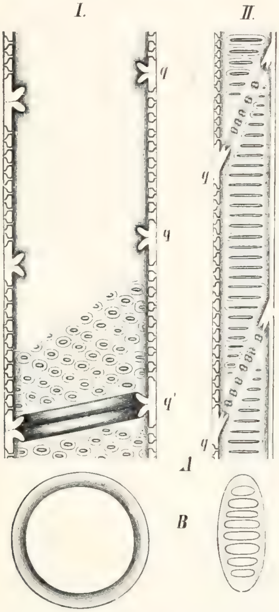


Fig. 47. A Schemata von Tracheen im medianen Längsschnitt. I weite Trachee mit kleinen elliptischen Hoftüpfeln und mit einfacher Perforation der Querwände, qq; die Hinterwand ist im oberen Teil der Figur weggeschnitten gedacht. II enge Treppentrachee mit leiterförmiger Perforation der Querwände q. — B Querwände beider Tracheen, von der Fläche gesehen.

[1]) Es muß hier erwähnt werden, daß wir den Terminus „Gefäß" in einem Sinn verwenden, welcher von dem üblichen Sprachgebrauch abweicht. Was wir „Tracheen" nennen, nennt man gewöhnlich „Gefäße", und stellt somit „Gefäße" und „Tracheiden" als gleichwertige Begriffe einander gegenüber. Ein besonderer Terminus für den übergeordneten, beide umfassenden Begriff ist bei diesem Sprachgebrauch nicht vorhanden; läßt sich ein Ausdruck hierfür einmal nicht umgehen, so gebraucht man ebenfalls das Wort „Gefäß".

Tüpfels aufgelöst, so daß sich der Tüpfel in einen großen runden Porus verwandelt, dessen Durchmesser nur wenig hinter dem des Gefäßes selbst zurückbleibt (einfache Perforation). Im ausgebildeten Zustand sind die Grenzen der einzelnen Gefäßzellen, durch deren Verschmelzung die Trachee entstanden ist, nur noch an den ringförmigen Resten der ehemaligen Querwände zu erkennen. Sind hingegen die Querwände mehr oder weniger stark geneigt, also von gestreckt-elliptischer Form, so kommen zwei Fälle vor. Entweder entsteht, wie im vorigen Fall, nur ein großer runder Porus, welcher aber der Länge nach nur den mittleren Teil der Querwand einnimmt; ihre übrige Fläche ist dicht mit gewöhnlichen kleinen Hoftüpfeln bedeckt, deren Schließhäute bestehen bleiben. Oder (Fig. 47, II) die Querwand enthält eine Reihe von quergestreckten rudimentären Hoftüpfeln, deren Schließhäute aufgelöst werden, so daß eine Reihe von queren, durch ein leiterartiges Balkenwerk getrennten Poren resultiert (leiterförmige Perforation). Die Art der Perforation ist meist spezifisch konstant. — Es hat sich herausgestellt, daß in den Tracheen ab und zu einzelne Querwände vorkommen, welche zwar im allgemeinen ganz ebenso beschaffen wie die übrigen, aber nicht perforiert sind, indem die Auflösung der Schließhäute der großen Tüpfel unterblieben ist. Ist dies in allen Querwänden der Fall, dann haben wir es eben nicht mit einer Trachee, sondern mit einer Längsreihe von Tracheiden zu tun. Da beide Arten von Gefäßen im übrigen völlig gleich ausgebildet sein können, so ist es in der Praxis oft schwer zu entscheiden, ob wir eine Trachee oder eine Tracheidenreihe vor uns haben; nur geeignete Längsschnitte durch die Querwände können darüber Aufschluß geben. Das schließt aber nicht aus, daß in konkreten Fällen die Tracheen und Tracheiden desselben Objekts sehr verschieden sein können, wie wir bei Besprechung der Gefäße des Holzes (Kapitel 13) sehen werden. Hier sei nur erwähnt, daß die einzelnen Zellen (Glieder) der Tracheen oft kürzer sind als die Tracheiden und jedenfalls keine solchen extremen Längenmaße erreichen, wie das bei diesen vorkommt. Betrachtet man jedoch nicht die Länge der einzelnen Glieder, sondern des ganzen von einer Trachee repräsentierten geschlossenen Hohlraumes, welcher aus einer großen Reihe von Gliedern besteht, so pflegen die Tracheen viel länger zu sein als die Tracheiden. Da in den Tracheen einzelne unperforierte Querwände vorkommen, so ist ihre Länge zwar nicht, wie man früher meinte, der der ganzen Pflanze gleich, sie rechnet aber immerhin meist nach Zentimetern oder Dezimetern, und bei einzelnen Bäumen, z. B. der Eiche, wurde sogar das Vorkommen

ununterbrochener Tracheenröhren von mehreren Metern Länge festgestellt.

Während Tracheiden in allen Klassen der Gefäßpflanzen verbreitet sind, sind Tracheen im allgemeinen nur den Angiospermen eigentümlich; unter den Gefäßkryptogamen sind sie als seltene Ausnahme nur bei einzelnen Farnen (z. B. im Rhizom des Adlerfarns, Pteris aquilina) gefunden worden, unter den Gymnospermen kommen sie nur bei den Gnetaceen vor. Die Angiospermen haben meist Tracheen und Tracheiden nebeneinander; doch sind unter ihnen mehrere bekannt, welche nur Tracheen führen, und einzelne, welche nur Tracheiden ausbilden.

Daß sowohl Tracheen wie Tracheiden das Wasser zu leiten vermögen, und daß die Pflanzen sowohl mit den einen wie mit den anderen allein gut auskommen können, ist also sicher. Die Frage ist jedoch berechtigt, ob da, wo beide nebeneinander vorkommen, nicht eine gewisse Arbeitsteilung zwischen beiden existiert. Diese Frage ist gegenwärtig kaum mit Sicherheit zu lösen, denn so lange uns der Mechanismus der Wasserbewegung noch dunkel ist, läßt sich nicht sicher sagen, welchen Einfluß die Perforation der Querwände auf sie hat. Plausibel erscheint jedoch die verbreitete Ansicht, daß in den Tracheen das Wasser sich caeteris paribus schneller bewegen kann als in den Tracheiden, und daß folglich erstere vorwiegend dem Wassertransport auf größere Entfernungen, letztere vorwiegend der lokalen Wasserzufuhr dienen.

Wir müssen noch einer merkwürdigen Erscheinung gedenken, die in breiteren Gefäßen nicht selten zu beobachten ist. Es wurde bereits erwähnt, daß da, wo lebende Leitzellen an ein Gefäß grenzen, die Schließhäute der einseitigen Hoftüpfel gegen das Lumen des Gefäßes vorgewölbt sind. Nicht selten kommt es nun vor, daß es nicht bei der bloßen Vorwölbung bleibt, sondern daß die Schließhäute in die Fläche zu wachsen beginnen und sich blasenartig ins Gefäßlumen hineinstülpen. So entstehen die sogenannten Thyllen (Fig. 48). Dieselben erscheinen auf den ersten Blick als runde, im Gefäßlumen befindliche Zellen; doch läßt sich an geeigneten Schnitten leicht feststellen, daß sie nur Ausstülpungen der an das Gefäß stoßenden Zellen sind (nur ausnahmsweise grenzen sich die Thyllen durch eine Querwand von ihrer Mutterzelle ab). Sie sind meist zartwandig, plasmahaltig und bilden oft reichlich Stärke. — Wenn aus mehreren Leitzellen im Umkreis eines Gefäßes Thyllen entstehen (Fig. 48 B), so berühren sie einander in dessen Mitte, platten sich durch den gegenseitigen Druck ab und vereinigen sich zu einem parenchymatischen Gewebe, welches das Gefäßlumen streckenweise vollständig ausfüllen und funktionsunfähig machen kann. Dies geschieht bei manchen Pflanzen ganz regelmäßig in den älteren Gefäßen; im Holz von Robinia pseudacacia werden sogar alle im gegebenen Jahr entstandenen Gefäße im Herbst durch Thyllenbildung verstopft. Sehr häufig tritt ferner reichliche Thyllenbildung als Folge von Verwundung auf und dient als eines der Mittel, um die Wunde zu schließen, indem die angeschnittenen Gefäße durch Thyllen ausgefüllt werden.

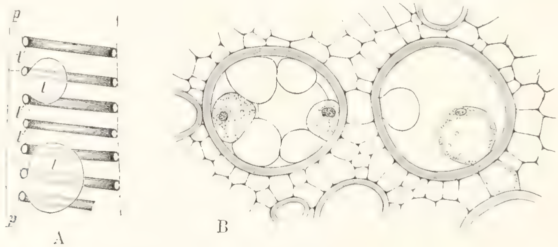


Fig. 48. Thyllen. A im Längsschnitt eines Spiralgefäßes von Musa Ensete. 300/1. p Leitzellen, t Thyllen, t′ Ansätze zur Thyllenbildung. B aus dem Querschnitt eines Blattstiels von Cucurbita Pepo. 230/1. Zwei Spiralgefäße mit Thyllen; im linken ist das Lumen fast ganz von ihnen ausgefüllt, im rechten sieht man die Verbindung der Thyllen mit den Leitzellen, zu denen sie gehören, durch die Verdickungsleiste des Gefäßes hindurchscheinen; in einigen Thyllen ist der plasmatische Inhalt eingezeichnet. Nach Molisch.

III. Die Siebröhren. Die Siebröhren sind in bezug auf Zellinhalt und Membranbeschaffenheit das gerade Gegenstück der Gefäße: ihre Membran ist unverholzt, weich und mehr oder weniger zart, und die Zellen sind lebend. Freilich unterscheiden sie sich in mehreren Hinsichten erheblich von allen anderen lebenden Zellen. Vor allem sind sie der einzige bekannte Fall von Zellen, welche im ausgebildeten Zustande zwar einen lebenden Plasmaschlauch, aber keinen Zellkern enthalten; dieser wird vor der endgültigen Ausbildung der Siebröhren desorganisiert.[1]) Eine weitere Besonder-

[1]) Nach E. W. Schmidt (Ber. d. D. Botan. Gesellsch., 1913, p. 78) ist der Zellkern vorhanden und nur durch den Siebröhreninhalt verdeckt. — Nachträgliche Anmerkung.

heit der Siebröhren ist die (soweit bekannt) alkalische Reaktion ihres Zellinhalts. Ihre dritte Eigentümlichkeit, welche als die wichtigste erscheint, da sie in deutlicher Beziehung zu der Funktion der Siebröhren als Bahnen des Eiweißtransports steht, ist ihr Reichtum an Eiweißstoffen; dieselben treten entweder im Plasmaschlauch in Form schleimiger Tropfen auf, oder sind im Zellsaft gelöst, so daß dieser eine zähflüssige, beim Erhitzen gerinnende Eiweißlösung darstellt. Daneben enthalten die Siebröhren auch gelösten Zucker und manchmal kleine Stärkekörner; man hat daraus schließen wollen, daß sie außer Eiweißstoffen auch Kohlehydrate leiten, — ob mit Recht, bleibt fraglich.

Andererseits weisen die Siebröhren manche Analogien mit den Gefäßen auf, und die Analogie beider würde vielleicht noch weitgehender erscheinen, wenn nicht die Untersuchung der Siebröhren durch ihre Zartheit erschwert wäre, weshalb sie noch lange nicht so gründlich und allseitig bekannt sind wie die Gefäße.

Vor allem zerfallen auch die Siebröhren in zwei Unterarten, welche den Tracheen und Tracheiden unter den Gefäßen entsprechen; besondere Namen für diese Unterarten bestehen nicht, wir wollen sie als tracheenartige und tracheidenartige Siebröhren unterscheiden. Man hat bisher bei den Pteridophyten und Gymnospermen nur die letzteren, bei den Angiospermen nur die ersteren beobachtet; ob aber diejenigen Pflanzen beider Kategorien, bei denen Tracheen und Tracheiden zugleich vorkommen, nicht auch die beiden Arten von Siebröhren führen, scheint uns nicht gesichert und der Untersuchung wert.

Die tracheidenartigen Siebröhren sind langgestreckte röhrenförmige Zellen mit sehr schräg gestellten Querwänden, also mit stark zugeschärften Enden. An den Längswänden und namentlich an den geneigten Endwänden ist die Membran, soweit sie zweien Siebröhrenzellen gemeinsam ist, mit flachen Tüpfeln versehen, welche den rundlichen Hoftüpfeln der Tracheiden entsprechen; bei den Koniferen, wo die Tracheiden nur an den Radialwänden getüpfelt sind, gilt dasselbe auch für die Siebröhren, und selbst die Größe der Tüpfel ist die gleiche. Die Schließhaut der Tüpfel der Siebröhren ist fein siebartig punktiert, weshalb man diese Tüpfel Siebtüpfel oder Siebfelder nennt; offene Poren, die für den Stofftransport durch die Membran hindurch in Betracht kommen würden (wie bei den bald zu besprechenden Siebplatten), liegen hier aber, soweit bekannt, nicht vor, allenfalls dürfte es sich um relativ grobe Plasmodesmen handeln, so daß also die Zellen in demselben Sinne, wie das für andere lebende Zellen gilt, als ringsum geschlossen zu betrachten sind.

Die tracheenartigen Siebröhren der Angiospermen bestehen aus Längsreihen von ebenfalls gestreckt-röhrenförmigen Zellen von sehr verschiedener Weite; bei einigen Kletterpflanzen (bei denen überhaupt die Siebröhren am größten zu sein pflegen) erreichen sie bis zu 0,08 mm Durchmesser, bei anderen Pflanzen sind sie mehr oder weniger eng. Die je zwei Siebröhren gemeinsamen Längswände sind auch hier mit Siebtüpfeln versehen (Fig. 49 A, B); die Querwände aber, welche die Zellen einer Längsreihe trennen, enthalten weit größere Tüpfel, die Siebplatten, mit offenen, durch nachträgliche lokale Resorption der ursprünglich geschlossenen Schließhaut entstandenen Poren. Die tracheenartigen Siebröhren sind also Zellfusionen. Wie bei den Tracheen, so kann man auch hier je nach der Stellung der Querwände einfache und leiterförmige Perforation unterscheiden. Ist die Querwand horizontal (ungefähr senkrecht zur Längsachse der Siebröhre), so enthält sie nur eine große Siebplatte von rundlichem Umriß, welche die ganze Wand mit Ausnahme eines peripherischen Ringes einnimmt (Fig. 49 A, B, C); stark geneigte Querwände hingegen enthalten eine Reihe von quergestreckten elliptischen Siebplatten, welche durch leiterförmig angeordnete dickere Querleisten voneinander getrennt sind (Fig. 50). Jede Siebplatte stellt im fertig ausgebildeten Zustande ein Gitterwerk mit zahlreichen Poren dar (Fig. 49 C, 50 B). Meist sind die Poren eng, aber bei den großen Siebröhren einiger Kletterpflanzen erreichen sie ansehnliche Dimensionen; im Stengel des Kürbis (Cucurbita Pepo) z.B., welcher eines der günstigsten Objekte für die Untersuchung der Siebröhren ist, haben sie bis zu 5 μ Durchmesser.

Durch die Poren der Querwände stehen die Zellinhalte der einzelnen Glieder einer Siebröhre in offener Verbindung miteinander. Daß der Eiweißschleim durch die Poren hindurchgeht, ist an geeigneten Präparaten ohne weiteres sichtbar; besonders deutlich tritt das aber zutage, wenn man die Membran durch Schwefelsäure auflöst (Fig. 49 D). Eine Siebröhre stellt daher, obwohl sie aus einer langen Reihe von Zellen besteht, eine offene Bahn dar, in der das schleimige Eiweiß sich als solches fortbewegen kann.

Wenn man einen Pflanzenteil durchschneidet, so werden die längsverlaufenden Siebröhren geöffnet. Durch den Druck der an sie grenzenden turgeszierenden Zellen wird die weiche Wand der Siebröhren komprimiert und ihr Inhalt in Massenbewegung nach der Oeffnung hin versetzt; an durchschnittenen Kürbisstengeln tritt er an den Stellen, wo sich Gruppen von Siebröhren befinden, in

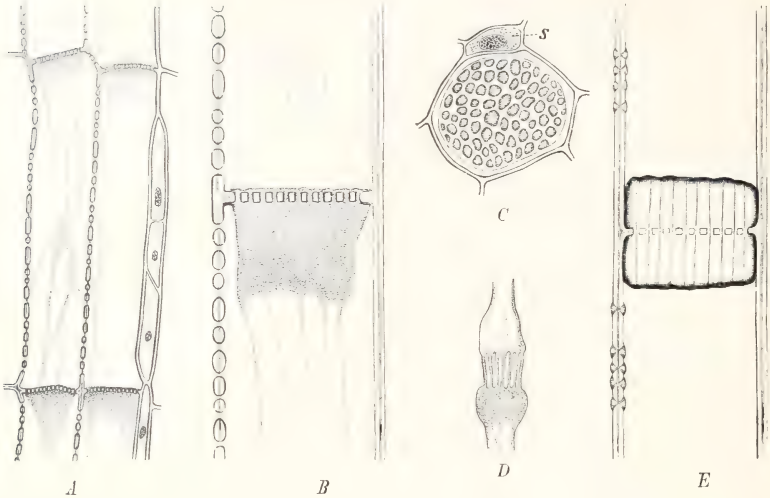


Fig. 49. Siebröhren des Kürbis (Cucurbita Pepo). A Teile zweier Siebröhren im Längsschnitt, rechts eine Geleitzellenreihe. 115/1. B Grenze zweier Glieder einer Siebröhre, stärker vergrößert. 310/1. Halb schematisch. Die linke Längswand grenzt an eine andere Siebröhre und enthält zahlreiche kleine Siebtüpfel, die rechte Längswand ist ungetüpfelt. C Querschnitt durch eine Siebröhre, mit einer Querwand in Aufsicht. 540/1. s Geleitzelle. D Grenze zweier relativ enger Siebröhrenglieder nach Quellung und Auflösung der Membran durch Schwefelsäure, zeigt den Zusammenhang der beiderseitigen Schleimmassen. E dasselbe wie B, nach Verschluß der Siebplatte und der Siebtüpfel durch Kallose; der Zellinhalt ist weggelassen. 310/1. Halbschematisch. C frei nach Strasburger, D frei nach Sachs.

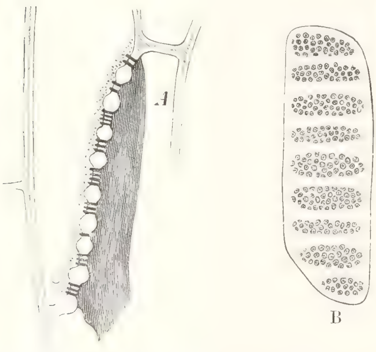


Fig. 50. A Grenze zweier Siebröhrenglieder des Weinstocks (Vitis vinifera). Die schräge Querwand ist längsdurchschnitten. 600/1. Nach de Bary. B eine solche Querwand von der Fläche gesehen. Schema, mit Benutzung einer Figur von de Bary.

Tropfen von solcher Größe hervor, daß es möglich war, den Siebröhrensaft zu sammeln und zu analysieren. Schon die Dimensionen dieser Tropfen zeigen, daß dieselben nicht nur aus den direkt durchschnittenen Siebröhrengliedern, sondern aus einer langen Reihe derselben herstammen. Die Siebplatten der Querwände stellen jedoch immerhin einen ansehnlichen Filtrationswiderstand dar, so daß bei dem schnellen Strömen, wie es durch das Anschneiden hervorgerufen wird, nur der leichtflüssige Zellsaft ungehindert durch sie hindurchtreten kann, während der zähe Eiweißschleim sich unter jeder Querwand aufhäuft und nur partiell durch die Poren hindurchgepreßt wird. Solche Bilder findet man an mikroskopischen Präparaten in eiweißreichen Siebröhren regelmäßig (Fig. 49 A, B, 50 A). Daß sie aber Kunstprodukte sind, welche nur durch das Zerschneiden des Organs bedingt werden, läßt sich zeigen, wenn man einen Pflanzenteil, ohne ihn abzuschneiden, durch Eintauchen in kochendes Wasser plötzlich erhitzt (wodurch alle Zellen abgetötet werden und ihren Turgor verlieren) und dann erst die Präparate herstellt; man findet alsdann keine Ansammlungen an den Querwänden, sondern der geronnene Eiweißschleim ist gleichmäßig in jeder Siebröhrenzelle verteilt.

Schon während der Entwickelung der Siebplatten pflegt sich auf ihnen Kallose abzulagern, eine gallertige Substanz von unbekannter Zusammensetzung, aber mit charakteristischen Farbenreaktionen (u. a. rotbraune Färbung mit Chlorzinkjod), welche auch außerhalb der Siebröhren in manchen Zellmembranen neben Zellulose und Pektinstoffen vorkommt. Anfänglich überzieht die Kallose die Leisten des Gitters nur in dünner Schicht. Allmählich aber nimmt ihre Menge zu, die Poren der Siebplatten werden verengt und schließlich ganz verstopft, und gegen Ende der Vegetationsperiode findet man meist alle Siebplatten beiderseits von dicken, eigenartig glänzenden Kallosekissen bedeckt (Fig. 49, E); kleine Kallosekissen bilden sich auch auf den Siebtüpfeln der Längswände. Damit sind die Siebplatten unwegsam und die Siebröhren funktionsunfähig geworden; meist sterben sie bald ab und werden zu einer homogenen Masse komprimiert, während im nächsten Frühjahr neue Siebröhren sich bilden. Bei einigen Pflanzen aber bleiben die Siebröhren mehrere Jahre hindurch lebend; in solchen Fällen wird die Kallose im Frühjahr wieder weggelöst und so die Wegsamkeit der Siebplatten wiederhergestellt.

Es bleibt noch zu erwähnen, daß die Siebröhren der Angiospermen im jungen Zustande eine oder mehrere Längsteilungen zu erfahren pflegen, durch welche Schwesterzellen von meist bedeutend geringerem Durchmesser von ihnen abgetrennt werden. Diese sogenannten Geleitzellen der Siebröhren (nicht zu verwechseln mit den Leitzellen!) verwandeln sich gewöhnlich durch ein paar Querteilungen in je eine kurze Reihe von parenchymatischen Zellen, welche reichliches Plasma mit Zellkern enthalten (Fig. 49, A, C). Als Bahnen des Stofftransportes können die Geleitzellen kaum dienen, da sie oft kürzer sind als die zugehörigen Siebröhrenglieder und keine kontinuierlichen Längsreihen bilden. Der Umstand, daß die Längswände der Siebröhren, welche an Geleitzellen grenzen, mit Siebfeldern versehen sind (in Figur 49 nicht dargestellt), während solche an den Berührungsflächen der Siebröhren mit anderen heterogenen Zellen fehlen, läßt vermuten, daß die Geleitzellen in einer gewissen Beziehung zu der Tätigkeit der Siebröhren stehen; worin aber diese Beziehung besteht, ist unbekannt.

IV. Die Leitstränge. Die Leitgewebe finden sich in den pflanzlichen Organen (wenigstens solange dieselben ihren ursprünglichen, primären Bau bewahren) in Form von Strängen, welche meist parallel der Längsachse der Organe verlaufen und an bestimmten Orten durch Anastomosen verbunden sind, so daß ihre Gesamtheit in dem ganzen Pflanzenkörper ein zusammenhängendes Netzwerk bildet. Da sie ganz vorwiegend aus engen Elementen bestehen, die zudem keine Interzellularen zwischen sich lassen, so unterscheiden sie sich von dem umgebenden weiterzelligen Grundgewebe durch ihre größere Dichtigkeit, und dank diesem Umstand pflegen sie an Durchschnitten schon mit bloßem Auge sichtbar zu sein; in dünnen oder hinreichend durchsichtigen Organen, z. B. in den meisten Blattspreiten, in den Stengeln der Balsamine (Impatiens balsamina), kann man sie auch ohne jede Präparation sehen. Man nennt sie Leitstränge oder Leitbündel[1]).

Jeder Leitstrang besteht aus einem kombinierten Gewebe, an dem mindestens zwei Leitgewebearten teilnehmen. Es gibt zweierlei solche kombinierte Gewebe: das Xylem und das Phloem[2]). Das Xylem setzt sich aus Gefäßen und Leitzellen zusammen; in dem Phloem bilden Siebröhren das maßgebende Element, zu dem sich bald nur deren Geleitzellen, bald außerdem noch Leitzellen gesellen, bald endlich (bei Gymnospermen und Pteridophyten) nur die letzteren. Gewöhnlich sind Xylem und Phloem in jedem einzelnen Leitstrang vereinigt: man bezeichnet sie in solchem Fall auch als Gefäßteil und Siebteil oder Vasalteil und Cribralteil des Leitstranges. Stränge, die aus Xylem allein oder aus Phloem allein bestehen, sind relativ selten, sie finden sich nur bei bestimmten Pflanzen und zwar stets zusammen mit den typischen, aus einem Xylemteil und einem Phloemteil zusammengesetzten Leitsträngen.

Nach der gegenseitigen Lage der beiden Teile unterscheidet man zwei Typen von Leitsträngen. In den konzentrischen (oder amphivasalen) Leitsträngen (Fig. 51) ist das Phloem rings von dem Xylem umgeben[3]); dieser relativ seltene Typus findet sich hauptsächlich in den Rhizomen mancher Monokotylen. Den gewöhnlichen Typus

---

[1]) Andere, noch oft gebrauchte, aber ihrem Sinne nach veraltete und nicht allgemein anwendbare Namen sind Gefäßbündel und Fibrovasalstränge. Die letztere Bezeichnung bezieht sich auf diejenigen Leitstränge, welche von Sklerenchymfasern begleitet sind (vgl. Kapitel 6) und umfaßt diese mit; in solchen Fällen wird der Leitstrang zum Unterschied von dem begleitenden Sklerenchym auch Mestom genannt.

[2]) Die physiologisch-anatomische Schule benutzt anstatt dieser Termini die Ausdrücke Hadrom und Leptom, welche uns ganz überflüssig scheinen.

[3]) Die Stränge der Farne mit umgekehrter Lagerung der Teile (das Xylem vom Phloem umgeben) gehören nur scheinbar hierher; in Wirklichkeit sind es Leitstrangsysteme, von denen später die Rede sein wird.

bilden die kollateralen Leitstränge (Fig. 52, auch Fig. 54 S. 1187, Fig. 56 S. 1188), welche in den Stengeln und Blättern der Phanerogamen allgemein verbreitet sind; in diesen liegen Xylem und Phloem nebeneinander.

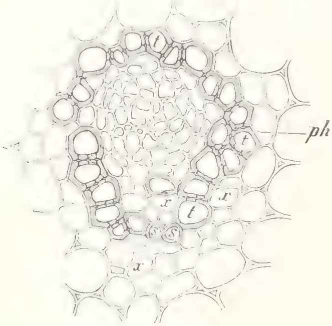


Fig. 51. Konzentrischer Leitstrang im Rhizom des Maiglöckchens (Convallaria majalis). 230/1. xx Xylem-Leitzellen, s Spiralgefäße (Protoxylem), tt Tüpfelgefäße mit kleinen Hoftüpfeln in den gemeinsamen Wänden, ph Phloem.

Einigen Familien der Dikotylen, besonders den Curcurbitaceen, sind bikollaterale Leitstränge eigentümlich, welche aus einem Xylemteil und zwei Phloemteilen zu beiden Seiten desselben bestehen (Fig. 53); dieselben sind, wie die vergleichende Untersuchung zeigt, als durch Anlagerung eines selbständigen Phloemstranges (welcher bei gewissen anderen Pflanzen isoliert verläuft) an den Xylemrand eines typischen, kollateralen Leitstranges entstanden zu denken.

Der Bau des Xylems ist sehr übersichtlich, da von seinen zweierlei Elementen die Gefäße sich durch ihre verdickte und verholzte (daher stärker lichtbrechende) Membran und im Längsschnitt überdies durch deren charakteristische Skulptur auffallend von den Leitzellen abheben (Fig. 45, S. 1178); die meisten Gefäße unterscheiden sich von letzteren überdies auch schon durch ihren größeren Durchmesser. Die Xylemleitzellen, auch Xylemparenchym genannt, sind zartwandige, gleichmäßig enge, meist gestreckt-parenchymatische, in Längsreihen angeordnete Zellen. Der Menge nach überwiegen bald die Gefäße, bald die Leitzellen; letztere können eine gleichmäßige Grundmasse bilden, in welche die Gefäße einzeln eingestreut sind. Meist sind jedoch beide Elemente

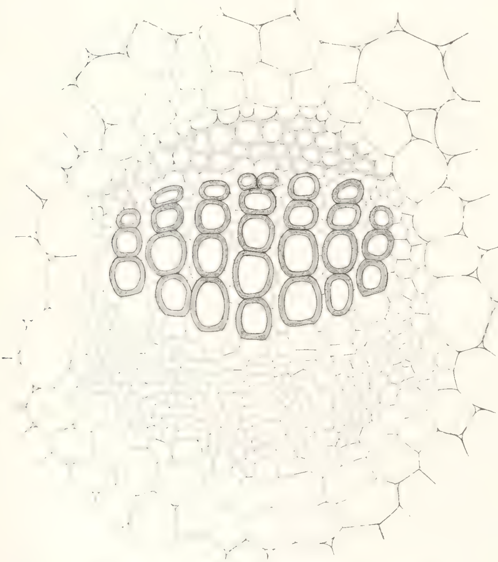


Fig. 52. Kollateraler Leitstrang aus dem Blatt von Malva silvestris, umgeben von Grundgewebe. Oben Xylem mit gereihten Gefäßen, unten Phloem. Nach Haberlandt.

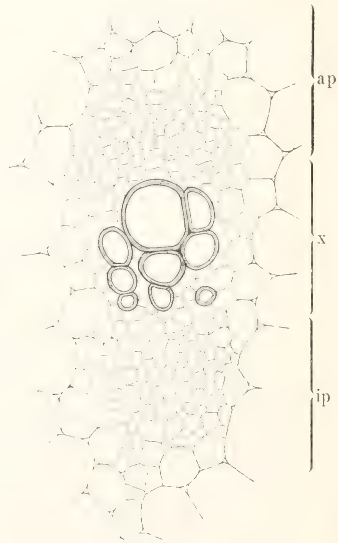


Fig. 53. Bikollateraler Leitstrang aus dem Stengel von Bryonia dioica (Cucurbitaceae). 230/1. x Xylem, ap äußeres (normales), ip inneres (akzessorisches) Phloem.

in ungefähr gleicher Menge vorhanden, und ihre Anordnung ist in der Regel eine solche, daß im Querschnitt jedes Gefäß mit einem Teil seines Umfanges an andere Gefäße, mit de mübrigen Teil an Leitzellen grenzt.

Das Xylem jedes Leitstranges enthält fast immer mehrere Arten von Gefäßen, deren Anordnung eine gewisse Gesetzmäßigkeit verrät (Fig. 45, S. 1178). An dem vom Phloem abgekehrten Rande befinden sich Ringgefäße, und in der Richtung nach dem Phloem zu folgen sukzessive Spiralgefäße mit einer Spirale, solche mit zwei bis mehr Spiralen, Netzgefäße, und endlich Tüpfelgefäße; diese Reihenfolge wird streng eingehalten, obwohl die eine oder andere Art von Gefäßen auch fehlen kann. Im allgemeinen nimmt der Durchmesser der Gefäße vom Rande des Stranges nach dem Phloem hin zu, bald nur wenig, bald sehr erheblich, bald allmählich, bald ganz plötzlich; doch kommt es auch vor, daß an der Phloemgrenze wieder engere Gefäße auftreten. — Im übrigen ist die Anordnung der Gefäße im Querschnitt des Xylems spezifisch verschieden, und zwar oft sehr regelmäßig und für größere systematische Einheiten charakteristisch. Sehr häufig bilden die Gefäße mehrere parallele, nach dem Phloem hin verlaufende Reihen, welche durch ebensolche Reihen von Xylemparenchym getrennt sind (Fig. 52); dies ist der unter den Dikotylen vorherrschende Typus. Bei den Gramina, Cyperaceen und Juncaceen findet sich eine radiale Reihe von wenigen weitlumigen Ringgefäßen, an welche sich an der Phloemgrenze eine quere Gruppe von engen

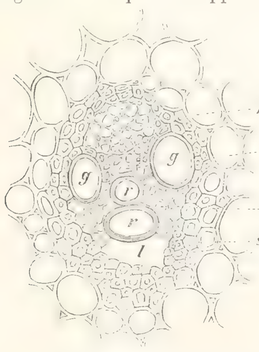


Fig. 54. Leitstrang mit Sklerenchymscheide aus dem Stengel von Glyceria aquatica (Gramina). 230/1. scl Sklerenchymfasern, l Lakune am Innenrande des Xylems (entstanden durch Zerreißung der ältesten Gefäße), r Ringgefäße, g Netzgefäße (in dem rechten ist eine perforierte Querwand sichtbar), xl Xylemleitzellen, ph Phloem, aus (weiteren) Siebröhren und (engen) Geleitzellen bestehend.

Netz- oder Tüpfelgefäßen anschließt, während beiderseits von dieser ein Paar großer ebensolcher Gefäße liegt (Fig. 54). Bei manchen Liliaceen bilden die Gefäße, bei stetig zunehmendem Durchmesser, eine V- oder Y-förmige Figur, deren Oeffnung dem Phloem zugekehrt ist und deren Schenkel dasselbe oft seitlich mehr oder weniger umgreifen. Denkt man sich die Schenkel des V oder Y noch weiter verlängert und über dem abgekehrten Rande des Phloems zusammenschließend, so kommt man zu dem konzentrischen Typus; hier ist das Phloem rings von einem einschichtigen oder mehrschichtigen Ring von Tüpfelgefäßen umgeben, welcher manchmal stellenweise von Xylemparenchym unterbrochen ist und an dem einen Rande des Leitstranges einige engere Spiralgefäße enthält (Fig. 51).

Bei manchen Pflanzen, insbesondere bei Wasser- und Sumpfpflanzen, werden die ältesten, dem Rande des Leitstranges nächsten Gefäße (meist also Ringgefäße) bei der Streckung des Organs zerrissen, und im erwachsenen Zustande ist an ihrer Stelle eine lufthaltige Lakune vorhanden (Fig. 54), in der sich zerstreut isolierte Ringleisten als Zeugen ihrer Herkunft finden; je nach der Zahl der zerrissenen Gefäße ist diese Lakune kleiner oder größer. Bei manchen Wasserpflanzen werden gar alle in der Jugend gebildeten Gefäße in dieser Weise zerstört, so daß im erwachsenen Organ das Xylem der Leitstränge nur aus einem relativ weiten, von Xylemparenchym umgebenen Luftgang besteht (Fig. 55). Die Ursache dieser Gefäßzerreißung haben wir oben schon besprochen (S. 1180).

Der Bau des Phloems ist weit gleichartiger und weniger charakteristisch als derjenige des Xylems, da hier alle Elemente unverholzt und mehr oder weniger zartwandig sind. Oft treten freilich die Siebröhren durch größeren Durchmesser hervor (Fig. 54, 55), und bei manchen Monokotylen, wo zu jeder Siebröhre eine kleinere Geleitzelle gehört und sonstige Elemente fast ganz fehlen, kann das Phloem im Querschnitt einen sehr regelmäßigen Bau aufweisen. Meist erscheint aber das Phloem im Querschnitt als eine nahezu gleichartige Masse enger dünnwandiger Zellen, und nur an Längsschnitten läßt sich seine Zusammensetzung aus verschiedenen Elementen nachweisen. Die Leitzellen des Phloems sind teils ebenso beschaffen wie diejenigen des Xylems (Phloemparenchym), teils sind es langgestreckte prosenchymatische Zellen, welche den (ziemlich überflüssigen und wenig bezeichnenden) Namen Kambiform führen.

In sehr jungem Zustande bestehen die künftigen Leitstränge aus einem gleichartigen prosenchymatischen Meristem, dem

Desmogen (vgl. S. 1158 und Fig. 13). Die Ausbildung des Desmogenstranges zum Leitstrang erfolgt ganz allmählich. Während seine mittleren Schichten sich noch durch Längsteilung vermehren, beginnen sich an

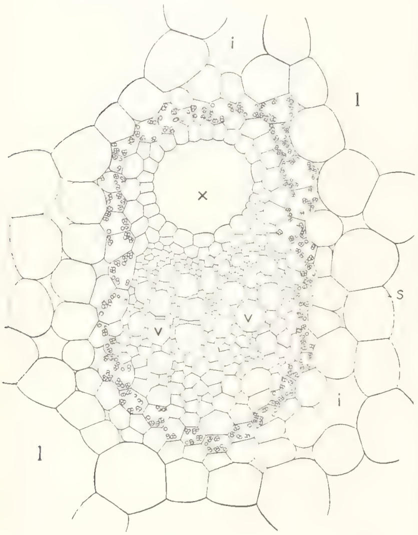


Fig. 55. Leitstrang aus dem Blattstiel der gelben Teichrose (Nuphar luteum), umgeben von lamellösem Aerenchym mit großen (l) und kleineren (i) Luftgängen. s Stärkescheide. Im Leitstrang unten Phloem mit Siebröhren v, oben Xylem, bestehend aus der Lakune x und den sie umgebenden Leitzellen. 110/1.

zwei opponierten Stellen des Randes schon Dauerelemente zu differenzieren: es treten einerseits die ersten, sehr engen Gefäße auf, andererseits die ersten, ebenfalls sehr engen und relativ dickwandigen Phloemzellen, welche vermutlich Siebröhren sind; man nennt dieselben die Erstlinge oder Primanen des Xylems und Phloems, oder das Protoxylem und Protophloem. Von den Erstlingsgruppen ausgehend, entwickeln sich nun Xylem und Phloem einander gewissermaßen entgegen (oder, wie in den konzentrischen Leitsträngen, aneinander vorbei); sukzessive stellen die Desmogenzellen ihre Längsteilungen ein und bestimmte von ihnen bilden sich, eventuell nach mehr oder weniger bedeutender Vergrößerung ihres Durchmessers, zu weiteren Gefäßen und Siebröhren aus; die übrigen hören auf zu wachsen, ohne wesentliche Aenderungen zu erfahren, oder zerfallen noch zu guter Letzt durch ein paar Querteilungen in eine Reihe gestreckter Parenchymzellen, und werden so zu Kambiform resp. zu Xylem- oder Phloemparenchym.

Wenn auch diejenige Desmogenschicht, welche an der Grenze von Xylem und Phloem liegt, schließlich zu Dauergewebe wird, so ist die Entwickelung des Leitstranges abgeschlossen und derselbe erfährt keine weiteren Veränderungen mehr. Solche Leitstränge nennt man geschlossene; zu ihnen gehören die konzentrischen Leitstränge, aber auch viele kollaterale, namentlich diejenigen aller Monokotylen (Fig. 54). Den meisten Dikotylen und Gymnospermen kommen hingegen offene Leitstränge zu (Fig. 56,

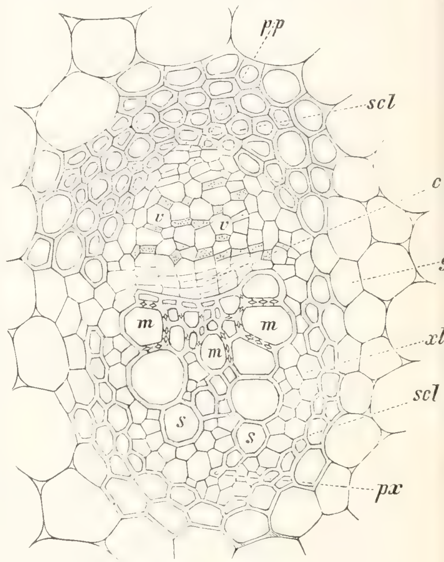


Fig. 56. Offener Leitstrang aus dem Stengel von Ranunculus repens. 180/1. px Protoxylem, s Spiralgefäße, m Tüpfelgefäße, c Kambium, v Siebröhren, pp Protophloem, scl Sklerenchymbelege. Frei nach Strasburger.

vgl. auch Fig. 121, S. 1235); bei diesen behält nach vollendeter Differenzierung aller übrigen Teile des Leitstranges eine an der Grenze des Xylems und Phloems liegende Zellschicht ihren meristematischen Charakter und fährt fort zu wachsen und sich durch tangentale (zur Mediane des Leitstranges senkrechte) Längswände zu teilen. Dieser Meristemstreif zwischen Xylem und Phloem der Leitstränge heißt Kambium. Das Kambium produziert an der Xylemseite neue

Xylemelemente, an der Phloemseite neue Phloemelemente, welche sich an die schon vorhandenen anlagern, so daß der Leitstrang allmählich in die Dicke wächst; das Dickenwachstum ist bald nur unbedeutend, bald aber so stark, daß es zu einer totalen Aenderung des Baues des ganzen Pflanzenteils führt. Die vom Kambium gebildeten Gewebe heißen sekundäre, im Gegensatz zu den primären, direkt vom Desmogen herstammenden Geweben des Leitstranges; sie bestehen zwar, wenigstens teilweise, aus denselben Elementen wie diese, weichen aber in Bau und Anordnung mehr oder weniger von ihnen ab. Erheblich ist besonders der Unterschied zwischen primärem und sekundärem Xylem; letzteres enthält erstens keine Ring- und Spiralgefäße, sondern in der Regel nur Tüpfelgefäße, und zweitens sind normalerweise alle seine Elemente verholzt, während im primären Xylem das Leitparenchym unverholzt ist; dank dem letzteren Umstand ist in sich verdickenden Leitsträngen die Grenze zwischen primärem und sekundärem Xylem meist leicht erkennbar. — Auf das Kambium und seine Produkte kommen wir in den Kapiteln 12 bis 14 noch näher zurück.

Leitstrangsysteme. So nennen wir zusammengesetzte Komplexe von Leitgeweben, welche nicht, wie die bisher betrachteten einfachen Leitstränge, aus einem Phloemteil (oder höchstens zweien) und einem Xylemteil, sondern aus je mehreren bis vielen Xylem- und Phloemteilen bestehen. Solche Systeme entsprechen anatomisch mehreren einfachen Leitsträngen oder selbst der Gesamtheit der Leitstränge anderer Pflanzen oder anderer Organe, und sind als durch Verschmelzung mehrerer Leitstränge entstanden zu denken.

Der Grad der Verschmelzung kann verschieden sein. Im einfachsten Fall bilden nur die Leitzellen eine gemeinsame Grundmasse, in welche getrennte Gefäßgruppen und Siebröhrengruppen eingebettet sind (Fig. 137, S. 1244). Oder auch die Gefäßgruppen sind miteinander verschmolzen oder wenigstens in direkter Berührung, und nur die Siebröhrengruppen bleiben getrennt (Fig. 136, S. 1244). Wenn endlich auch diese letzteren miteinander verschmelzen, so kommt ein System zustande, welches den Eindruck eines einfachen konzentrischen Leitstranges machen kann, in dem das Xylem rings vom Phloem umgeben ist (Fig. 129, S. 1240). Die Entwickelungsgeschichte zeigt jedoch, daß auch in solchen Fällen ursprünglich mehrere getrennte Gefäßgruppen entstehen, die erst bei der weiteren Entwickelung zusammenstoßen. Auch im erwachsenen Zustande sind meist noch die Erstlingsgruppen erkennbar, von denen die Differenzierung ausgegangen ist, und aus ihrer Zahl läßt sich schließen, wie viele Xylem- und Phloemstränge in das Leitstrangsystem eingegangen sind.

Die Leitstrangsysteme haben eine beschränkte Verbreitung; sie finden sich in den Wurzeln, ferner in den Stengeln einiger Phanerogamen (namentlich bei Wasserpflanzen), endlich bei den meisten Pteridophyten. Wir werden bei Besprechung des Baues der Stengel und der Wurzeln (Kapitel 10, 11) auf sie zurückkommen.

Literatur. *E.* ***Strasburger,*** *Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, 1891. —* ***E. Russow,*** *Zur Kenntnis des Holzes, insonderheit des Coniferenholzes. Botanisches Zentralblatt, 1883. —* ***W. Rothert,*** *Ueber den Bau der Membran der pflanzlichen Gefäße. Sitzungsberichte der Krakauer Akademie (polnisch) und Bulletin derselben (deutsch), 1899. —* ***E. Janczewski,*** *Études comparées sur les tubes cribreux, Mém. Soc. Sc. Nat. Cherbourg, t.* 23, *1881. —* ***E. Russow,*** *Ueber den Bau und die Entwickelung der Siebröhren. Sitzungsbericht der Dorpater Naturforschenden Gesellschaft, 1882. —* ***A. Fischer,*** *Das Siebröhrensystem der Cucurbitaceen, 1884, und Neue Beiträge zur Kenntnis der Siebröhren. Sitzungsberichte der Sächsischen Akademie, 1886. —* ***E. Russow,*** *Betrachtungen über die Leitbündel- und Grundgewebe. Festschrift, 1875. — Ferner einige der in den Kapiteln* 11, 13, 14 *genannten Werke.*

6. Die Festigungsgewebe.

I. Allgemeines. II. Das unverholzte Sklerenchym. III. Das mechanische Prinzip in der Anordnung des Sklerenchyms. IV. Das verholzte Sklerenchym. V. Das Kollenchym. VI. Die Entwickelung der Festigungsgewebe. VII. Anhang: Die sklerotischen Parenchymzellen und Idioblasten.

I. Allgemeines. Es ist klar, daß die Pflanzenteile eine hinreichende Festigkeit haben müssen, um nicht durch das eigene Gewicht und die Last der von ihnen getragenen Organe, durch den Druck des Windes oder den Zug des strömenden Wassers usw. zerdrückt, zerbrochen, zerrissen oder aus der ihnen zukommenden Lage gebracht zu werden. Die nötige Festigung wird ganz allgemein durch die Zellmembranen bewirkt, welche in dem Pflanzenkörper ein zusammenhängendes dichtes Gerüstwerk bilden. Zwar ist die zarte Zellulosemembran, welche den Zellen der meisten Gewebe zukommt, an sich weich und biegsam; sie wird aber steif, wenn sie durch den Turgor straff gespannt ist, wie etwa ein Kautschukballon durch den Druck der eingepreßten Luft. Daher haben auch diejenigen Pflanzenteile, welche nur aus zartwandigen Zellen bestehen (wie die jungen, noch wachsenden Organe, aber bei vielen Pflanzen auch die ausgewachsenen), Festigkeit genug, um sich aufrecht zu halten. Doch zeigt jede welkende Pflanze, daß diese von der Turgeszenz abhängige Festigkeit eine bedingte ist; sie ist übrigens absolut gering und würde für Pflanzenteile von beträchtlichen Dimensionen nicht ausreichen.

Eine weit vollkommenere, von der Turgeszenz unabhängige Festigung kann durch Zellmembranen erreicht werden, welche entweder hinreichend verdickt, oder aber ver-

holzt sind. Jedes Gewebe mit verholzten oder stark verdickten Membranen kann wesentlich zur Festigung der Pflanzenteile beitragen, vorausgesetzt, daß es in genügender Menge vorhanden ist und daß es zusammenhängende Massen bildet. So verdanken manche lederige Blätter ihre Festigkeit in erster Linie der dickwandigen Epidermis, welche sie als ein kontinuierlicher Panzer umhüllt, dem Chitinpanzer der Insekten vergleichbar; in anderen Fällen spielen die Tüpfelgefäße oder das Grundgewebe eine festigende Rolle. Wir sahen indes bereits, daß Epidermis und Tüpfelgefäße ihre besonderen Aufgaben haben, zu denen die Verdickung resp. Verholzung ihrer Membranen in direkter Beziehung steht; wenn diese Eigenschaften zugleich zur Festigung des ganzen Pflanzenteils beitragen, so ist das nur als ein gewissermaßen zufälliges Nebenresultat zu betrachten.

Es gibt aber auch Gewebe, bei denen die Festigung des Pflanzenkörpers unverkennbar die einzige oder wenigstens die wesentliche Funktion bildet und welche in Bau und Anordnung deutliche Anpassungen speziell an diese Funktion aufweisen. Dies sind die spezifischen Festigungsgewebe (gewöhnlich mit dem weniger glücklichen Namen „mechanische Gewebe“ bezeichnet).

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen und einigen der später zu besprechenden Gewebe sind die Festigungsgewebe nicht allgemein verbreitet. Während z. B. ohne Leitgewebe keine einigermaßen höher organisierte Pflanze und keines ihrer Organe auskommen kann, ist die Festigung durch besondere Gewebe gewissermaßen ein Luxus, den sich nur bestimmte Pflanzen (freilich die große Mehrzahl) erlauben, und zwar in sehr ungleichem Grade; sowohl die Menge als die Qualität der Festigungsgewebe kann nämlich bei verschiedenen Pflanzen, selbst bei Arten derselben Gattung und auch bei gleichen äußeren Lebensbedingungen, sehr verschieden sein, und neben Pflanzen, welche in ganz ausgezeichnetem Grade gefestigt sind, gibt es auch solche von sehr schwachem Bau.

Die mechanische Beanspruchung der Pflanzenteile ist je nach ihrer Form, Lage und dem umgebenden Medium eine qualitativ ungleiche, und demgemäß muß auch die Art ihrer Festigung verschieden sein. Nur die wichtigsten unter den mancherlei vorkommenden Fällen seien hier genannt. Gewisse Organe, z. B. die Ranken, mittels derer Kletterpflanzen sich an Stützen befestigen, die Stengel von Wasserpflanzen, welche in strömendem Wasser wachsen, sind einem longitudinalen Zug ausgesetzt, ebenso die Rhizome und Wurzeln von Landpflanzen, wenn ihr oberirdischer Teil vom Sturm hin- und hergezerrt wird. Solche Organe bedürfen der Festigung gegen Zerreißen (Zugfestigkeit). Aufrechte Stengel reich verzweigter Pflanzen, vor allem aber die Baumstämme, welche die Last einer mächtigen Krone zu tragen haben, sind gerade umgekehrt einem longitudinalen Druck ausgesetzt, welcher sie zu zerdrücken und zu deformieren strebt. Endlich sind alle ungefähr aufrechten oberirdischen Pflanzenteile (also die meisten Stammorgane, viele Blätter und Blattstiele) dem einseitigen Drucke des Windes ausgesetzt, welcher sie zu biegen und zu brechen strebt; bei horizontalen oder überhaupt stark geneigten Organen (Zweigen, Blättern) wirkt überdies ihr eigenes Gewicht in demselben Sinne (obwohl in anderer Richtung). Die in diesem Fall erforderliche Art von Festigkeit wird als Biegungsfestigkeit bezeichnet.

II. Das unverholzte Sklerenchym. Das unverholzte Sklerenchym (die einzelnen Elemente heißen Sklerenchymfasern)[1]) zeichnet sich durch hochgradige Widerstandsfähigkeit gegen Zerreißen aus und ist daher zur Herstellung der Zugfestigkeit und der Biegungsfestigkeit geeignet. Für diese Widerstandsfähigkeit kommt es auf zweierlei an: daß die einzelne Faser nicht reiße, und daß die Verbindung der in der Längsrichtung aufeinanderfolgenden Fasern nicht gelöst werde; zu der einen oder anderen dieser Anforderungen lassen sich alle anatomischen Charaktere des Sklerenchyms in Beziehung bringen.

Beginnen wir mit der zweiten Anforderung, da zu ihr die Form der Sklerenchymfasern in Beziehung steht. Dieselben haben bei geringem Querdurchmesser (selten mehr als 0,01 bis 0,02 mm) eine sehr bedeutende Länge, welche meist 1 bis 2 mm beträgt (für Pflanzenzellen schon recht viel!), oft aber noch größere, in einzelnen Fällen sogar exzessive Werte erreicht; so werden die Fasern des Leins 20 bis 40, der Brennessel bis 77 mm lang, bei Boehmeria nivea sollen sie gar 220 mm erreichen. Die Fasern (Fig. 57) sind schmal spindelförmig, nach beiden Enden allmählich zugespitzt, und ihre verschmälerten Spitzen schieben sich oft weit zwischen die oben und unten angrenzenden Fasern ein. So ist erstens die Verwachsungsfläche der in der Längsrichtung auf-

[1]) Die physiologisch-anatomische Schule benutzt hierfür die Ausdrücke Bast und Bastfasern, während sie unter Sklerenchym und Sklereiden dickwandige und verholzte Zellen von nicht faserförmiger Gestalt versteht. Stereiden und Stereom sind zusammenfassende Ausdrücke für alle dickwandigen Zellen (unabhängig von ihrer Form), denen festigende Eigenschaften zukommen oder zugeschrieben werden, resp. für alle aus solchen Zellen bestehenden Gewebe.

einanderfolgenden Fasern eine sehr viel größere, als in anderen Geweben, deren Zellen mit stumpfen oder mäßig zugeschärften Enden aneinandergrenzen; und zweitens



Fig. 57. Stück eines isolierten Sklerenchymfaserbündels. Körperlich dargestellt, in der Längsansicht und oben im Durchschnitt. Halbschematisch. Rechts anhaftende Parenchymzellen. Frei nach Tschirch.

ist bei einem längsgerichteten Zug diejenige Komponente der wirkenden Kraft, welche zur Verwachsungsfläche der Fasern senkrecht ist und ihre Verbindung zu lösen strebt, auf ein Minimum reduziert, da die Verwachsungsflächen mit der Zugrichtung fast parallel sind. — Dazu kommt dann noch die Tatsache, daß Interzellularen, welche die Berührungsfläche der Fasern vermindern und ihren Zusammenhang lockern müßten (vgl. das Schema Figur 41, S. 1176), in typischem Sklerenchym gänzlich fehlen.

Was nun die Festigkeit der einzelnen Fasern anbetrifft, so ist vor allem die Membran ringsum stark verdickt, und zwar in typischen Fällen so stark, daß das Lumen auf einen engen Kanal reduziert ist, welcher stellenweise, namentlich in den zugespitzten Endpartien, sogar ganz schwinden kann; die Faser besteht also ganz vorwiegend aus Membran. Während weiter in vielen anderen Geweben (z. B. in den Gefäßen) die verdickten Membranschichten durch zahlreiche Tüpfel unterbrochen sind, was ihre Zugfestigkeit notwendig vermindern muß, ist dies bei den Sklerenchymfasern nur in sehr geringem Grade der Fall. Ganz fehlen können Tüpfel freilich auch hier nicht, da, solange die Zelle lebt und ihre Membran verdickt, das hierzu erforderliche Material eben durch Tüpfel Zutritt erhält; die Tüpfel sind aber verhältnismäßig sehr spärlich, und sie haben die charakteristische Form schmaler Spalten, oder genauer, die Form eines ganz flachgepreßten Trichters, der mit seinem breiten, spaltenförmigen Ende in das Zellumen mündet, mit dem schmalen kreisrunden Ende aber an die Schließhaut grenzt. Die Spalten sind schräg zur Zellachse gerichtet, und zwar alle in gleichem Sinne und unter gleichem Winkel (Fig. 57), so daß sie in Spirallinien liegen; die Spalten der korrespondierenden Tüpfel in der zweien Fasern gemeinsamen Wand müssen sich daher kreuzen, wie die Windungen zweier nebeneinander gehaltener gleichsinniger Spiralen sich in der Berührungsfläche kreuzen. Die schräge Spaltenform der Tüpfel ist ein sichtbarer Ausdruck einer feinsten (ultramikroskopischen) Spiralstruktur der Membran, welche sich aus den Quellungsverhältnissen derselben erschließen läßt und bei manchen Sklerenchymfasern auch in einer mikroskopisch sichtbaren zarten Spiralstreifung zutage tritt. Durch diese spiralige Struktur, welche eine Eigentümlichkeit der typischen Sklerenchymfasern ist (in den Membranen anderer Zellen kommt ähnliches nur selten vor), sind höchst wahrscheinlich die eminenten mechanischen Eigenschaften ihrer Membran bedingt, auf die wir jetzt zu sprechen kommen.

Direkte Messungen, welche an aus frischen Pflanzen herausgeschnittenen Sklerenchymstreifen ausgeführt wurden, haben ergeben, daß der Tragmodul (das Gewicht, welches ein Sklerenchymstreifen tragen kann, ohne die Elastizitätsgrenze zu überschreiten) außerordentlich hoch ist: er schwankt je nach der Pflanze zwischen 12,3 und 25 kg pro Quadratmillimeter Querschnittsfläche der Membranen. Die niedrigsten gefundenen Werte kommen ungefähr denen für Kupferdraht und Schmiedeeisen gleich, der höchste beobachtete Wert erreicht den Tragmodul des Stahls; hinsichtlich der Zugfestigkeit innerhalb der Elastizitätsgrenze gehört also das Sklerenchym der untersuchten Pflanzen zu den vollkommensten Materialien, die wir kennen. Dabei ist die Dehnbarkeit innerhalb der Elastizitätsgrenze eine relativ bedeutende; bei denselben Pflanzen beträgt sie zwischen 4,4 und 50 (meist zwischen 10 bis 15) pro 1000, während sie bei den erwähnten Metallen nur um $^1/_{1000}$ herum schwankt. Dank dieser bedeutenden elastischen Dehnbarkeit des Sklerenchyms können die durch dasselbe gefestigten Pflanzenteile eine recht starke Biegung aushalten, ohne zu brechen und ohne bleibend deformiert zu werden. Die Dehnbarkeit ist wesentlich dem Umstande zuzuschreiben, daß die Membran der typischen Sklerenchymfasern aus reiner oder doch fast reiner Zellulose besteht, speziell daß sie nicht oder höchstens schwach verholzt ist; daher ist sie trotz der starken Verdickung geschmeidig.

Die mit Biegsamkeit verbundene hohe Zugfestigkeit des unverholzten Sklerenchyms macht dasselbe zu einem auch technisch sehr wertvollen Material; die Sklerenchymstränge des Hanfes (Cannabis sativa), der Jutepflanze (Corchorus), des Leins (Linum usitatissimum) und mancher anderer Pflanzen werden, auf künstlichem Wege von anderen Geweben befreit, als Gespinnstfasern und zur Herstellung von Fäden, Schnüren und Seilen verwandt.

Der Zellinhalt ist für die mechanischen Eigenschaften der Sklerenchymfasern ohne jegliche direkte Bedeutung. Das Protoplasma bleibt denn auch in der Regel nur solange erhalten, als die Membran noch in die Dicke wächst; es wird schließlich meist ganz für die Membranverdickung aufgebraucht, und im fertig ausgebildeten Zustande enthalten dann die typischen Sklerenchymfasern nur Luft oder Wasser.

Das Sklerenchym hat mit den Leitgeweben außer der prosenchymatischen Zellform und dem lückenlosen Gefüge auch das gemeinsam, daß es ebenfalls in Form kontinuierlicher Stränge auftritt; und da dies alles, wie im voraus bemerkt sei, auch für die anderen Abarten der spezifischen Festigungsgewebe gilt, so werden die Festigungsgewebe mit den Leitgeweben auch als Stranggewebe zusammengefaßt. Stränge, welche nur aus Leitgeweben bestehen, also reine Leitstränge sind, und gemischte, aus Leitgeweben und Sklerenchym bestehende Stränge kommen ungefähr gleich häufig vor. Das Sklerenchym allein bildet hingegen nur ziemlich selten isolierte Stränge, welche meist dünn sind und zuweilen im Querschnitt nur aus ein paar Fasern bestehen (Fig. 14, S. 1160, Fig. 60); in der Regel begleitet es die Leitstränge in Form von Sklerenchymbelegen auf der Phloemseite oder (seltener) der Xylemseite oder auf beiden Seiten zugleich (Fig. 58). Solche Belege können nur aus einer bis wenigen Schichten von Sklerenchymfasern bestehen und dem Leitstrang gegenüber zurücktreten, sie können ihn aber auch an Masse weit übertreffen. Oft bilden die beiderseitigen Belege zusammen eine förmliche Scheide von Sklerenchym um den Leitstrang, die in der Mediane des Stranges am dicksten ist, an seinen Flanken hingegen sich verdünnt und hier wenigstens streckenweise Unterbrechungen hat (Fig. 54, S. 1187). In solchen gemischten Strängen pflegen Leitgewebe und Sklerenchym streng getrennt und scharf gegeneinander abgesetzt zu sein; nach außen hingegen geht das Sklerenchym oft ohne scharfe Grenze in das Grundgewebe über. — Recht häufig bildet das Sklerenchym ferner einen zusammenhängenden Hohlzylinder, im Querschnitt einen Ring; auch in diesem Fall steht es gewöhnlich mit den Leitsträngen in Verbindung, indem diese sich dem Sklerenchymring anlehnen oder teilweise in ihn eingebettet sind (Fig. 59).

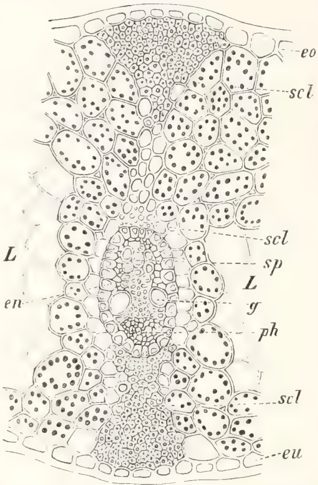
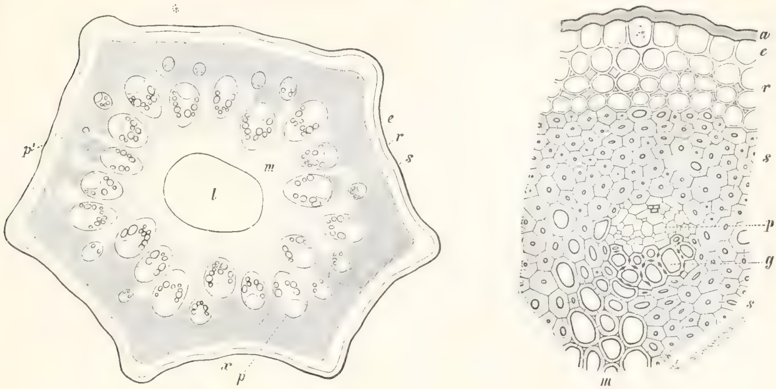


Fig. 58. Blatt von Carex spec., Querschnitt (vgl. Fig. 62). Leitstrang mit Sklerenchymbelegen beiderseits. 200/1. sp Spiralgefäße, g Netzgefäße, ph Phloem, scl Sklerenchym, eo obere, eu untere Epidermis, L lysigene Luftgänge.

III. Das mechanische Prinzip in der Anordnung des Sklerenchyms. Im Gegensatz zu manchen anderen Geweben (z. B. zu den Leitgeweben) ist bei den Festigungsgeweben ihre Verteilung im Querschnitt der Pflanzenteile von großer, ja oft ausschlaggebender Bedeutung für ihre Funktion. Soll ein Körper, der aus mechanisch schwachem Material besteht, durch Einfügung von widerstandsfähigem Material gefestigt werden, so muß dieses in bestimmter Weise in ihm verteilt sein, um seinen Zweck zu erfüllen, und die Mechanik entwickelt mathematisch die Prinzipien, nach denen die Verteilung erfolgen muß, um mit einer gegebenen Menge Material den größtmöglichen Effekt zu erreichen; diese Prinzipien sind wesentlich verschieden, je nach der Art der mechanischen Beanspruchung, also je nachdem es auf Erzielung von Zug-, Druck-, Biegungsfestigkeit usw. ankommt.

Nun ist es freilich nicht zu erwarten, daß die Anordnung der Festigungsgewebe in den Pflanzen sich vollständig nach jenen mechanischen Prinzipien richte, denn die Pflanzen sind ja nicht bloß mechanische Konstruktionen, und das Prinzip der Festigung tritt in ihrem Aufbau oft anderen Rücksichten gegenüber in den Hintergrund. Auch



A B

Fig. 59. A Thalictrum simplex, Stengelquerschnitt. 44/1. e Epidermis, r Rinde, s Sklerenchymzylinder, p Phloem, x Xylem der Leitstränge (die größeren Gefäße eingetragen), p′ ein kleiner, nur aus Phloem bestehender Leitstrang; m Mark (seine äußere, hell schraffierte Partie dickwandig, die innere, weißgelassene zartwandig), l zentraler Hohlraum. — B die punktiert umrandete Partie der Fig. A (bei *) stärker vergrößert. 260/1. a verkorkte Epidermisaußenwand, g Tüpfelgefäße; übrige Zeichen wie in A.

ist überhaupt der Bau der Pflanzen keineswegs in jeder Hinsicht ideal „zweckmäßig“; nur direkt zweckwidrig kann er nicht sein, da die Pflanze sonst nicht existenzfähig wäre. So darf also auch die Anordnung der Festigungsgewebe mit den mechanischen Prinzipien nicht in Widerspruch stehen, weil sonst diese Gewebe eben nicht festigend wirken würden; sie muß diesen Prinzipien wenigstens annäherungsweise, in groben Zügen, entsprechen; jedoch erreicht die Annäherung an das Ideal bei verschiedenen Pflanzen einen sehr ungleichen Grad.

Wir beschränken uns hier auf Besprechung der zugfesten und biegungsfesten Konstruktionen der Pflanzenteile, da das unverholzte Sklerenchym nur für diese in Betracht kommt. Die Zugfestigkeit hängt nur von dem Totalquerschnitt des festigenden Materials ab, während dessen Verteilung über den Querschnitt des Organs gleichgültig ist. Wir finden denn auch in Pflanzenteilen, die nur auf Zugfestigkeit beansprucht werden, das Sklerenchym (wenn vorhanden) in mannigfaltiger Weise angeordnet. In den Bodenwurzeln einiger Palmen, in den flutenden Stengeln und Blättern mancher Wasserpflanzen ist es in einzelnen Strängen gleichmäßig über den Querschnitt zerstreut, oder auch nur auf den peripherischen Teil der lockeren Rinde beschränkt (Fig. 60); in anderen Monokotylenwurzeln bildet es hingegen nur einen axialen Strang, und in unterirdischen Stengeln

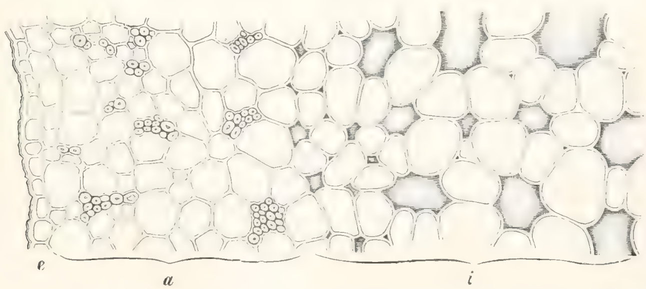


Fig. 60. Zostera marina, Querschnitt des peripherischen Teils (c. $^{3}/_{4}$ der Dicke) der Stengelrinde. 170/1. e Epidermis, a äußere, dichtes Rindengewebe, mit eingestreuten kleinen Sklerenchymsträngen; i inneres Rindengewebe mit Luftgängen (lamellöses Aerenchym).

(Rhizomen) pflegt es einen der Achse mehr oder weniger genäherten Hohlzylinder zu bilden (Fig. 61).

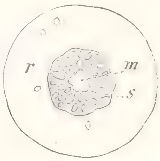


Fig. 61. Carex glauca, Rhizomquerschnitt. Sehr schwach vergrößert. r Rinde. m Mark. s ein Hohlzylinder dickwandigen Gewebes, zusammengesetzt aus den Tüpfelgefäßen der dicht gedrängten Leitstränge und verbindenden Sklerenchymfasern. Frei nach Haberlandt.

Ganz anders liegt die Sache bei der Biegungsfestigkeit. Wird ein Organ gebogen, so erfährt die konvexe Seite eine Dehnung, die konkave eine Kompression, und zwar sind diese Deformationen am größten an der Oberfläche, während die Mittellinie sich ohne Längenänderung biegt. Offenbar bedürfen die verschiedenen Stellen um so mehr der Festigung, je stärkerer Deformation sie ausgesetzt sind; ein gegebenes Quantum Sklerenchym wird also um so wirksamer sein, je näher der Oberfläche es gelegen ist, während es bei zentraler Lage für die Biegungsfestigkeit nutzlos wäre. Das mechanische Prinzip erfordert also eine möglichst peripherische Lage des Sklerenchyms.

Die Oberfläche selbst kann das Sklerenchym nun freilich im allgemeinen nicht einnehmen; denn — auch abgesehen von der Epidermis — ist in oberirdischen Organen (die allein der Biegungsfestigkeit bedürfen) noch ein anderes Gewebe vorhanden, dessen Funktion ebenfalls eine möglichst peripherische Lage erfordert, da sie an genügenden Lichtzutritt gebunden ist; dies ist das grüne, Kohlensäure assimilierende Chlorenchym. Entweder tritt nun das Sklerenchym hinter dem Chlorenchym zurück (das umgekehrte ist nur ausnahmsweise der Fall) oder beide liegen unter der Epidermis in abwechselnden Längsstreifen.

Im einzelnen ist die Anordnung des Sklerenchyms sehr verschieden und oft für Gattungen oder selbst Familien charakteristisch. Die verschiedenen Typen seiner Anordnung repräsentieren in mechanischer Hinsicht recht ungleiche Grade der Vollkommenheit. Jedenfalls aber macht sich in biegungsfesten Organen die Herrschaft des mechanischen Prinzips, wenn auch nicht immer in einer möglichst peripherischen Lage, so doch in einer unverkennbaren „zentrifugalen Tendenz“ des Sklerenchyms geltend.

Unter den flächenförmigen Organen sind die bandförmigen, mehr oder weniger derben Blätter vieler Monokotylen hervorragend biegungsfest gebaut, indem an beiden Blattflächen starke Sklerenchymstränge in gleichmäßigen Abständen direkt unter der Epidermis verlaufen. Bald sind es mächtige Sklerenchymbelege der Leitstränge, welche beiderseits bis zur Epidermis reichen, bald oberseits isolierte Sklerenchymstränge, welche den unterseitigen Sklerenchymbelegen einzeln gegenüberliegen (Fig. 62), oder breite Sklerenchymbänder, deren jedes mehreren der unterseitigen Sklerenchymbelege opponiert ist (Fig. 63). Endlich kann die Oberseite auch in ganzer Ausdehnung von einer mehrschichtigen Lage subepidermalen Sklerenchyms bedeckt sein. — Auch in anderen lederartigen Blättern findet sich oft ein aus Sklerenchymfasern bestehendes Hypoderma, welches aber nur eine bis zwei Zellschichten dick ist; wenn ein solches an beiden Blattseiten vorhanden ist, wie bei manchen steifen Koniferenblättern (Fig. 116, S. 1229), so ist es freilich wenigstens unterseits durch Längsstreifen unterbrochen, in denen das Chlorenchym mit der Spaltöffnungen führenden Epidermis in Berührung tritt. Bei einigen Koniferen (z. B. der Kiefer) besteht sogar die Blattepidermis selbst aus dickwandigen Sklerenchymfasern (Fig. 64).

Aufrechte, ungefähr zylindrische Organe

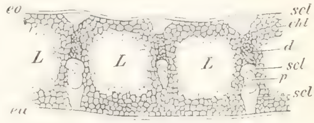


Fig. 62. Carex spez., Blattquerschnitt. 35/1. scl Sklerenchym, p Leitstränge, chl Chlorenchym, L lysigene Luftgänge (vgl. die Detailzeichnung in Fig. 58).

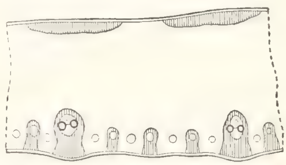


Fig. 63. Zea Mais, Blattmittelrippe. Querschnitt. Das Sklerenchym schraffiert. Die unterseitigen Sklerenchymstränge umschließen je einen Leitstrang. Nach Haberlandt.

(Stengel, manche Blattstiele) müssen allseitig biegungsfest gebaut sein, da sie vom Winde in allen möglichen Richtungen gebogen werden können; das Sklerenchym muß also möglichst gleichmäßig auf den ganzen Umfang verteilt sein. Wir können



Fig. 64. Ecke des Blattquerschnittes einer Kiefernart (Pinus laricio). 230/1. Membran der Epidermiszellen (E) extrem verdickt, mit engen Tüpfelkanälen. Am Grunde der Grübchen a, b je eine Spaltöffnung. Unter der Epidermis ein 1- bis 2-schichtiges, mäßig dickwandiges Hypoderm (H), an den Spaltöffnungen unterbrochen. HC ein Harzgang, mit Epithel und dickwandiger Scheide. Das Uebrige ist Chlorenchym mit Membranfalten (Armpalisadenzellen); die Chloroplasten sind nur in einem Teil der Zellen eingetragen. Nach Kny.

hier drei Haupt-Konstruktionstypen unterscheiden. Beim ersten, am wenigsten vollkommenen Typus (u. a. durch viele Palmen und einige Dikotylen vertreten) findet sich das Sklerenchym nur in Form von Leitstrangbelegen und erreicht nirgends die Epidermis (Fig. 65). Da aber die Leitstränge



Fig. 65. Rhapis flabelliformis (Palmae). Querschnitt durch den peripherischen Teil des Stammes. 20/1. p Leitstränge, s Sklerenchym, r Rinde. Nach Schwendener.

oder doch die Mehrzahl derselben der Oberfläche sehr nahe liegen, so gilt das auch für die Hauptmasse des Sklerenchyms; seine zentrifugale Tendenz kommt überdies darin zum Ausdruck, daß die Belege auf die Außenseite der Leitstränge beschränkt oder doch hier stärker sind als auf der Innenseite, und daß, wenn mehrere Schichten von Leitsträngen vorhanden sind, die Sklerenchymbelege um so mächtiger werden, je peripherischer sie liegen. — Bei dem zweiten Typus (viele Cyperaceen und Juncaceen, Fig. 66) reichen die äußeren Sklerenchymbelege aller oder einiger Leitstränge bis an die Epidermis, oder es sind außer den Sklerenchymbelegen auch isolierte subepidermale Sklerenchymstränge vorhanden. — Bei dem dritten Typus, welcher am meisten verbreitet ist (Stengel der meisten Monokotylen und vieler krautiger Dikotylen), bildet das Sklerenchym einen kontinuierlichen Hohlzylinder (Fig. 67,

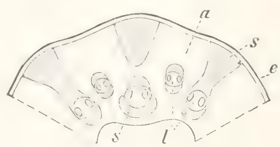


Fig. 66. Juncus glaucus. Querschnitt durch den Oberteil des hohlen Stengels. 45/1. s Sklerenchym, l Leitstränge, a grünes Rindengewebe, e Epidermis. Nach Haberlandt.

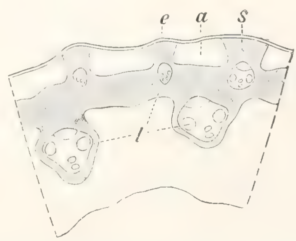


Fig. 67. Molinia coerulea (Gramina). Querschnitt des hohlen Stengels. 70/1. Bedeutung der Zeichen wie in Fig. 66. Nach Schwendener.

auch Fig. 59A, S. 1193). Der Hohlzylinder stellt theoretisch die vollkommenste Anordnung des Materials behufs Erzielung allseitiger Biegungsfestigkeit dar; ein Hohlzylinder z. B., dessen Wanddicke $^1/_{10}$ seines Radius beträgt, ist $9^1/_2$ mal biegungsfester als ein Vollzylinder mit gleicher Querschnittsfläche. Der Sklerenchym-Hohlzylinder liegt nun freilich fast nie direkt unter der Epidermis, sondern ist von ihr durch Chlorenchym getrennt; da aber die Dicke des letzteren mitsamt der Epidermis meist nur $^1/_{10}$ bis $^1/_{25}$ des Stengelradius ausmacht, so wird hierdurch die festigende Wirkung des Sklerenchyms nur wenig vermindert. Bei den Gräsern, deren Halme bei ihrer außerordentlichen Schlankheit besonders biegungsfest gebaut sein müssen, ist der Sklerenchym-Hohlzylinder noch mit äußeren Längsrippen versehen, welche bis zur Epidermis reichen und den Mantel von Chlorenchym in eine Reihe von Längsstreifen teilen (Fig. 67).

IV. Das verholzte Sklerenchym. Das verholzte Sklerenchym bildet die zweite Abart der Festigungsgewebe, welche übrigens dem unverholzten Sklerenchym sehr nahe steht und durch Uebergänge mit ihm verbunden ist. Es findet sich in typischer Ausbildung vornehmlich im Holz, bei dessen Besprechung (Kapitel 13) wir noch auf dieses Gewebe zurückkommen. Seine spezifische Eigentümlichkeit bildet die starke Verholzung der Membran und ihre hierdurch bedingte Starrheit; dank dieser Eigenschaft bildet das verholzte Sklerenchym das wesentliche Element zur Herstellung der Festigkeit gegen longitudinalen Druck, wozu das unverholzte Sklerenchym mit seinen biegsamen Membranen ungeeignet ist. Es hat daneben auch die Biegungsfestigkeit herzustellen, welche für die Stämme und Aeste unentbehrlich ist; hierzu ist es aber wegen seiner sehr geringen Dehnbarkeit weniger gut befähigt, und deshalb setzen die Stämme und Aeste der Biegung zwar einen großen Widerstand entgegen, wenn aber die wirkende Kraft groß genug ist, um doch eine Biegung zu bewirken, so erfolgt alsbald ein Bruch.

Der Bau des Gewebes und der einzelnen Fasern ist im übrigen im wesentlichen der gleiche wie beim unverholzten Sklerenchym. Die Fasern sind durchschnittlich kürzer, die Membran ist oft weniger stark verdickt, so daß ein relativ geräumiges Lumen erhalten bleibt; in solchem Fall können die Fasern auch im fertig ausgebildeten Zustande lebend bleiben, und sie können sich nach Abschluß der Membranverdickung noch durch ein paar dünne Querwände kammern, so daß die Faser mehrzellig wird (Fig. 160, S. 1264). Die lebend bleibenden Sklerenchymfasern vermögen ziemlich reichlich kleinkörnige Stärke oder fettes Oel zu bilden; zu ihrer Funktion als festigendes Gewebe kommt alsdann die Speicherung von Reservestoffen als Nebenfunktion hinzu.

V. Das Kollenchym. Das Kollenchym unterscheidet sich von dem Sklerenchym am auffallendsten durch die nur lokale Verdickung der Zellmembran. Entweder ist die Membran nur an den Längskanten, wo drei oder mehr Zellen zusammenstoßen, mehr oder weniger stark verdickt, während die dazwischen liegenden, je zweien Zellen gemeinsamen Längsstreifen gar nicht oder nur unbedeutend verdickt werden (Eckenkollenchym, Fig. 68A); oder aber die tangentialen Wände sind in ganzer Ausdehnung verdickt, während die Radialwände dünn bleiben (Plattenkollenchym, Fig. 68 C). Beide

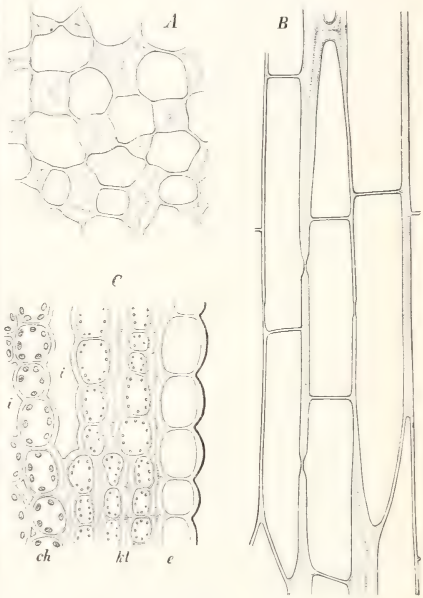


Fig. 68. Kollenchym. A Eckenkollenchym des Blattstiels von Salvia sclarea im Querschnitt, B dasselbe im Längsschnitt (der Schnitt ist teils durch die dicken, teils durch die dünnen Membranpartien gegangen). C Astrantia major, Blattstielquerschnitt; e Epidermis, kl Plattenkollenchym, ch Chlorenchym, i Interzellularen; die winzigen Chloroplasten des Kollenchyms und die größeren des Chlorenchyms sind eingetragen. Frei nach Haberlandt.

gewähren im Querschnitt ein sehr charakteristisches Bild, welches durch einen eigenartigen Glanz der verdickten Membranpartien noch auffallender wird. Das Zellumen

ist ziemlich geräumig, meist mindestens von gleichem Durchmesser wie die verdickten Membranpartien. Die Zellen sind stets lebend, mit wandständigem Protoplasma und Zellsaft, und führen in der Regel kleine Chloroplasten in mäßiger Menge. In typischen Fällen besteht auch das Kollenchym aus mehr oder weniger spitzen Fasern, welche bis zu 2 mm Länge erreichen; die Fasern sind aber oft durch dünne Querwände in eine Reihe gestreckt parenchymatischer Zellen gekammert.

Wenn die dünneren Membranpartien des Kollenchyms doch ein wenig verdickt sind, so enthalten sie spaltenförmige Tüpfel; diese Tüpfelform ist also für die Festigungsgewebe ebenso charakteristisch, wie die Hoftüpfel für die Gefäße. Die Spaltentüpfel sind aber im Kollenchym nicht schräg, wie bei den Sklerenchymfasern, sondern meist längs gerichtet, was auf eine abweichende feinste Struktur der Membran hinweist.

Die Membran der Kollenchymzellen ist stets unverholzt; sie besteht aus einer eigentümlichen, wasserreichen und weichen Zellulose-Modifikation. In mechanischer Hinsicht weicht sie von derjenigen des unverholzten Sklerenchyms hauptsächlich durch ihre weit niedrigere Elastizitätsgrenze wesentlich ab: schon bei einer Belastung von $1^1/_2$ bis 2 kg pro Quadratmillimeter Membranquerschnitt findet eine bleibende Verlängerung statt.

Wegen seiner relativ schwachen und nur partiellen Membranverdickung und namentlich infolge der niedrigen Elastizitätsgrenze ist das Kollenchym, obwohl dem Grundgewebe an Zugfestigkeit noch weit überlegen, doch ein minderwertiges Festigungsgewebe. Es bietet aber gegenüber dem Sklerenchym den Vorteil, daß es, eben dank der niedrigen Elastizitätsgrenze und mäßigen Verdickung der Membran sowie dem lebenden Zustand der Zellen, wachstumsfähig ist; es kann daher auch schon in jungen, noch in Längsstreckung begriffenen Teilen der Organe Verwendung finden.

Das Kollenchym findet sich fast ausschließlich in den oberirdischen Stengeln und Blattstielen krautiger Dikotylen, hier ist es aber sehr verbreitet. Im Gegensatz zum Sklerenchym steht es in der Regel nicht im Zusammenhang mit den Leitsträngen, sondern es bildet einen mehrschichtigen subepidermalen Hohlzylinder, welcher nur unter den Spaltöffnungen auf kurzen Strecken unterbrochen ist (Fig. 121, S. 1235), oder eine Anzahl isolierter subepidermaler Stränge, die mit grünen Längsstreifen von Chlorenchym abwechseln; in Organen mit vorragenden Längsrippen findet es sich mit Vorliebe in diesen (Fig. 122 A, S. 1236). Das Kollenchym hat also eine mehr peripherische, in Rücksicht der Biegungsfestigkeit günstigere Lage als das Sklerenchym, wodurch die in mechanischer Hinsicht geringere Vollkommenheit seiner Struktur teilweise kompensiert wird. Bildet das Kollenchym einen Hohlzylinder, so kommt das Chlorenchym nach innen von diesem zu liegen, was den Lichtzutritt zu ihm beeinträchtigt; die Beeinträchtigung ist aber nicht bedeutend, da das Kollenchym als lebendes Gewebe mit saftführenden Zellen durchsichtig ist, und andererseits wird sie dadurch aufgewogen, daß das Kollenchym selbst Chlorophyll enthält, somit als Nebenfunktion zur Kohlensäureassimilation befähigt ist. Diese Umstände machen es verständlich, daß das Kollenchym eine mehr peripherische Lage einnehmen kann, als das aus toten Zellen bestehende Sklerenchym.

VI. Die Entwickelung der Festigungsgewebe. Sklerenchym und Kollenchym entstehen aus ebensolchem Desmogen (Fig. 13, S. 1158), wie die Leitstränge; in dieser gemeinsamen Abstammung kommt wieder die nahe Verwandtschaft der Festigungs- und Leitgewebe zum Ausdruck. In frühem Entwickelungsstadium sind die Desmogenstränge ganz homogen und untereinander gleichartig, und man kann ihnen nicht ansehen, ob sie einen Leitstrang oder einen Sklerenchymstrang oder endlich einen Leitstrang mit Sklerenchymbelegen bilden werden. Es besteht aber ein Unterschied in der Zeit der Ausbildung der Leitgewebe und des Sklerenchyms: während die Differenzierung der ersteren, wie wir sahen, schon früh anfängt und allmählich fortschreitet, beginnt die Umwandlung des Desmogens zu Sklerenchym erheblich später, nämlich erst dann, wenn die betreffende Partie des Organs ihr Längenwachstum eingestellt hat; das kann auch nicht anders sein, da die Sklerenchymfasern, sobald ihre Verdickung begonnen hat, nicht mehr wachstumsfähig sind. Ferner erfolgt die Ausbildung aller Sklerenchymfasern eines Stranges gleichzeitig (simultan), wieder im Gegensatz zu der sukzedanen Ausbildung des Leitstranges. Wenn also ein Desmogenstrang einen Leitstrang mit Sklerenchymbelegen produzieren soll, so beginnt zunächst in seinem mittleren Teil die Ausbildung der Leitstrangelemente; erst wenn diese soweit fortgeschritten ist, daß die Bildung von nicht dehnbaren Gefäßen einsetzt, fangen die peripherischen Schichten des Stranges an, sich zu Sklerenchym auszubilden.

Obwohl die Zellen eines Desmogenstranges ursprünglich alle ungefähr gleiche Länge haben, sind im ausgebildeten Zustande die Sklerenchymfasern doch meist länger (oft mehrfach länger) als die mit ihnen gleichalterigen Leitstrangelemente. Die Ursache dieses Unterschiedes ist das selbständige, von der Längsstreckung des gesamten Ge-

webes unabhängige Spitzenwachstum der jungen Sklerenchymfasern, durch welches dieselben auch die ihnen eigentümliche schmal-spindelförmige Gestalt annehmen.

Ueber die Entwickelung des Kollenchyms ist nichts Besonderes zu bemerken, außer daß seine Ausbildung, in Anbetracht seiner Wachstumsfähigkeit, schon früher beginnen kann als diejenige des Sklerenchyms.

VII. Anhang: Sklerotische Parenchymzellen und Idioblasten. Wir haben oben nur die typischen, faserförmigen Festigungsgewebe berücksichtigt. Dieselben sind aber durch ganz allmähliche Uebergänge — abnehmende Membranverdickung, größerer Querdurchmesser und geringere Längsstreckung der Zellen, Abstumpfung ihrer Enden, Auftreten kleiner Interzellularen — mit dem parenchymatischen Grundgewebe verbunden, so daß eine scharfe Grenze zwischen diesen beiden Gewebesystemen überhaupt nicht existiert. Solche Uebergangsgewebe können, wenn ihre Anordnung den mechanischen Prinzipien nicht widerspricht, ebenfalls in gewissem Grade festigend wirken, und manche Pflanzen begnügen sich mit solchen Surrogaten der spezifischen Festigungsgewebe.

Andererseits kann auch typisches, isodiametrisches Parenchym den Festigungsgeweben in gewisser Hinsicht ähnlich werden, wenn es der Sklerose unterliegt, worunter allgemein eine mehr oder weniger starke, meist mit Verholzung verbundene Membranverdickung zu verstehen ist. Man nennt ein solches Gewebe sklerotisches Parenchym oder Steinzellen (Fig. 69); es

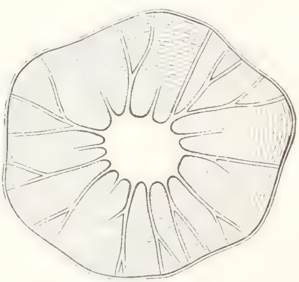


Fig. 69. Eine Steinzelle aus der Schale der Walnuß (Juglans regia), mit Membranschichtung und verzweigten Tüpfelkanälen (die unvollständig dargestellten Tüpfelkanäle verlaufen schräg zur Ebene der Zeichnung). Frei nach Reinke.

ist im Längsschnitt ohne weiteres an der Zellenform, meist aber auch im Querschnitt leicht an dem erheblich größeren Querdurchmesser der Zellen von den Sklerenchymfasern zu unterscheiden. Die dicke, sehr harte, gewöhnlich schön geschichtete Membran ist von zahlreichen zylindrischen (nicht spaltenförmigen) Tüpfelkanälen durchzogen. Wir erwähnen dieses Gewebe hier nur anhangsweise, weil es nur relativ selten eine festigende Wirkung hat und daher nicht zu den spezifischen Festigungsgeweben zu rechnen ist. Es ist zwar sehr gut zu einer bestimmten Art von Festigung, nämlich

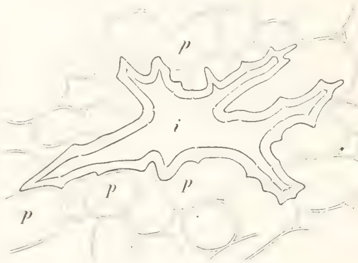


Fig. 70. Aus dem Querschnitt durch die Blattmittelrippe von Camellia japonica. 225/1. i ein verzweigter dickwandiger Idioblast im Parenchym p.

gegen radialen Druck, geeignet, aber nur unter der Bedingung, daß seine Zellen eine zusammenhängende, gewölbeartig geformte Schicht bilden. Das trifft zu in der harten Schale vieler Früchte (Nüsse) und Samen, welche oft nur aus mehreren lückenlosen Schichten von Steinzellen besteht. Wenn aber die Steinzellen in kleinen sandkornartigen Gruppen in weiches Gewebe eingebettet sind, wie das z. B. im Fruchtfleisch der Birne, in den Knollen von Dahlia und besonders häufig in der Rinde von Holzgewächsen der Fall ist, so sind sie in mechanischer Hinsicht ohne Bedeutung; allenfalls können sie durch ihre Härte zum Schutz gegen Tierfraß beitragen. Dasselbe gilt auch von den sehr mannigfaltig geformten, oft verzweigten sklerotischen Zellen, welche einzeln, als Idioblasten, in weiches Parenchym eingestreut sind (Fig. 70), wie das in der Rinde und namentlich in den derben Blättern mancher Pflanzen vorkommt.

Literatur. ***S. Schwendener***, *Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen, 1874.* — ***G. Haberlandt***, *Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen, 1879.* — ***H. Ambronn***, *Ueber die Entwickelungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms. Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik,* **12**, *1881.*

7. Die Grundgewebe.

I. Speichergewebe. II. Chlorenchym. III. Parenchymscheiden.

Die Grundgewebe bilden in den Pflanzenteilen die meist an Volumen weitaus über-

wiegende Grundmasse, welche von dem Hautgewebe bedeckt, von den Leitgeweben und Festigungsgeweben durchzogen wird. Sie bestehen fast stets aus weitlumigen lebenden Zellen von parenchymatischer Form, mit stumpfen Enden (Fig. 71), und werden dann auch Grundparenchym genannt; in Or-

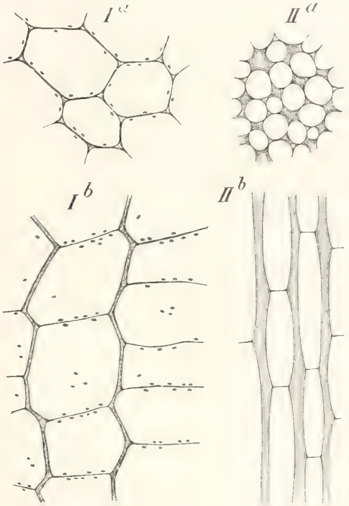


Fig. 71. Grundparenchym: I des Blattstiels von Begonia Rex, mit engen, II der Luftwurzel von Monstera deliciosa, mit weiteren Interzellularen. 90/1. a im Querschnitt, b im Längsschnitt.

ganen, welche vorzugsweise in die Länge wachsen (und das sind die meisten Pflanzenorgane: Stengelinternodien, Blattstiele, Wurzeln), sind die Zellen in regelmäßigen Längsreihen angeordnet und können mehr oder weniger längsgestreckt, bis mehrmals so lang als breit sein. Ihre Membran ist meist dünn und zart, seltener mäßig verdickt und verholzt (Fig. 72),

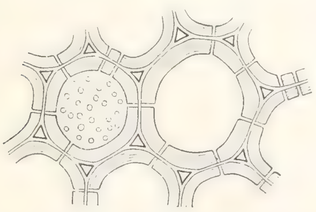


Fig. 72. Dickwandiges verholztes Grundparenchym aus dem Mark eines älteren Stengelteils von Clematis vitalba. 300/1. Frei nach Strasburger.

in welchem Fall sie mit zahlreichen einfachen Tüpfeln von rundem oder elliptischem Umriß versehen ist, welche einen ausgiebigen Stoffverkehr zwischen den Nachbarzellen vermitteln; stärkere, das Lumen erheblich einengende Membranverdickung, wie bei den kürzlich schon besprochenen Steinzellen (S. 1198), ist eine sehr seltene Erscheinung. Im Gegensatz zu allen bisher besprochenen Geweben enthalten die Grundgewebe fast ausnahmslos luftführende, schizogene Interzellularen in jeder Kante oder Ecke, wo mehrere Zellen zusammenstoßen (Fig. 71). Dieselben erreichen einen sehr verschiedenen Grad der Ausbildung: bald sind es nur enge drei- oder vierkantige Kanäle, bald größere Lücken, bald Spalten, welche mehrere Zellen oder selbst ganze Zellschichten voneinander trennen, bald endlich umfangreiche Räume (Lakunen, Luftgänge), welche die Zellen an Durchmesser um das Mehrfache bis Vielfache übertreffen. Mit dem Grade der Ausbildung der Interzellularen hängt es wesentlich zusammen, ob die Zellen im Durchschnitt polygonal mit nur schwach gerundeten Ecken oder mehr oder weniger rundlich bis ganz kreisförmig sind oder kompliziertere Formen mit einwärtsgewölbten Wänden haben.

Die Grundgewebe vereinigen (soweit sie lebend sind, und das ist fast stets der Fall) mehrere verschiedene Funktionen in sich: sie verdunsten Wasser, sie atmen, sie können nach Maßgabe ihres Chlorophyllgehalts Kohlensäure assimilieren, sie stellen durch die Turgeszenz ihrer Zellen die Straffheit saftiger Pflanzenteile her, sie können, wenn ihre Membran verholzt ist, eine gewisse festigende Rolle spielen, usw. Meist tritt keine dieser Funktionen den übrigen gegenüber in den Vordergrund, und es sind daher auch keine Eigentümlichkeiten des Baues vorhanden, welche als spezielle Anpassungen an eine bestimmte Funktion gedeutet werden könnten; die Grundgewebe sind also meist wenig charakteristisch ausgebildet.

I. Die Speichergewebe. Oft fällt freilich eine Funktion besonders in die Augen, welche mit den anderen Funktionen nicht in Widerspruch steht und außer geräumigen lebenden Zellen und hinreichend permeablen Membranen keine besonderen Anpassungen erfordert. Es ist das die Speicherung verschiedener Stoffe, zu welcher die Grundgewebe mit wenigen Ausnahmen befähigt sind; man kann also, wenn man will, die meisten Grundgewebearten als Speichergewebe bezeichnen, nur muß man dabei im Auge behalten, daß diese Bezeichnung in den meisten Fällen nicht eine spezielle Anpassung unter Ausschluß oder doch Beeinträchtigung der anderen Funktionen bedeutet. In den Samen und in denjenigen speziellen Reservestoffbehältern, welche, wie die fleischigen

Blätter der Zwiebeln und viele Knollen, nur einmal funktionieren und nach erfolgter Entleerung absterben, ist das Grundgewebe, aus dem diese Organe ganz vorwiegend bestehen, gewissermaßen nur für die Speicherung von Reservestoffen da; aber auch in allen anderen, ausdauernden Organen der mehrjährigen Pflanzen kann meist das gesamte Grundgewebe zeitweilig große Mengen von organischen Reservestoffen in sich aufspeichern. Dies ist ohne weiteres sichtbar, wenn diese Reservestoffe in unlöslicher Form — als Stärke oder fettes Oel — auftreten, nicht dagegen, wenn sie im Zellsaft gelöst sind, wie die Zuckerarten, Inulin u. a.

In den saftigen Knollen und Zwiebeln stellt auch das Wasser des Zellsaftes einen gespeicherten Reservestoff dar; solche Organe vermögen auch ohne äußere Wasserzufuhr auszutreiben, wobei ihr Wasservorrat für das Wachstum der jungen Triebe verwendet wird. Es existiert aber auch ein besonderes, recht charakteristisch ausgebildetes Gewebe, welches speziell zur Aufspeicherung von Wasser (ohne gleichzeitige Speicherung von plastischen Stoffen) dient. Dieses sogenannte Wassergewebe (Fig. 73, 74) hat eine beschränkte Verbreitung; es kommt hauptsächlich bei solchen Pflanzen vor, welche zeitweilig ohne Wasserzufuhr auskommen müssen, also bei Pflanzen trockener Klimate, Felsenbewohnern, baumbewohnenden Epiphyten. Es besteht aus voluminösen, sehr zartwandigen Zellen, welche außer einem dünnen Plasmawandbeleg nur wässerigen, manchmal mehr oder weniger schleimigen Zellsaft enthalten; Chloroplasten sind spärlich und klein, in typischen Fällen fehlen sie ganz. Eine Eigentümlichkeit, durch welche das Wassergewebe sich von fast allen anderen Abarten der Grundgewebe unterscheidet, ist, daß Interzellularen gänzlich fehlen oder doch sehr eng sind; infolgedessen verliert das Gewebe kein oder so gut wie kein Wasser durch direkte Verdunstung. — Das Wassergewebe kommt nur in grünen Organen vor, nämlich in Blattspreiten oder in fleischigen Stengeln, z. B. der Cactaceen; es grenzt immer unmittelbar an das grüne Chlorenchym, von dem es an Durchschnitten sich durch seine Farblosigkeit und Durchsichtigkeit auffallend abhebt. In dickfleischigen Organen nimmt es den zentralen Teil ein (Fig. 112, S. 1228), in flachen Blattspreiten liegt es peripherisch, in einer bis mehreren Zellschichten zwischen der Epidermis und dem Chlorenchym (Fig. 73, 74); in beiden Fällen bildet es oft die Hauptmasse des Organs.

Genetisch gehört das peripherische Wassergewebe bei manchen Pflanzen zur Epidermis und bildet die inneren Schichten der mehrschichtigen Epidermis; bei anderen Pflanzen ist das nicht der Fall. Seine Herkunft kann oft auch noch im erwachsenen Zustande aus der Anordnung der Zellen erschlossen werden; ist nämlich das Wassergewebe von der Epidermis unabhängig entstanden, so pflegen seine Zellen mit denen der Epidermis zu alternieren (Fig. 73); ist dagegen das Wassergewebe durch tangentiale Teilungen aus einer gemeinsamen Mutterzellschicht mit der Epidermis hervorgegangen, so pflegen die Zellen beider in radialen Reihen zu liegen (Fig. 74, oben). Die Regelmäßigkeit der Anordnung kann aber auch verwischt werden, wenn die Epidermiszellen noch nachträglich Quer- und Radialteilungen erfahren (Fig. 74, unten). Die Epidermiszellen sind, unabhängig von der Herkunft des angrenzenden Wassergewebes, meist diesem ähnlich ausgebildet und nehmen an seiner Funktion teil. Manchmal kann übrigens auch die Epidermis allein, obwohl einschichtig, die Rolle des Wassergewebes als Nebenfunktion übernehmen; sie zeichnet sich in solchem Fall durch voluminöse, dünnwandige Zellen aus (Fig. 14, S. 1160).

Das Wassergewebe funktioniert als ein lokales Wasserreservoir, aus dem die übrigen Gewebe, vor allem das Chlorenchym, zur Zeit des Wassermangels ihren Transpira-

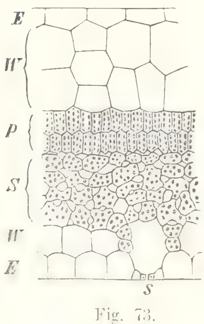


Fig. 73.

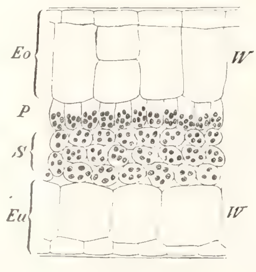


Fig. 74.

Fig. 73 und 74. Blattquerschnitte. Fig. 73 von Tradescantia discolor, Fig. 74 von Begonia manicata. 150/1. E Epidermis, W Wassergewebe, P Palissadenparenchym, S Schwammparenchym; Eo, Eu mehrschichtige Epidermis der Ober- und Unterseite. Nach Pfitzer.

tionsverlust decken. Man kann sich davon überzeugen, wenn man ein abgeschnittenes Blatt an der Luft liegen läßt: die stattfindende Schrumpfung erfolgt ausschließlich oder doch vorwiegend auf Kosten des Wassergewebes, dessen dünne, durch den Turgordruck gedehnte Zellmembranen sich nach Maßgabe des Wasserverlustes zunächst elastisch kontrahieren und weiterhin sogar harmonikaartig einfalten; das Chlorenchym hingegen bewahrt den turgeszenten Zustand seiner Zellen, welcher eine notwendige Bedingung der Kohlensäureassimilation ist. Bei erneutem Wasserzutritt füllen sich dann die Wassergewebszellen von neuem und erlangen ihren Turgor wieder. Diese Fähigkeit, selbst ziemlich weitgehenden zeitweiligen Wasserverlust ohne Schaden zu ertragen und den Wasservorrat bei Gelegenheit leicht wieder zu ergänzen, ist eine spezifische Eigenschaft des Wassergewebes.

Im Anschluß an die Gewebe, welche organische Stoffe resp. Wasser speichern, sei das den Wasser- und Sumpfpflanzen eigentümliche Aërenchym besprochen, welches als Luftspeichergewebe betrachtet werden kann, obwohl die Luft hier nicht in den Zellen (welche lebend sind), sondern in den enorm entwickelten Interzellularen enthalten ist. In den submersen Pflanzenteilen ist der Gasaustausch, namentlich die Zufuhr des zur Atmung notwendigen Sauerstoffs, sehr erschwert; der Sauerstoff muß entweder auf oft weite Entfernung hin von den in die Luft ragenden Teilen her zugeführt werden (wofern die Pflanze solche besitzt), oder er muß diosmotisch aus dem umgebenden Wasser aufgenommen werden, welches aber, infolge der geringen Löslichkeit des Sauerstoffs, sehr arm daran ist. In beiden Fällen ist es also nützlich, daß die untergetauchten Teile weite, zusammenhängende Luftgänge enthalten, welche vor allem ein ausgiebiges lokales Luftreservoir bilden, und daneben eventuell auch als geräumige Bahnen für den Zutritt frischer Luft aus den über das Wasser ragenden Partien dienen. Bei denjenigen Wasserpflanzen, welche ganz submers sind oder auf der Wasseroberfläche schwimmende Blätter haben, besteht ein weiterer Nutzen der großen eingeschlossenen Luftmengen darin, daß dieselben die Organe spezifisch leicht machen und sie an der Oberfläche resp. in den oberen, hinreichend durchleuchteten Wasserschichten halten.

Meist ist das Aërenchym lamellös gebaut, d. h. es enthält Lufträume von polygonalem oder rundlichem Querschnitt, welche voneinander durch kontinuierliche dünne, meist aus nur einer Schicht lebender Zellen bestehende Lamellen getrennt sind. Bei den Wasserpflanzen besteht gewöhnlich die Hauptmasse der Organe aus solchem sehr lockerem lamellösem Parenchym, und nur ein paar peripherische Zellschichten sowie die Leitstränge mit dem sie direkt umgebenden Grundgewebe haben ein dichteres Gefüge. Im einfachsten Fall (in dünnen Organen) ist nur ein Kreis großer Lufträume vorhanden (Fig. 75); dickere Organe enthalten mehrere bis viele Schichten von Lufträumen, und im Querschnitt sieht man schon mit bloßem Auge das zierliche Netzwerk von Lamellen (ein gutes Beispiel gewähren die Blattstiele der weißen und gelben Teichrosen, Nymphaea alba und Nuphar luteum, Fig. 76). In

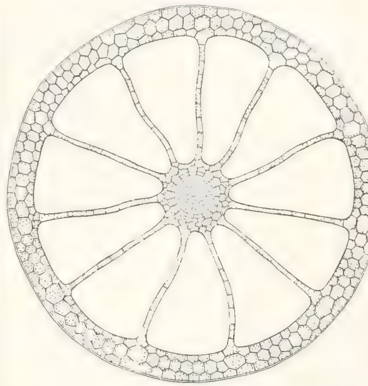


Fig. 75. Elatine Alsinastrum. Stengelquerschnitt. Schwach vergrößert. Frei nach Reinke.

langgestreckten Organen haben die Lufträume die Form längsverlaufender Gänge; dieselben sind stellenweise von queren Diaphragmen unterbrochen, welche aus einer Zellschicht bestehen und von Interzellularen durchsetzt sind, so daß die einzelnen Kammern des Luftganges miteinander doch in offener Verbindung stehen.

Weit seltener ist das spongiöse Aërenchym[1]), welches auf die Wurzeln und auf die unteren submersen Stengelpartien einiger Sumpfpflanzen beschränkt ist und um diese Organe einen dicken, ganz lockeren und weichen, schneeweißen Mantel bildet (Fig. 77). Dieses Gewebe besteht aus konzentrischen tangentalen Zellschichten, die durch breite Luftmäntel getrennt sind und nur durch einzelne, zu langen zylindrischen Armen ausgewachsene Zellen in Verbindung miteinander stehen.

[1]) Ursprünglich wurde der Name Aërenchym nur diesem Gewebe gegeben; es erscheint aber zweckmäßiger, ihn (nach dem Vorgang von Haberlandt) auf alle „Luftspeichergewebe" auszudehnen.

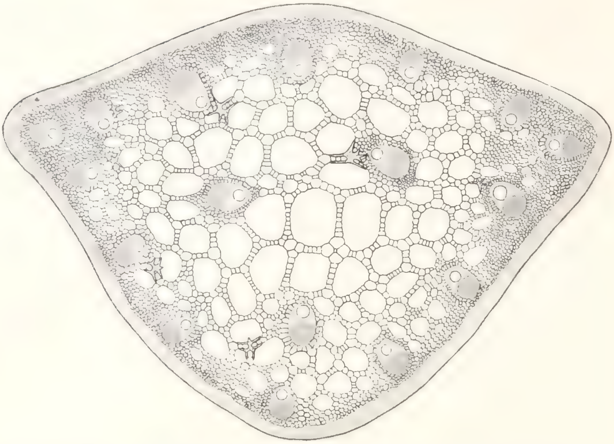


Fig. 76. Gelbe Teichrose (Nuphar luteum). Querschnitt des Blattstiels. Das dichte, kleinzellige peripherische Gewebe schraffiert. 13/1.

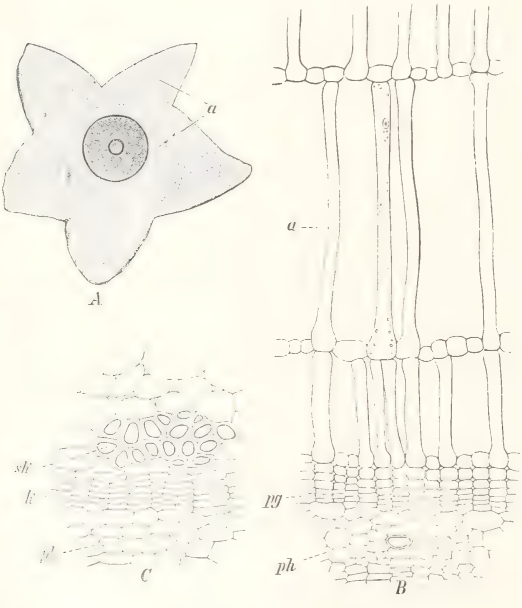


Fig. 77. Aërenchym von Jussieua peruviana. A Querschnitt eines submersen Stengels. In natürlicher Größe. Mit dickem rissigem Aërenchymmantel a. B Innere Schicht des Aërenchyms (a) eines solchen Stengels. Im Querschnitt. 150/1. pg das Phellogen. Innen grenzt der Bast ph an. C Zum Vergleich die entsprechende Partie eines Stengels von trockenem Standort. 150/1. Anstatt des Aërenchyms eine dünne Korkschicht k; nach innen davon der Bast ph, nach außen die primäre Rinde. Nach Schenck.

In den meisten Fällen ist das spongiöse Aërenchym dadurch besonders merkwürdig, daß es von einem eigenen sekundären Meristem (Fig. 77, pg) produziert wird, welches dem Phellogen ganz homolog ist; befindet sich ein zur Aërenchymbildung befähigter Stengel auf trockenem Boden, so produziert dieses Meristem statt des Aërenchymmantels eine dünne Schicht typischen Korkes, und wenn ein Stengel nur teilweise unter Wasser ist, so setzt sich das Aërenchym des submersen Teils oben in den Kork fort. Der gewaltige Unterschied der beiden Produkte hängt

also nur von der weiteren Entwickelung ab, welche die jungen Tochterzellen des Phellogens durchmachen, je nachdem der Pflanzenteil von Luft oder Wasser umgeben ist, — ein merkwürdiges, aber freilich extremes Beispiel für den Einfluß, welchen das Medium auf die Ausbildung der Gewebe haben kann.

II. Das Chlorenchym. Unter diesem Namen versteht man diejenigen Abarten der Grundgewebe, welche so reichlich Chloroplasten enthalten, daß sie makroskopisch deutlich grün erscheinen.

Spärliche und meist kleine Chloroplasten können zwar in allen möglichen lebenden und dem Licht zugänglichen Geweben vorkommen; aber nur in den hier als Chlorenchym zusammengefaßten Geweben sind sie so zahlreich und groß, daß der Chlorophyllreichtum ein wesentliches Merkmal der Gewebe darstellt und für ihre Funktion bestimmend ist.

Die Hauptfunktion oder doch eine der hauptsächlichen Funktionen des Chlorenchyms besteht in der Zersetzung der Kohlensäure und der Assimilation ihres Kohlenstoffs zu Kohlehydraten; diese Funktion kann einen mikroskopisch sichtbaren Ausdruck in der Ablagerung kleiner Stärkekörner innerhalb der Chloroplasten finden, wozu es aber nur bei bestimmten (wenn auch wohl den meisten) Pflanzen kommt und zwar nur dann, wenn die Produktion von Kohlehydraten deren Verbrauch und Ableitung zeitweilig übertrifft. Da die Kohlensäurezersetzung nicht nur vom Chlorophyll, sondern auch vom Licht abhängt, so ist damit auch die Verbreitung und Lage des Chlorenchyms gegeben: es findet sich nur in oberirdischen Organen, und zwar an hinreichend durchleuchteten Stellen derselben, d. i. also nahe der Peripherie. Nur vor durchsichtigen Geweben, wie das Wassergewebe und Kollenchym, tritt es manchmal zurück (seltener auch vor einer dünnen Sklerenchymschicht); sonst liegt es direkt unter der Epidermis in mehr oder weniger dünner Schicht, und bei schwach beleuchteten Pflanzen kann, wie wir schon sahen, auch die Epidermis selbst den Charakter von Chlorenchym annehmen und an seiner Funktion sich beteiligen.

Allgemeine Charaktere jedes Chlorenchyms sind — außer dem Chlorophyllreichtum — die zarte unverholzte Membran und nicht zu enge Interzellularen, durch welche die zu verarbeitende Kohlensäure zu jeder einzelnen Zelle Zutritt erhält. Die Chloroplasten bilden stets nur e i n e Schicht in dem wandständigen Protoplasma; das ist verständlich, weil sie sonst einander beschatten würden. Die Form der Zellen ist verschieden: isodiametrisch, mäßig gestreckt, oder abgeplattet-tafelförmig, und ebenso wechselnd ist ihre Anordnung und Richtung; alles dies wechselt je nach der Pflanze, ist aber für die Species konstant und charakteristisch.

Das Chlorenchym, namentlich in den Blättern, ist aber nur selten in seiner ganzen Masse gleichartig ausgebildet. Gewöhnlich nimmt von der Peripherie zum Zentrum des Organs oder (in Blättern) von der Oberseite nach der Unterseite der Chlorophyllreichtum ab, die Lockerheit der Gewebestruktur zu, und oft sind die Unterschiede so bedeutend, daß es zu einer Differenzierung in zwei mehr oder weniger verschiedene Gewebe kommt. Im typischen Fall, welcher in den Blattspreiten, namentlich bei den Dikotylen, dominiert, zerfällt das Chlorenchym in zwei sehr verschiedene (obwohl meist durch Uebergangsschichten verbundene) Gewebearten, das Palissadenparenchym und das Schwammparenchym, von denen ersteres sich an der Oberseite, letzteres an der Unterseite der Blattspreite befindet.

Das P a l i s s a d e n p a r e n c h y m besteht aus mehr oder weniger gestreckten, senkrecht zur Blattfläche orientierten Zellen, welche in ein bis drei Schichten (Etagen) unter der oberseitigen Epidermis liegen (Fig. 78, p) oder nur durch chlorophyllfreies Gewebe (Wassergewebe, Hypoderm) von ihr getrennt sind (P, Fig. 73, 74, S. 1200). Ihre Länge übertrifft den Querdurchmesser meist um das Doppelte bis Mehrfache; ihre Form ist zylindrisch, in der Mitte etwas tonnenförmig angeschwollen oder nach unten trichterförmig verjüngt. In Querschnitten (Fig. 78) scheint das Gewebe meist ziemlich dichtgefügt und nur von schmalen Interzellularen durchzogen zu sein; in einem parallel zur Blattfläche, also senkrecht zur Längsachse der Palissaden geführten Schnitt (Fig. 79 A) zeigt sich jedoch, daß sie ungefähr kreisförmigen Querschnitt haben und einander seitlich gar nicht oder doch nur in schmalen Längsstreifen berühren; zum größten Teil sind die Zellen also von luftführenden Interzellularen umgeben, und das ist wichtig, weil aus diesen die zu assimilierende Kohlensäure aufgenommen wird.

Die Zellen zeichnen sich durch außerordentlichen Reichtum an Chloroplasten aus. Die scheibenförmigen, linsenförmigen oder plankonvexen Körner kleiden die Seitenwände (durch welche die Kohlensäure zutritt) in so dichter Schicht aus, daß sie nur durch schmale Plasmastreifen voneinander getrennt sind und oft durch den gegenseitigen Druck polygonale Umrisse erhalten. Die der Blattfläche parallelen Querwände hingegen, mit denen die Palissaden an die Epidermis und an die nächstinnere Chlorenchymschicht grenzen, sind meist von Chloroplasten entblößt.

Wenn mehr als eine Etage von Palissaden vorhanden ist, so pflegen die Zellen der obersten

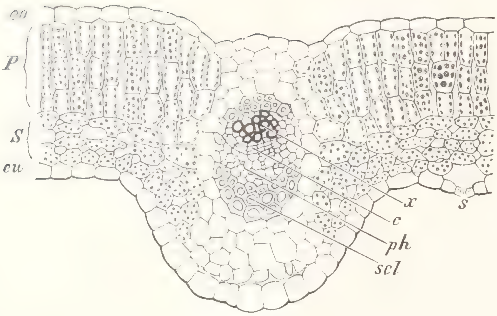


Fig. 78. Querschnitt durch ein Blattstück des Rettigs (Raphanus sativus), mit einem Nerv zweiter Ordnung. eo, eu Epidermis, s Spaltöffnung, P Palissadenparenchym, S Schwammparenchym, x Xylem, c Kambium, ph Phloem, scl Sklerenchymbeleg des Leitstranges. Frei nach Haberlandt.

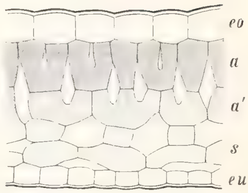


Fig. 80. Querschnitt durch ein Blatt des Hollunders (Sambucus nigra). Das Chlorenchym schraffiert. a Armpalissaden, a′ Uebergangsschicht, s Schwammparenchym. Frei nach Haberlandt.

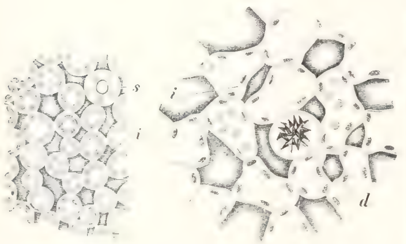


Fig. 79. Flächenschnitte durch ein Blatt von Camelia japonica. A durch das Palissadenparenchym, B durch das Schwammparenchym. 220/1. i Interzellularen, s Querdurchschnitt eines säulenförmigen dickwandigen Idioblasten, d Zelle mit einer Druse von Calciumoxalat.

Etage am schmälsten und längsten und zugleich am chlorophyllreichsten und am dichtesten gelagert zu sein, während die unterste Schicht in jeder Hinsicht am wenigsten typisch ausgebildet ist; oft nähern sich ihre Zellen der isodiametrischen Form und bilden einen Uebergang zum Schwammparenchym. Häufig neigen die Palissaden der oberen Schicht nach unten etwas zusammen und sitzen zu mehreren der breiteren Außenfläche einer Zelle der zweiten Schicht auf, und dasselbe kann sich beim Uebergang von der zweiten Schicht zur dritten resp. zu der angrenzenden Schwammparenchymschicht wiederholen.

Das Palissadenparenchym entsteht aus isodiametrischen Zellen, welche sich vor Abschluß der Gewebedifferenzierung mehrmals durch zur Blattfläche senkrechte Wände teilen, worauf dann noch eine gewisse Streckung der Tochterzellen in der gleichen Richtung erfolgen kann; so kommt die charakteristische Palissadenform zustande. Die stattfindende Kammerung der Mutterzellen kann man als eine Einschaltung mehrerer Radialwände auffassen, durch welche die Gesamtoberfläche der Membranen bedeutend vergrößert wird; und das ist wichtig, weil so eine entsprechend größere Menge von Chloroplasten Platz finden kann. Es ist interessant, daß bei einigen Pflanzen eine analoge, wenn auch geringere Vergrößerung der mit Chloroplasten bedeckten Fläche in anderer Weise, ohne Zellteilungen, erreicht wird; die Zellen sind hier isodiametrisch, ihre Membran trägt aber eine oder mehrere zur Blattfläche senkrechte Leisten oder schmale Falten, welche, von der Außenwand oder auch von der Innenwand ausgehend, tief in das Lumen eindringen und dasselbe in eine Anzahl unvollständiger Kammern teilen (Fig. 80, vgl. auch Fig. 64, S. 1195). Solche Zellen, welche das Palissadenparenchym anderer Pflanzen vertreten, hat man Armpalissadenzellen genannt.

Das Schwammparenchym (Fig. 78, 73, 74, S) zeichnet sich vor allem durch seinen sehr lockeren Bau aus; unter allen Geweben der Landpflanzen erreichen hier die Interzellularen die größte Ausbildung. Die Zellen sind im einfachsten Fall ungefähr kugelig (Fig. 74) und berühren sich mit kleinen kreisförmigen Partien ihrer Oberfläche. Im typischen Fall aber haben die Zellen mehr oder weniger wellige Umrisse, mit einwärtsgewölbten Wänden, und stehen miteinander nur durch kürzere oder längere Aussackungen in Verbindung; der weitaus größte Teil ihrer Oberfläche grenzt daher an Interzellularen, welche ebensoviel oder selbst erheblich mehr Raum einnehmen als die Zellen, und zugleich ist die Oberfläche der Zellen im Verhältnis zu ihrem Volumen eine relativ große. Allerdings ist diese Struktur im Querschnitt des Blattes oft nicht merklich und nur im Flächenschnitt zu sehen (Fig. 79 B), weil die Aussackungen

der Zellen nur in der der Blattfläche parallelen Ebene liegen. — Chloroplasten sind zwar reichlich vorhanden, aber doch weniger zahlreich als im Palissadenparenchym, sie bedecken denn auch die Membran nicht in so dichter Schicht wie dort. Zählungen ergaben, daß z. B. im Blatt von Ricinus communis eine Palissadenzelle durchschnittlich 36, eine Schwammparenchymzelle trotz ihres größeren Volumens nur 20 Chloroplasten enthält; auf die ganze Dicke des Blattes berechnet, entfallen pro Quadratmillimeter Blattfläche auf das Palissadenparenchym ca. 403 200, auf das Schwammparenchym ca. 92 000 Chloroplasten, das ist 82% resp. 18% der Gesamtmenge; und auch bei anderen in solcher Weise untersuchten Pflanzen kommen auf das Palissadenparenchym im ganzen zwei- bis sechsmal mehr Chloroplasten als auf das Schwammparenchym.

Wenn man dazu noch berücksichtigt, daß das Palissadenparenchym, da es an der Oberseite des Blattes liegt, viel besser beleuchtet ist, so ist es klar, daß der Löwenanteil der vom Blatt assimilierten Kohlensäuremenge auf das Palissadenparenchym entfällt; dieses ist daher das spezifische Assimilationsgewebe. Zum Schwammparenchym dringt direkt nur das relativ sehr schwache Licht, welches von unten her reflektiert wird; von oben her erhält es nur das Licht, welches bereits durch das Palissadenparenchym hindurchgegangen ist und dessen bei der Kohlensäurezersetzung wirksame Strahlen größtenteils schon von Chloroplasten absorbiert worden sind; von dem aus diesen beiden Quellen stammenden Licht muß dazu noch ein erheblicher Teil an der Oberfläche der Interzellularen reflektiert werden, also nicht in die Zellen eindringen. Das Schwammparenchym ist demnach als Assimilationsgewebe von sekundärer Bedeutung; es dient in dieser Hinsicht gewissermaßen nur dazu, auch diejenigen Reste des auf das Blatt fallenden Lichtes noch auszunutzen, welche nicht in das Palissadenparenchym gelangen oder dasselbe unabsorbiert passieren. Dagegen fällt in erster Linie dem Schwammparenchym eine Aufgabe zu, für welche das Palissadenparenchym in geringerem Grade geeignet ist, — das ist die Transpiration. Jede wasserhaltige Zelle, welche mit einem Teil ihrer Oberfläche an lufthaltige Interzellularen grenzt, muß natürlich Wasserdampf an sie abgeben, solange die interzellulare Luft nicht mit Wasserdampf gesättigt ist. Quantitativ hängt aber diese Verdunstung u. a. offenbar von folgenden Momenten ab: 1. von dem Verhältnis des freien, verdunstenden Anteils der Oberfläche zu demjenigen Teil derselben, welcher an andere Zellen grenzt, 2. von dem Verhältnis der freien Oberfläche zu dem Volumen der Zelle, 3. von dem Verhältnis des Volumens der Interzellularräume zu demjenigen der Zellen. Alle diese Verhältnisse liegen nun in dem typischen Schwammparenchym ganz besonders günstig für die Verdunstung. Dazu kommt in der Regel noch, daß der Wasserdampf aus den Interzellularen des Schwammparenchyms schneller abgeleitet werden kann als aus denen des Palissadenparenchyms, weil bei Landpflanzen die Blattunterseite reichlich mit Spaltöffnungen versehen ist, während solche oberseits meist spärlicher sind und oft ganz fehlen. Der bei weitem größere Teil des von einem Blatte verdunsteten Wasserdampfes stammt demnach aus dem Schwammparenchym. Dieses ist also das spezifische Transpirationsgewebe, während die Kohlensäureassimilation bei ihm erst in zweiter Reihe in Betracht kommen dürfte.

III. Die Parenchymscheiden. So nennen wir zusammenfassend die zusammenhängenden Schichten von meist gestreckt-parenchymatischen Zellen, welche häufig an der Grenze bestimmter Gewebe oder Geweberegionen vorhanden sind und eine Art Scheide um dieselben bilden. Meist sind es entweder die Leitstränge, welche, jeder für sich, von einer Parenchymscheide umgeben sind, oder es findet sich (in Stengeln und Wurzeln) eine gemeinsame Parenchymscheide an der Grenze der zentralen, die Leitstränge enthaltenden Region (des Zentralzylinders) und des peripherischen Grundgewebes (der Rinde). Man unterscheidet diese beiden Arten von Parenchymscheiden als Einzelscheiden und Gesamtscheiden. Durch die regelmäßige Anordnung ihrer annähernd gleichgroßen Zellen, oft auch durch den größeren Durchmesser, den Zellinhalt, oder sonst von den Nachbargeweben abweichende Beschaffenheit der Zellen, fallen diese Scheiden an Querschnitten mehr oder weniger in die Augen. Sie bestehen meist nur aus einer, selten aus zwei Zellschichten. Ihre Zellen sind untereinander lückenlos verbunden, mit anderen Worten, die Scheide ist nicht von radial zu ihr gerichteten Interzellularen durchsetzt. Schon hieraus läßt sich schließen, daß die Parenchymscheiden nicht nur in anatomischer, sondern auch in physiologischer Hinsicht eine Grenze zwischen verschiedenen Geweben oder Geweberegionen bilden. Es muß aber von vornherein bemerkt werden, daß wir über die Funktion der Scheiden meist nicht oder nur unvollkommen unterrichtet sind; Verrichtungen von allgemeiner und wesentlicher Bedeutung können ihnen übrigens in der Regel kaum zukommen, da die Scheiden eine beschränkte Verbreitung haben und nur in bestimmten Organen oder bei bestimmten Pflanzen vorkommen.

Die in den Blättern verlaufenden Leitstränge sind häufig von relativ großzelligen, chlorophyllfreien oder chlorophyllarmen Parenchymscheiden umgeben und durch sie von dem Chlorenchym abgegrenzt (Fig. 114, S. 1228). Man nennt dieselben Leitscheiden, weil es experimentell nachgewiesen ist, daß hauptsächlich in ihnen der Transport der Kohlehydrate stattfindet, welche in dem Chlorenchym produziert werden und aus ihm in diese Scheiden übergehen; ein zeitweiliger Ueberschuß der Zuleitung der löslichen Kohlehydrate über deren Ableitung macht sich oft durch die Bildung kleinkörniger Stärke in den Scheidenzellen bemerkbar. Die Leitscheiden sind also der Funktion nach ein Leitgewebe, während sie nach ihrer Zellform eher zum Grundgewebe gehören; sie sind als ein Uebergang zwischen beiden zu betrachten.

In den jüngeren Stengelteilen vieler Pflanzen findet sich eine Gesamtscheide, welche wegen ihres Stärkegehalts Stärkescheide genannt wird; auch in Blattstielen kann sie am entsprechenden Ort vorhanden sein, ist aber hier meist unvollständig, nur ca. halbkreisförmig. Viel seltener sind Einzelstärkescheiden um die Leitstränge (Fig. 55, S. 1188).

Die Stärkescheiden zeichnen sich durch die Anwesenheit reichlicher, relativ großer Stärkekörner in den Zellen aus, wodurch sie sich von dem übrigen Gewebe recht auffällig abheben. Man hat früher aus diesem Stärkereichtum schließen wollen, daß auch die Stärkescheiden Leitungsbahnen der Kohlehydrate seien, was sich aber als unzutreffend erwiesen hat. Eher dürfen wir in der Stärke der Stärkescheiden einen lokalen Reservestoff sehen, welcher nach Abschluß des Längenwachstums das Material zur Membranverdickung des angrenzenden Sklerenchyms liefert, wobei die Stärke verschwindet; doch kann diese Deutung nicht in allen Fällen zutreffen. Dagegen hat sich neuerdings noch eine weitere Funktion der Stärkescheidenzellen feststellen lassen: sie fungieren als Statocysten und ihre Stärkekörner als Statolithen, welche in geotropischen Pflanzenteilen die Perzeption der Lage des Organs zur Richtung der Schwerkraft vermitteln (Näheres s. im Artikel „Reizerscheinungen der Pflanzen" Bd. VIII, S. 264); diese Funktion ist aber nicht an die Stärkescheiden gebunden, die Statocysten können vielmehr auch an anderen Orten der Organe liegen und anders angeordnet sein.

Die Endodermen[1]) sind die am höchsten differenzierte Abart der Parenchymscheiden. Eine Gesamtendodermis findet sich in den Wurzeln und manchen Stengelorganen an dem gleichen Ort wie die Gesamtstärkescheide[2]); Einzelendodermen umscheiden die Leitstränge in den Stengeln und Blättern verhältnismäßig weniger Pflanzen; von den Arten derselben Gattung (z. B. Equisetum, Ranunculus) können die einen eine Gesamtendodermis, die anderen Einzelendodermen im Stengel haben.

Das charakteristische Merkmal der Endodermis ist die Verkorkung der Membran ihrer Zellen, welche jedoch bei verschiedenen Pflanzen einen ungleichen Grad oder vielmehr eine ungleiche Ausdehnung erreicht. Im einfacheren Fall erstreckt sich die Verkorkung nur auf die radialen Wände (mit denen die Endodermiszellen aneinandergrenzen), meist sogar nur auf ein mehr oder weniger schmales Band derselben (Fig. 124, S. 1237), während die Tangentalwände ganz unverkorkt sind; geeignete Längsschnitte zeigen, daß die verkorkten Bänder in Form eines geschlossenen Ringes jede Zelle der Länge nach umgürten und in der ganzen Endodermis ein zusammenhängendes Netzwerk bilden.[1]) Die verkorkten Bänder sind gewöhnlich in auffallender Weise querwellig (Fig. 81); dank diesem Umstand in Verbindung mit ihrer starken Lichtbrechung lassen sie an nicht allzu feinen Querschnitten kein Licht durchtreten und erscheinen als dickere, dunkle Streifen oder Punkte (je nach ihrer Breite) in den Radialwänden. Man nennt dieselben nach ihrem Entdecker Caspary'sche Streifen oder Punkte.



Fig. 81. Endodermis einer Monokotylenwurzel im Tangentalschnitt. Halbschematisch. In den kurzen Durchlaßzellen ist das reichliche Protoplasma angedeutet. Der Streif p liegt über einem Phloemstrang. Frei nach Schwendener.

[1]) Oft auch Schutzscheiden genannt, was aber ein wenig treffender und eher irreführender Name ist.

[2]) Ueber die Exodermis (äußere Endodermis) der Wurzeln vgl. Kapitel II.

[1]) Nach neueren Untersuchungen sind diese Bänder nicht verkorkt, sondern verholzt.

Oft haben die Endodermiszellen den obigen Bau nur in der Jugend, während später eine ringsumgehende Verkorkung eintritt. Die Membran hat alsdann eine ähnliche Struktur wie in den Korkzellen, d. h. sie enthält eine dünne Suberinlamelle, welche innen von einer Zelluloselamelle ausgekleidet ist, während die Suberinlamellen benachbarter Endodermiszellen voneinander durch eine zarte Mittellamelle getrennt sind; in den Caspary-schen Streifen ist jedoch auch die Mittellamelle verkorkt, so daß hier die beiderseitigen Suberinlamellen miteinander unmittelbar verbunden sind. Die Verkorkung der Membran ist stark genug, um dieselbe schwer durchlässig für wasserlösliche Stoffe zu machen, sie führt aber nicht, wie bei dem Korkgewebe, zum Absterben des Protoplasmas; die Endodermiszellen bleiben lebend, sie vermögen eventuell dem Dickenwachstum des umschlossenen Gewebekomplexes zu folgen und dabei sogar sich durch Radialwände zu teilen. Sie führen aber, im Gegensatz zu der Stärkescheide, keine Stärkekörner (auch dann nicht, wenn nur die Caspary'schen Streifen verkorkt sind).

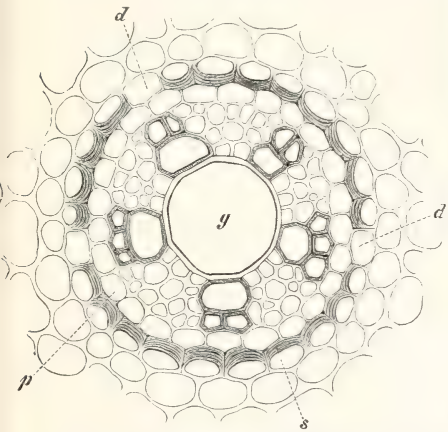


Fig. 82. Zentralzylinder der Wurzel von Allium ascalonicum. s Endodermis mit verdickter Innenwand, d Durchlaßzellen, p Perizykel, g großes zentrales Gefäß. Nach Haberlandt.

Bei manchen Pflanzen, vorzugsweise Monokotylen, kommt ferner noch eine mehr oder weniger erhebliche Verdickung und eventuell Verholzung der Zelluloselamelle hinzu (Fig. 82). Die Verdickung ist bald ringsum gleichmäßig, bald beschränkt sie sich nur auf die Innenwand der Zellen oder auf diese und die Seitenwände, während die Außenwand dünn bleibt; es kommt so eine sehr zierliche und auffallende Struktur der Endodermis zustande.

Oft finden sich in der Endodermis einzelne Durchlaßzellen eingestreut, in denen die ringsumgehende Verkorkung unterbleibt; sind die Zellmembranen im allgemeinen verdickt, so bilden diese Zellen auch hierin eine Ausnahme, und fallen dann umso mehr als Lücken in der Endodermis in die Augen (Fig. 82). An Längsschnitten zeigt es sich, daß die Durchlaßzellen sich oft auch durch kurze, isodiametrische Form vor den übrigen gestreckten Endodermiszellen auszeichnen (Fig. 81).

Die Verteilung der Durchlaßzellen ist nicht zufällig, sondern steht in gewisser Beziehung zu den Leitsträngen resp. zu deren Struktur. In Einzelscheiden liegen sie beiderseits von der Mediane des Leitstranges ungefähr an der Grenze des Xylems und Phloems; in den Wurzeln, wo die Xylem- und Phloemgruppen auf alternierenden Radien liegen, kommen Durchlaßzellen in der Gesamtendodermis nur über den ersteren vor. In den Stengelorganen, wo die Leitstränge in einem Kreise angeordnet sind, kommt es vor, daß die Gesamtendodermis nur streifenweise ausgebildet ist, und zwar liegen die Endodermisstreifen über den Leitsträngen, die Lücken hingegen, welche hier recht breit sein können, entsprechen den Zwischenräumen zwischen den Leitsträngen.

Die Funktion der Endodermen ist noch recht rätselhaft. Klar ist, daß durch die Verkorkung ihrer Membran der Stoffaustausch zwischen den durch eine Endodermis voneinander getrennten Geweben wesentlich erschwert werden muß; selbst da, wo die Verkorkung sich nur auf die Caspary'schen Streifen beschränkt, ist sie nicht gleichgiltig, denn sie verhindert den Durchtritt von Wasser und gelösten Stoffen durch die Mittellamelle zwischen den Endodermiszellen. Vermutlich handelt es sich, allgemein gesagt, um eine Einengung der Bahnen des Stofftransports resp. um Verhinderung oder Regulierung des Austritts der transportierten Stoffe aus den Leitungsbahnen; im einzelnen ist aber der Nutzen unklar, um so mehr als die Endodermen nur eine beschränkte Verbreitung haben. Auch über die Bedeutung der lokalen Unterbrechung der Endodermen durch Durchlaßzellen läßt sich vorderhand nichts bestimmtes sagen.

Literatur. ***E. Pfitzer,*** *Ueber die mehrschichtige Epidermis. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik,* **8.** — ***H. Schenck,*** *Ueber das Aërenchym (daselbst,* **20,** *1889).* — ***G. Haberlandt,*** *Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen (daselbst,* **13,** *1881).* — ***R. Caspary,*** *Bemerkungen über die Schutzscheide usw. (daselbst,* **4,** *1865).* — ***S. Schwendener,*** *Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandlungen der Berliner Akademie, 1882.* — *Ueber das Chlorenchym siehe ferner einige der in Kapitel* **9** *genannten Werke.*

8. Exkretionsorgane und Exkretbehälter.

I. Allgemeines. II. Aeußere Exkretionsorgane. III. Interzellulare Exkretbehälter. IV. Zellulare Exkretbehälter.

I. Allgemeines. Im Chemismus der Pflanzen werden, außer den zum Aufbau der Zellen notwendigen Baustoffen und den früher oder später wieder im Stoffwechsel verwerteten plastischen Stoffen, auch mannigfache Nebenprodukte gebildet, welche keine Verwendung in den Lebensprozessen finden; sie sind für den Chemismus der Pflanze ohne weitere Bedeutung und sind vom physiologisch-chemischen Standpunkt als Exkrete zu bezeichnen. Hierher gehören Kieselsäure, Calciumkarbonat, Oxalate, ätherische Oele, Harze, Alkaloide, viele Gerbstoffe und Schleime und noch manche andere Stoffe, vielleicht die große Mehrzahl der zahllosen organischen Pflanzenstoffe, von denen freilich die meisten nur eine sehr beschränkte Verbreitung haben.

Versteht man aber unter Exkreten diejenigen Stoffe, welche aus dem Körper ausgeschieden werden, so muß man zu ihnen auch gewisse Substanzen rechnen, welche keine Nebenprodukte des Stoffwechsels sind, sondern entweder die Pflanze unverändert passieren, oder aber im allgemeinen zwar zu den plastischen Stoffen gehören, in bestimmten Fällen jedoch von der Pflanze sozusagen um ökologischer Vorteile willen (Anlockung nutzbringender Insekten) geopfert werden. In die erstere Kategorie gehört vor allem das Wasser, welches (abgesehen von der allgemeinverbreiteten Ausscheidung durch Verdunstung) von vielen Pflanzen unter Umständen in Tropfenform ausgeschieden wird, und zwar durch besondere Exkretionsorgane, welche man zusammenfassend Wasserdrüsen nennen kann. Mit dem Wasser werden auch lösliche Substanzen ausgeschieden, obwohl meist in unbedeutender Menge; manchmal aber ist deren Menge so groß, daß die Ausscheidung der gelösten Stoffe zur Hauptsache wird. So entledigen sich manche auf salzreichem Boden wachsende Pflanzen des Ueberschusses der mit dem Bodenwasser aufgenommenen, für ihre Lebenstätigkeit unnützen oder gar schädlichen Mineralsalze (insbesondere der Chloride), indem sie dieselben durch besondere Salzdrüsen wieder eliminieren; die Ausscheidung erfolgt in Form einer Lösung, welche austrocknet und die Salze in Form von Kristallen auf der Oberfläche der Pflanze zurückläßt; bei einigen Wüstenpflanzen kommt es so zur Ausscheidung förmlicher Salzkrusten. — Den zweiten Fall repräsentiert die Ausscheidung von gelöstem Zucker durch die Nektarien, welche meist in Blüten, zuweilen aber auch auf vegetativen Organen vorkommen (florale und extraflorale Nektarien). Hier sind auch die Verdauungsdrüsen oder Digestionsdrüsen der insektivoren Pflanzen zu nennen, deren Ausscheidungsprodukte (ein pepsinartiges Enzym und eine organische Säure) die Eiweißstoffe der auf verschiedene Weise gefangenen kleinen Tiere verdauen.

Abgesehen von den eben erwähnten Fällen werden die Stoffe, welche wir bei den Pflanzen als Exkrete bezeichnen, im Gegensatz zu den Tieren keineswegs immer aus dem Körper völlig eliminiert. Die Organisation der Pflanzen, deren Protoplasten von Membranen umkleidet sind, bringt es mit sich, daß eine Ausscheidung aus den Zellen nur bei denjenigen Stoffen möglich ist, welche flüssig oder in Flüssigkeiten gelöst sind. Solche Stoffe (Schleime, ätherische Oele und in ihnen gelöste Harze) werden denn auch häufig durch peripherisch gelegene Exkretionsorgane in das Außenmedium befördert. Auch sie werden aber oft, vielleicht noch häufiger, nicht nach außen, sondern in abgeschlossene interzellulare Räume ausgeschieden, welche im Innern des Körpers liegen und von den ausscheidenden Zellen rings umgeben sind; so ist das Exkret, obwohl es im Pflanzenkörper verbleibt, doch aus dem Gewebe eliminiert. Ebenso häufig endlich findet überhaupt keine eigentliche Ausscheidung statt, sondern die Exkrete werden in Zellen abgelagert, sei es im Lumen, sei es in der Membran; bei Exkreten von festem Aggregatzustand ist das immer der Fall, aber auch bei flüssigen ist es recht verbreitet. Hier haben wir aber noch zwei Modifikationen zu unterscheiden. Entweder ist das Exkret in kleinen Mengen auf zahlreiche Zellen verteilt (diffuse Ablagerung); so finden sich z. B. nicht selten in jeder Zelle der Epidermis, des Palissadenparenchyms oder anderer Gewebe je ein oder mehrere kleine Oeltropfen oder Kalkoxalatkristalle, und bei manchen Pflanzen (z. B. Sauerampfer, Sauerklee) ist saures Kaliumoxalat im Zellsaft des ganzen Gewebes gelöst. In solchen Fällen ist die Ablagerung eines Exkretes nur eine unwesentliche Nebenfunktion der Zellen. Oder aber es sind besondere Zellen vorhanden, in welchen Exkrete sich in relativ großer Menge anhäufen, während das übrige Gewebe frei davon bleibt. Solche Zellen fungieren, ebenso wie die oben erwähnten interzellularen Räume, als spezielle Exkretbehälter; oft sterben sie nach vollendeter Aufhäufung des Exkretes ab, und nicht selten grenzen sie sich durch Verkorkung (Ausbildung einer impermeablen Suberinlamelle in der Membran) hermetisch gegen die Nachbarzellen ab. Im letzteren Fall ist das Exkret aus dem Stoffwechsel ebenso vollkommen ausgeschie-

den, wie wenn es aus dem Pflanzenkörper nach außen eliminiert wäre.

Nach dem Gesagten haben wir zu unterscheiden: 1. äußere Exkretionsorgane (durch welche eine Ausscheidung in das Außenmedium erfolgt), 2. interzellulare Exkretbehälter, 3. zellulare Exkretbehälter. Jede dieser Hauptgruppen (welche übrigens durch Uebergänge miteinander verbunden sind) zerfällt ihrerseits in eine Reihe von Unterabteilungen, die sich durch Struktur und Form und durch die Art des Exkretes voneinander unterscheiden.

Es mag auf den ersten Blick befremdend erscheinen, so verschiedene Dinge, wie z. B. zuckerausscheidende Nektarien, Harzgänge, Kristallbehälter und Milchröhren unter einen Hut zu bringen. Alle diese Gebilde haben aber ein wichtiges physiologisches Merkmal gemein, welches ihre Zusammenfassung natürlich erscheinen läßt: ihre Zellen haben die Fähigkeit, bestimmte Stoffe aus der Umgebung elektiv aufzunehmen und entweder in sich zu konzentrieren, oder nach eventueller chemischer Umwandlung in bestimmter Richtung auszuscheiden, was eine aktive, mit Energieaufwand verbundene Tätigkeit der Protoplasten erfordert. Damit steht es sicherlich in Zusammenhang, daß die ausscheidenden resp. ansammelnden Zellen, solange sie lebhaft tätig sind, sich durch reichliches, meist die Zellen großenteils ausfüllendes Protoplasma mit relativ großem, substanzreichem Zellkern auszeichnen. Gewebe oder Organe mit solchen physiologischen Eigenschaften nennt man in der Tierphysiologie Drüsen, und es wäre rationell, auch in der Botanik alle Zellen und Zellkomplexe, welche Exkrete ausscheiden oder aufspeichern, unabhängig von ihrer Größe, Form und Struktur zusammenfassend als Drüsen zu bezeichnen. Ueblich ist aber gegenwärtig diese Bezeichnung nur für zwei Abarten derselben, nämlich für die äußeren Exkretionsorgane (äußere oder Hautdrüsen) und für die nicht langgestreckten interzellularen Exkretbehälter (innere Drüsen).

Exkretionsorgane und Exkretbehälter finden sich bei fast allen Pflanzen und in allen Teilen derselben; am häufigsten liegen sie im Grundgewebe oder in der Epidermis, sie kommen aber auch im Leitgewebe vor. Die Art und Form derselben, ihr Bau und ihre Anordnung, sowie auch die stoffliche Beschaffenheit des Exkretes sind nicht nur für die Species, sondern meist für ganze Familien charakteristisch (obwohl oft mit einzelnen Ausnahmen und jedenfalls mit vielfachen Variationen im einzelnen je nach Genus und Species). So führen z. B. die Cycadeen Schleimgänge, die ihnen nächstverwandten Coniferen (mit Ausnahme der Gattung Taxus) Harzgänge, die Compositen teils Harzgänge, teils (bei einer der Unterfamilien) Milchröhren, die Umbelliferen Oelgänge, die Myrtaceen runde interzellulare Oelbehälter, die Piperaceen Oelzellen usw. Nicht selten enthält übrigens die nämliche Pflanze verschiedene Exkretionsorgane nebeneinander; so können beispielsweise Kalkoxalatbehälter, Harzgänge und Salzdrüsen in demselben Pflanzenteil zusammen vorkommen.

Es sei noch erwähnt, daß die Exkrete oft, ja wohl in den meisten Fällen, keine chemisch einfachen Stoffe, sondern mehr oder weniger komplizierte Stoffgemenge sind; da aber eine chemische Analyse nur selten möglich und noch seltener ausgeführt ist, so pflegen wir die Exkrete nach demjenigen Stoff zu benennen, welcher sich am leichtesten nachweisen läßt. Es ist auch im Auge zu behalten, daß Bezeichnungen wie Harz, Schleim, Gerbstoff usw. Sammelbegriffe von ziemlich unbestimmter Begrenzung sind, und daß also diese Namen bei verschiedenen Pflanzen einen recht verschiedenen Inhalt haben können.

Obwohl fast alle Exkrete für den Chemismus der Pflanze unbrauchbare Endprodukte sind, so können sie doch mittelbar der Pflanze von Nutzen sein; und so wird es auch ökologisch verständlich, daß sie meist nicht vollkommen ausgeschieden werden, sondern im Pflanzenkörper verbleiben. Flüssige oder halbflüssige Exkrete (Schleime, Harze, Milchsaft), welche in geräumigen Behältern enthalten sind, fließen bei Verletzungen aus und bewirken, nachdem sie eingetrocknet oder koaguliert sind, einen sehr vollkommenen Wundverschluß. Oberflächlich ausgeschiedene Schleim- und Gummiharzmassen[1]), welche sehr häufig die embryonalen Pflanzenteile überziehen und schlüpfrig machen, vermindern die Reibung bei den Wachstumsvorgängen in den Knospen und gewähren zugleich Schutz gegen Wasserverlust. Aetherische Oele, von der Pflanze in die umgebende Luftschicht ausgeschieden, setzen in hohem Grade die Wärmedurchlässigkeit derselben herab und schützen so die Pflanze vor starken Tempe-

[1]) Unter Gummiharz versteht man ein Gemenge von Schleim und Harz; ein solches Gemenge bildet eine Emulsion, das ist eine trübe, mehr oder weniger milchig aussehende und mehr oder weniger zähe Flüssigkeit, indem das Harz in kleinen Tröpfchen gleichmäßig in einer klaren Grundmasse verteilt ist, deren schleimige Beschaffenheit sie suspendiert hält und am Zusammenfließen verhindert. — Zwischen Schleim und Gummi machen wir hier und im folgenden keinen Unterschied und rechnen die traditionell als Gummi bezeichneten Exkrete mit zu den Schleimen.

raturschwankungen und vor übermäßigem Wasserverlust bei Insolation. Ganz besonders häufig ist aber die Bedeutung der Exkrete als Schutzstoffe gegen Tierfraß; die meisten derselben zeichnen sich durch scharfen, bitteren, sauren oder sonstwie unangenehmen Geschmack, oft auch durch Giftigkeit aus; andere, wie kohlensaurer und oxalsaurer Kalk sowie Kieselsäure, können durch ihre Härte, gewisse Kristalle von oxalsaurem Kalk auch durch ihre stechende Eigenschaft abschreckend wirken. In mehreren Fällen wurde die schützende Wirkung der Exkretstoffe durch die Beobachtung sichergestellt, daß Pflanzenteile, welche von bestimmten Tieren normalerweise verschmäht werden, nach Herauslösung des ihnen eigentümlichen Exkretstoffes von ihnen gefressen wurden; in sehr vielen anderen Fällen ist die Schutzwirkung gegen Tierfraß wenigstens in hohem Grade wahrscheinlich. Allerdings ist dieser Schutz kein absoluter, denn jede auch noch so gut geschützte Pflanze hat ihre speziell angepaßten Feinde, welche gegen ihre Schutzmittel unempfindlich sind.

In Anbetracht dieses verschiedenartigen ökologischen Nutzens, welchen die Exkrete den Pflanzen gewähren, kann man dieselben mit gleicher Berechtigung auch als Sekrete bezeichnen. Die Begriffe Exkret und Sekret fallen bei den Pflanzen so ziemlich zusammen; eine Unterscheidung derselben in dem Sinne, wie es in der Tierphysiologie üblich ist, läßt sich hier nicht durchführen. Nur die Ausscheidungsprodukte der insektivoren Pflanzen könnten, da sie im Dienst der Ernährung stehen, allenfalls mit den tierischen Sekreten in eine Reihe gestellt werden, während die tierischen Exkrete kaum ein vollkommenes Analogon im Pflanzenreich haben.

II. Die äußeren Exkretionsorgane. Sie können nach der Art des Exkretes eingeteilt werden in Wasserdrüsen, Salzdrüsen, Nektarien, Digestionsdrüsen, Schleim-, Oel- und Harzdrüsen. Die Art des Exkretes steht aber in keiner Beziehung zu der Struktur der Ausscheidungsorgane: Gebilde von ganz ähnlichem Bau können verschiedene Stoffe ausscheiden, und der gleiche Stoff kann von recht verschieden gebauten Organen ausgeschieden werden. Die Mannigfaltigkeit ist so groß, daß wir auf eine auch nur annähernd vollständige Uebersicht verzichten und uns auf die Anführung einiger charakteristischer Beispiele beschränken müssen.

Im einfachsten Fall bestehen die Ausscheidungsorgane aus plasmareichen, zartwundigen Epidermiszellen, welche sich noch durch palissadenförmig gestreckte Form oder papillöse Vorwölbung auszeichnen können. Solche drüsige Epidermiszellen schließen gewöhnlich in größerer Zahl zusammen und bilden mehr oder weniger ausgedehnte Flächen. So ist es bei vielen Nektarien, bei den harzig-klebrigen Drüsenflecken an den Blattzähnen verschiedener Pflanzen (Arten von Salix, Prunus u. a.); bei den klebrigen Knospenschuppen der Roßkastanie (Aesculus Hippocastanum) und mancher anderer Pflanzen hat gar die ganze Außenseite des Organs eine drüsig ausgebildete Epidermis.

Aus einzelnen, sehr eigenartig ausgebildeten Epidermiszellen bestehen in einigen Fällen die Wasserdrüsen (Hydathoden). Bei Gonocaryum z. B. (Fig. 83) trägt die ziem-

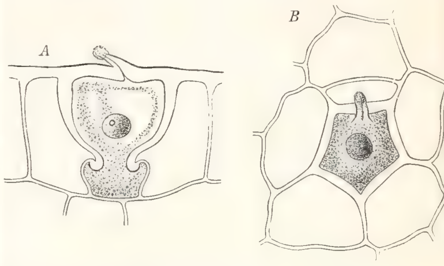


Fig. 83. Wasserdrüse des Blattes von Gonocaryum pyriforme. A im Durchschnitt, B in Aufsicht. Nach Haberlandt.

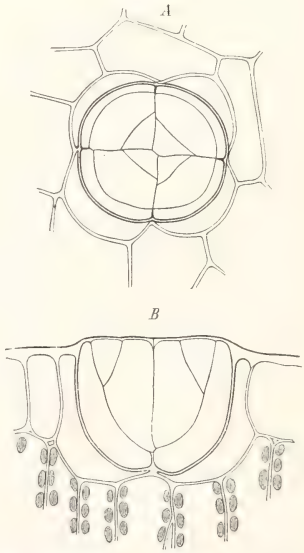


Fig. 84. Salzdrüse des Blattes von Plumbago lapathifolia. A in Aufsicht, B im Durchschnitt; der plasmatische Inhalt der Drüsenzellen ist weggelassen. Nach Haberlandt.

lich dicke Außenwand der Hydathodenzelle ein Zäpfchen, an dessen Spitze die Membran verschleimt ist; ein vom Zellumen ausgehender enger Kanal durchzieht das Zäpfchen bis zu seiner Schleimspitze und bildet so einen halboffenen Ausführungsgang für das ausgepreßte Wasser.

Aus mehreren charakteristisch angeordneten Epidermiszellen sind die Kalk- und Salzdrüsen der Plumbaginaceen (Fig. 84) zusammengesetzt, welche bei einigen Arten hauptsächlich Calciumkarbonat (in kohlensäurehaltigem Wasser gelöst und zu einem Kalkschüppchen eintrocknend), bei anderen vorwiegend Chlornatrium ausscheiden.

Am häufigsten treten die äußeren Exkretionsorgane in Form von Haaren auf. Diese Drüsenhaare können die verschiedensten

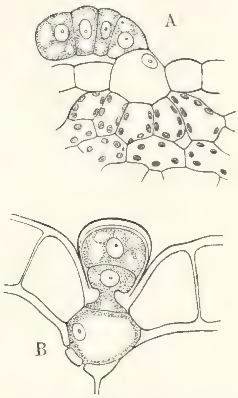


Fig. 85. Wasserausscheidende Haare. A von der Gartenbohne (Phaseolus multiflorus), B vom Pfeffer (Piper nigrum). Nach Haberlandt.

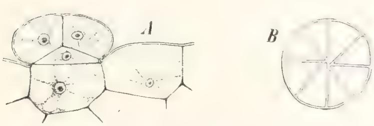


Fig. 86. Sitzende Digestionsdrüse der Blattoberseite von Pinguicula vulgaris. A im Durchschnitt, B in Aufsicht. Frei nach Fenner.

Formen haben (Fig. 85, 86, 87, 88). Besonders verbreitet sind Kopfhaare, deren Köpfchen kugelig oder abgeflacht, einzellig oder durch Längswände in zwei bis mehrere Zellen geteilt (Fig. 86), sitzend (Fig. 85 B, 86 A) oder auf langem mehrzelligem Stiel emporgehoben (Fig. 87) sein kann; in letzterem Fall hat nur das Köpfchen drüsige Eigenschaften. Wenn Wasser oder wässerige Lösungen ausgeschieden werden, so treten dieselben gewöhnlich ohne weiteres durch

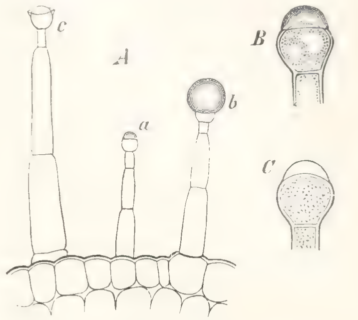


Fig. 87. Drüsenhaare von Primula sinensis. A Teil des Blattstielquerschnittes mit drei Drüsenhaaren, a mit beginnender, b mit fortgeschrittener Ausscheidung des ätherischen Oeles, c mit schon gesprengter Kutikularblase. 142/1. B Gipfel des Haares a stärker vergrößert. 375/1. C dasselbe nach Auflösung des Exkretes durch Alkohol. Frei nach de Bary.

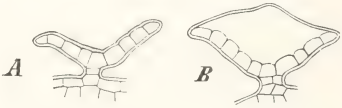


Fig. 88. Drüsenschuppe des Hopfens (Humulus lupulus). A vor der Exkretion, B die Kutikula durch das Exkret blasig abgehoben (das Exkret durch Alkohol entfernt). 142/1. Nach de Bary.

die sehr zarte Kutikula nach außen. Anders wenn das Ausscheidungsprodukt Schleim ist; alsdann ist es eine unter der Kutikula gelegene Membranschicht, welche in Schleim verwandelt wird und unter starker Quellung die Kutikula sprengt. Auch bei gewissen Nektarien soll es sich um Umwandlung einer subkutikularen Membranlamelle in Zucker handeln, worauf dann der entstandene Zucker osmotisch Wasser aus den Zellen saugt und die Kutikula durch die Volumenzunahme der Zuckerlösung gesprengt wird. Wenn das Exkret ein ätherisches Oel ist (ohne oder mit darin gelöstem Harz), so tritt es ebenfalls meist zwischen der Zelluloseschicht der Membran und der Kutikula auf und hebt die letztere blasenförmig ab; dieser Prozeß beginnt am Scheitel der Drüse, greift aber allmählich weiter um sich, bis schließlich auch hier die Kutikula zerreißt und

das Exkret ausfließt (Fig. 87 A, c). Besteht die Drüse aus mehreren bis vielen flächenförmig angeordneten Zellen, wie bei mehrzelligen Kopfhaaren und bei Schuppenhaaren (Fig. 88), so wird die Kutikula an der Außenseite der ganzen Zellfläche, von ihrem Zentrum aus beginnend, als eine einzige große Blase abgehoben und gesprengt (ebenso auch dann, wenn die Drüsenfläche direkt aus Epidermiszellen besteht, s. oben). Es soll vorkommen, daß nach der ersten Exkretion eine neue Kutikula gebildet wird und der Prozeß sich wiederholt.

Einen komplizierten Bau haben die Nektarien der Blätter der Fagraea-Arten (Fig. 89).

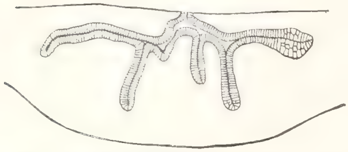


Fig. 89. Blattquerschnitt von Fagraea lanceolata. Schwach vergrößert. Mit Nektarium; nur das Epithel des Nektariums gezeichnet. Nach Zimmermann.

Ein solches Nektarium besteht aus einem verzweigten System von tief in das Gewebe eindringenden schmalen Kanälen, welches durch einen Ausführungsgang nach außen mündet; die Kanäle sind von einer epithelartigen Schicht palissadenförmig gestreckter Drüsenzellen ausgekleidet. Ohne daß wir auf die eigentümliche Entwickelung dieser Gebilde eingehen, ist es klar, daß dieselben einen Uebergang von den äußeren zu den inneren Exkretionsorganen darstellen.

Dasselbe kann man auch von dem am meisten verbreiteten Typus der Wasserdrüsen, nämlich von den Epithem-Wasserdrüsen sagen, welche sich an den Blättern vieler Pflanzen finden und gewöhnlich in den Spitzen der Blattzähne ihren Sitz haben (Fig. 90). Das Epithem ist ein zylindrischer Komplex von zartwandigen Zellen, welcher (in den typischen Fällen) als wasserausscheidende Drüse fungiert. Es unterscheidet sich von dem umgebenden Chlorenchym des Blattes durch Mangel oder wenigstens Armut an Chlorophyll und meist auch durch Kleinzelligkeit; oft ist es von ihm ringsum durch eine lückenlose Parenchymscheide abgegrenzt. Innen schließt das Epithem an das aus zahlreichen Tracheiden bestehende Ende eines Leitstranges, welcher das Wasser zuführt, außen an einen subepidermalen Interzellularraum, über dem Wasserspalten (vgl. S. 1171) liegen, durch welche das ausgeschiedene Wasser hinausgelangt. Ueber jeder Wasserdrüse liegt entweder nur eine sehr große Wasserspalte (wie in Fig. 90), oder wenige große, oder endlich eine ganze Gruppe von

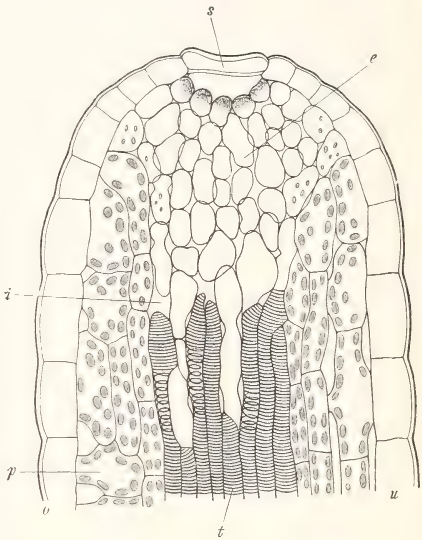


Fig. 90. Längsschnitt durch einen Blattzahn von Primula sinensis, mit Epithem-Wasserdrüse. t Tracheiden der verbreiterten Leitstrangendigung, e Epithemzellen, s eine Schließzelle der längsdurchschnittenen Wasserspalte, i Interzellularen, o obere, u untere Blattepidermis, p Chlorenchym. Nach Haberlandt.

kleinen Wasserspalten, welche gewöhnlichen Spaltöffnungen ähnlich sind und zuweilen am Grunde eines flachen Grübchens in der Epidermis liegen (bei Ficus elastica z. B. sind die Wasserdrüsen äußerlich als punktförmige weiße Grübchen kenntlich, welche an der Oberseite des Blattes in einer Reihe unweit des Randes liegen).

Daß das Epithem aktiv das Wasser ausscheidet, also ein Drüsengewebe ist, wurde bei den Moraceen und Urticaceen experimentell festgestellt; die Wasserausscheidung unterbleibt nämlich, wenn die Epithemzellen durch Bepinselung der Epidermis mit verdünnter Sublimatlösung getötet worden sind. Anders ist es hingegen bei Fuchsia und wohl bei den meisten anderen Pflanzen mit Epithem-Wasserdrüsen: hier ist nach den vorliegenden Angaben die Wasserausscheidung ein einfacher Filtrationsprozeß; sobald der hydrostatische Druck in den Tracheiden groß genug wird, filtriert das Wasser aus ihnen durch die Interzellularen des locker gebauten Epithems (Fig. 90) und die Wasserspalten hinaus, ohne

wesentliche Beteiligung der Epithemzellen, welche demnach hier keine typischen Drüsenzellen sind (eine geringe aktive Betätigung derselben ist übrigens nicht ausgeschlossen). — Es gibt übrigens auch wasserausscheidende Stellen, welche äußerlich den besprochenen ähnlich sind, aber des Epithems ganz entbehren; das Wasser gelangt hier aus den Tracheiden direkt in eine an dieselben grenzende subepidermale Höhlung und aus dieser durch Wasserspalten nach außen. Hier ist also ohne weiteres deutlich, daß die Wasserausscheidung ein rein physikalischer Prozeß ist; solche Stellen gehören zwar zu dem allgemeinen Begriff der Hydathoden (Durchtrittsstellen für Wasser), aber nicht zu dem der Wasserdrüsen.

Anhangsweise sei erwähnt, daß die Drüsen, welche Wasser oder wässerige Lösungen ausscheiden, manchmal auch als Absorptionsorgane fungieren können. So vermögen die Wasserdrüsen (obwohl nicht alle) unter geeigneten Umständen auch Wasser aufzunehmen, und bei den meisten Insektivoren erfolgt die Absorption der Verdauungsprodukte aller Wahrscheinlichkeit nach durch die Verdauungsdrüsen.

III. Die interzellularen Exkretbehälter. Sie zerfallen nach ihrer Form in a) ungefähr isodiametrische Exkretlücken und b) langgestreckte Exkretgänge; die letzteren durchziehen gewöhnlich ganze Pflanzenteile der Länge nach und sind oft durch Anastomosen zu einem Netzwerk verbunden. Die beiden Abarten sehen in Querschnitten ganz ähnlich aus und sind nur im Längsschnitt sicher unterscheidbar. Die Exkretlücken werden oft auch innere Drüsen genannt, — eine wenig geeignete Bezeichnung, da zum mindesten die Exkretgänge ebensogut Anspruch auf dieselbe haben.

Die Exkretlücken führen in der Regel ätherisches Oel. Oellücken sind mehreren Familien eigentümlich, u. a. den Myrtaceen und den Rutaceen (hierher gehören die bekannten Oelbehälter in Blättern und Fruchtschalen der Apfelsinen und Zitronen). Sie liegen meist in der Nähe der Oberfläche, nicht selten dicht unter der Epidermis; die durchscheinenden Punkte der Blätter von Hypericum-Arten u. a. rühren von Oellücken her, welche fast die ganze Dicke des Blattes einnehmen (Fig. 91).

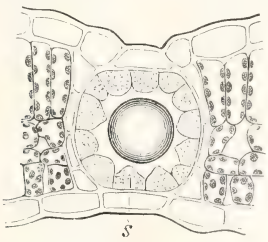


Fig. 91. Blattquerschnitt von Hypericum perforatum. Mit schizogener Oellücke. s das Epithel. Nach Haberlandt.

Die gangförmigen Exkretbehälter sind weiter verbreitet und ihr Inhalt ist mannigfaltiger. Oelgänge finden sich z. B. bei den Umbelliferen, Harzgänge (mit in ätherischem Oel gelöstem Harz) bei den Koniferen (Fig. 64, S. 1195, Fig. 93), einigen Araceen, den meisten Compositen, Schleimgänge bei den Marattiaceen, Cycadaceen und der Gattung Canna, — von weniger bekannten Familien zu schweigen; auch Gänge mit einem milchigen Inhalt, wohl aus „Gummiharz" bestehend, kommen vor. Die Lage der Gänge ist sehr wechselnd; sie können sowohl nahe der Peripherie liegen, als auch in den inneren Geweben, selbst im Holz oder Mark; bei vielen Pflanzen begleiten sie die Leitstränge und liegen außen vor deren Phloemteilen, zuweilen sogar in dem Phloem selbst.

Nach ihrer Entwickelung sind die interzellularen Exkretbehälter entweder schizogen oder lysigen. Bei den schizogenen Exkretbehältern entsteht der exkretführende Interzellularraum in der nämlichen Weise wie die luftführenden Interzellularen, nämlich durch Spaltung der Membran an einer Stelle, wo mehrere Zellen zusammenstoßen, resp. (bei der Bildung von Gängen) in der gemeinsamen Kante mehrerer Längsreihen von Zellen. Die Zellen, zwischen denen die exkretführende Interzellulare gebildet wird, entstehen oft erst durch vorbereitende kreuzweise Teilungen aus einer einzigen Mutterzelle resp. aus einer Längsreihe von solchen. Der Interzellularraum ist anfangs eng und im Querschnitt nur von wenigen Zellen umschlossen (Fig. 92, A); mit dem Wachstum des Organs pflegt er sich aber erheblich zu erweitern, wobei die ihn umschließenden Zellen nach Maßgabe ihres Wachstums sich durch Teilung vermehren (Fig. 92, B). Gewöhnlich erfolgen diese Teilungen nur in radialer Richtung (auf das Zentrum des Interzellularraums bezogen); so bleibt der Exkretbehälter stets von einer regelmäßigen Schicht von Zellen umgeben, welche man sein Epithel nennt; seltener wird das Epithel zwei- bis mehrschichtig, indem seine Zellen auch tangentale Teilungen erfahren (Fig. 92). Die den Behälter auskleidenden Epithelzellen sind es, welche das Exkret ausscheiden; sie haben dementsprechend, so lange sie tätig sind, die Charaktere von Drüsenzellen, d. h. sie sind plasmareich und dünnwandig. Ihre Form ist meist tafelförmig, in radialer Richtung abgeplattet; sie können aber auch stärker gewölbt sein, und selbst papillös in den Interzellularraum vorragen (Fig. 91). Die Epithelzellen hängen miteinander lückenlos zusammen, so daß der Exkretbehälter ringsum vollkommen ab-

geschlossen ist und mit dem System der luftführenden Interzellularen nicht in Verbindung steht. Nicht selten ist das Epithel noch durch eine besondere, ebenfalls lückenlose Scheide von dem umgebenden Gewebe abgegrenzt; in den Blättern der Pinus-Arten (Fig. 93, vgl. auch Fig. 64, S. 1195) besteht die Scheide der Harzgänge gar aus dickwandigen und verkorkten, sklerenchymfaserähnlichen Zellen (die Verdickung und Verkorkung erfolgt natürlich erst nach Abschluß der Harzausscheidung).

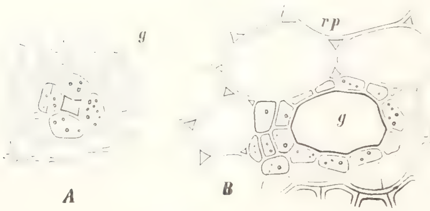


Fig. 92. Harzgänge (g) im Querschnitt eines jungen Stammteiles des Epheus (Hedera helix). A junges, B älteres Stadium. In den Epithelzellen ist der plasmatische Inhalt angedeutet. Frei nach Sachs.

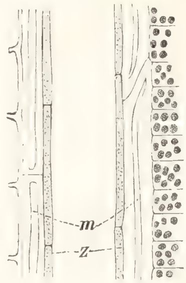


Fig. 93. Längsschnitt durch einen Harzgang im Blatt der Kiefer (Pinus silvestris). z Epithelzellen (der plasmatische Inhalt ist angedeutet), m die dickwandige Scheide (vgl. den Querschnitt in Fig. 64, S. 1195, HC). Frei nach Haberlandt.

Die schizogenen Exkretbehälter entstehen meist schon in recht jungem Entwickelungsstadium des Pflanzenteils, und sind von Anfang an von dem Exkret erfüllt, dessen Zunahme mit der allmählichen Erweiterung des Interzellularraumes gewöhnlich ungefähr Schritt hält. Im Plasma der Epithelzellen lassen sich sichtbare Mengen des Exkretes nicht in einwandfreier Weise feststellen. Vermutlich tritt das Exkret in einer schleimigen Außenschicht der dem Interzellularraum zugekehrten Wand der Epithelzellen auf, was mit dem Ort des Auftretens des Exkretes in den Drüsenhaaren eine weitgehende Analogie bieten würde. Damit ist aber über den eigentlichen Ort seiner Bildung nichts gesagt; es ist sehr wohl möglich, daß der Exkretstoff im Plasma der Drüsenzellen selbst oder vielleicht auch in dem umliegenden Gewebe entsteht, aber durch die Tätigkeit der Drüsenzellen nach Maßgabe seiner Entstehung ausgeschieden wird, so daß er sich erst außerhalb ihres Plasmas in mikroskopisch sichtbarer Menge anhäuft.

Die lysigenen Exkretbehälter entstehen durch Desorganisation einer rundlichen Gruppe resp. einer Längsreihe von Zellen. Der Exkretstoff tritt zunächst in dem reichlichen Plasma dieser Zellen auf und nimmt allmählich an Menge mehr und mehr zu, während die Menge des Plasmas abnimmt (Fig. 94 A). Schließlich werden die Zellmembranen aufgelöst, und der Inhalt der Zellen fließt zu einer einzigen Masse zusammen, welche sich nunmehr in einem interzellularen Hohlraum befindet (Fig. 94, B); nur an dessen Peripherie bleiben allenfalls noch Reste der zerstörten Zellmembranen erhalten. Solche Exkretbehälter sind gewissermaßen intermediär zwischen den zellularen und den interzellularen Behältern;

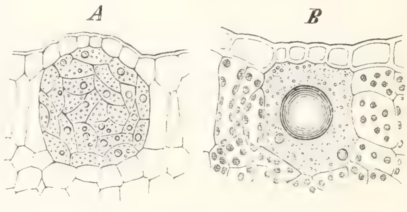


Fig. 94. Lysigene Oellücke im Querschnitt des Blattes von Dictamnus Fraxinella. A jung, B fertig ausgebildet. Frei nach Rauter.

denn in der Jugend bestehen sie aus Zellen, welche den Exkretstoff in sich aufspeichern, und erst später verwandeln sie sich in einen interzellularen Raum. — Wie aus der angegebenen Entwickelung folgt, haben die lysigenen Behälter kein Epithel, wodurch sie sich von den schizogenen Behältern unterscheiden. Auch sie sind aber lückenlos abgeschlossen, und sie können ebenfalls von einer besonderen Scheide umgeben sein, welche sie von dem anliegenden Gewebe abgrenzt.

Der Unterschied zwischen lysigenen und schizogenen Behältern ist übrigens kein ganz

scharfer; denn einerseits können auch bei ersteren zwischen den Drüsenzellen in der Jugend schizogene Interzellularen auftreten, und andererseits können schizogene Exkretbehälter sich auf lysigenem Wege vergrößern, indem das Epithel und eventuell noch weitere anliegende Zellschichten einer nachträglichen Zerstörung anheimfallen. So ist es in erwachsenen Pflanzenteilen den Exkretbehältern oft nicht mehr anzusehen, ob sie schizogenen oder lysigenen Ursprungs sind.

IV. Die zellularen Exkretbehälter. Diese weisen in jeder Hinsicht die größte Mannigfaltigkeit auf. Meist sind es Idioblasten, welche einzeln in anderweitiges Gewebe eingestreut sind, von dessen Zellen sie sich außer durch den spezifischen Inhalt gewöhnlich auch durch abweichende Größe und Form auffallend unterscheiden; seltener sind die Zellen zu kleinen Gruppen oder zu Längsreihen vereinigt. Sie beginnen sich in der Regel schon sehr früh zu differenzieren und sind manchmal schon fertig ausgebildet, wenn das übrige Gewebe noch in lebhaftem Wachstum begriffen ist. Ihr in der Jugend reichliches Protoplasma nimmt in dem Maße, wie das Exkret sich anhäuft, an Menge ab, und im ausgewachsenen Zustande, nach Abschluß der Anhäufung des Exkretes, sind die Zellen in vielen Fällen abgestorben und entweder gänzlich vom Exkret ausgefüllt oder sie enthalten daneben nur Luft oder Wasser und allenfalls spärliche körnige Reste des toten Protoplasmas. In diesem Zustand unterscheiden sie sich von gewissen interzellularen Exkretbehältern nur noch dadurch, daß sie eine eigene Membran haben; diese ist aber gewöhnlich zart und nicht immer ohne weiteres erkennbar, und so kann es unter Umständen nicht ganz einfach sein zu entscheiden, ob wir es mit einem zellularen oder interzellularen Exkretbehälter zu tun haben. In bezug auf die Form kann man bei den ersteren, ebenso wie bei den letzteren, kurze, ungefähr isodiametrische, und langgestreckte Behälter unterscheiden (mit Uebergängen zwischen den beiden Extremen). Namentlich die langgestreckten, welche man Schläuche zu nennen pflegt, sind öfter zu kontinuierlichen Längsreihen angeordnet und manchmal zu einem Netzwerk verbunden, ganz analog den interzellularen Gängen.

Oelzellen von rundlicher Form und meist verhältnismäßig bedeutender Größe finden sich bei einer Reihe von Familien, z. B. den Zingiberaceen, Piperaceen, Lauraceen (Fig. 95). Sie sind fast ganz von einem großen kugeligen Tropfen ätherischen Oeles ausgefüllt, welcher manchmal gelb oder orange gefärbt ist. Die Zellwand ist dünn und öfter verkorkt. Löst man den Oeltropfen durch Alkohol weg, so bleibt in vielen Fällen eine zarte Hülle zurück, welche durch ein Stielchen mit der Zellmembran zusammenhängt; der Oeltropfen lag also in einer beutelförmigen Aussackung der Zellmembran. Diese Hülle wird erst um den fertigen Oeltropfen von dem Protoplasma ausgeschieden

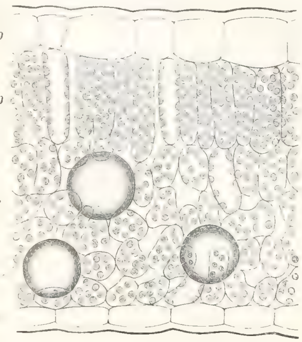


Fig. 95. Blattquerschnitt von Camphora officinarum, mit 3 Oelzellen o, welche von großen Tropfen des Kampheröls ausgefüllt sind. 300/1. eo, eu Epidermis, p Palissaden, s Schwammparenchym. Frei nach Unger.

und verwächst mit der Zellmembran an einer begrenzten Stelle.

Nicht minder verbreitet (z. B. bei den Malvaceen, Tiliaceen, Cactaceen) sind Schleimzellen, welche meist ebenfalls rundlich und relativ groß zu sein pflegen. Bei Anwesenheit von Wasser, also auch in der lebenden Pflanze, ist der Schleim gequollen und füllt die Zellen als eine homogene Masse aus; an in Wasser gelegten Durchschnitten quillt er noch stärker auf und tritt aus den angeschnittenen Zellen hervor. Verhindert man jedoch die Quellung z. B. durch Alkohol, so zeigt sich meist, daß der Schleim der Zellmembran angehört; die dicke, oft schön geschichtete Membran (Fig. 96) besteht bis auf eine äußere Lamelle aus Schleim, welchen man bei Wasserzusatz

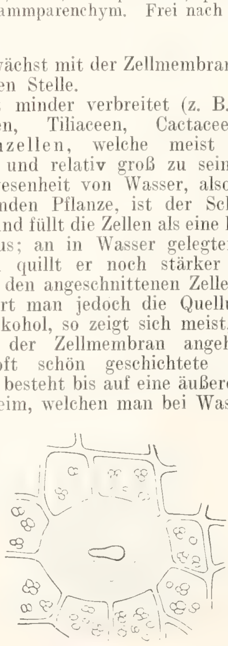


Fig. 96. Schleimzelle im Längsschnitt der Zimmtrinde (von Cinnamomum ceylanicum), inmitten stärkeführenden Parenchyms. 250/1. Nach Vogl.

verquellen sieht. Es gibt aber auch Fälle, wo der Schleim sich als ein großer Klumpen im Lumen der Zellen befindet, während die Membran dünn ist; so z. B. in den Schleimzellen („Salep"-Zellen) der Orchis-Knollen.

Rundliche Gerbstoffzellen kommen bei vielen Pflanzen vor; sie enthalten eine konzentrierte Gerbstofflösung, die infolge ihrer starken Lichtbrechung fast wie ein Oeltropfen glänzt. Langgestreckte Gerbstoffschläuche finden sich bei vielen Farnen, Leguminosen u. a. Die geräumigen Gerbstoffschläuche, welche sich an der Peripherie des Markes der Zweige des Hollunders (Sambucus) befinden (Fig. 97),

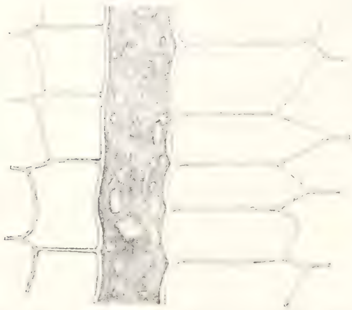


Fig. 97. Tangentalschnitt durch die Markperipherie des Hollunders (Sambucus nigra). 230/1. Teil eines langen Gerbstoffschlauches mit unregelmäßig-schaumig erhärtetem Inhalt, inmitten des abgestorbenen Parenchyms.

fallen an Durchschnitten schon makroskopisch durch ihren im Alter rotbraunen Inhalt auf; sie zeichnen sich bei diesem Objekt durch außerordentliche Länge aus, indem sie allem Anschein nach die ganze Länge der Internodien durchziehen, welche bis zu 20 cm erreicht. Der Inhalt ist ein anscheinend kompliziertes Stoffgemisch, in welchem Gerbstoff mikrochemisch nachweisbar ist, aber vielleicht nicht den Hauptbestandteil bildet. In der Jugend füllt das Exkret den Schlauch als homogene zähflüssige Masse aus; später kann es durch Austrocknung zusammenschrumpfen und erhärten und nur die Wand des Schlauches als ein dicker Beleg auskleiden.

Milchsaftbehälter. Ziemlich zahlreiche Pflanzen lassen bei Verletzung einen mehr oder weniger trüben, milchähnlichen Saft ausfließen, welcher gewöhnlich von weißer, nur bei einzelnen Pflanzenspecies von gelber, oranger (Chelidonium) oder roter Farbe ist; sehr bekannt ist dieser Milchsaft bei den Wolfsmilch- (Euphorbia-) Arten sowie bei Ficus elastica. Unter dem Mikroskop erweist er sich, ebenso wie die Milch, als eine feine Emulsion, bestehend aus einer klaren wässerigen Grundflüssigkeit und massenhaft in ihr suspendierten wasserunlöslichen Tröpfchen. Diese Tröpfchen bestehen jedoch nicht, wie in der Milch, aus fettem Oel, sondern vermutlich aus einem Gemenge, in welchem je nach der Pflanze entweder harzartige Stoffe oder Kautschuk dominieren (der in der Technik verwendete Kautschuk wird aus dem Milchsaft bestimmter Pflanzen gewonnen). Die klare Grundflüssigkeit enthält verschiedene Stoffe gelöst, unter denen geringe Mengen von Eiweiß, Zucker und Gummi nie zu fehlen scheinen; dazu kommen noch verschiedene spezifische Stoffe, z. B. bei dem opiumliefernden Mohn (Papaver somniferum) die Opium-Alkaloide, bei den Euphorbia-Arten große Mengen von Calciummalat, bei Carica Papaya ein proteolytisches Enzym, das Papayin, usw. Eine Eigentümlichkeit vieler Euphorbiaceen bildet die Anwesenheit von Stärkekörnern von spindelförmiger oder eigenartiger, schenkelknochenförmiger Gestalt (Fig. 99, B). Quantitativ überwiegen jedenfalls die Harze resp. der Kautschuk, welche weit über die Hälfte der Trockensubstanz ausmachen. — Bei Luftzutritt, also in ausgeflossenem Milchsaft, erfolgt alsbald, wahrscheinlich infolge eines Gerinnungsprozesses in der Grundflüssigkeit, ein Zusammenkleben der suspendierten Tröpfchen, welche schließlich eine zusammenhängende zähe Masse bilden.

Der Milchsaft findet sich nur ausnahmsweise in interzellularen Exkretbehältern, in der großen Mehrzahl der Fälle hingegen in besonderen Zellen. Diese Zellen sind lebend, sie enthalten Protoplasma mit einem oder (in dem unten zu besprechenden Spezialfall der ungegliederten Milchröhren) zahlreichen Zellkernen; der Milchsaft, welcher das übrige Lumen ausfüllt, entspricht dem Zellsaft anderer lebender Zellen. Die Membran ist meist dünn, nur bei den Euphorbia-Arten ziemlich stark verdickt (Fig. 99 B), dabei aber auch hier sehr weich und geschmeidig.

Die milchsaftführenden Zellen haben in der Regel die Form langgestreckter Schläuche, welche kontinuierliche Längsreihen bilden. Im einfachsten Fall sind die Zellen, ebenso wie bei anderen Exkretschläuchen, ringsum vollkommen geschlossen; so z. B. bei den Convolvulaceen, der Gattung Acer (Ahorn), in den Zwiebelschuppen der Allium-Arten; bei den letzteren Pflanzen ist zwar die Membran, da wo die Schläuche aneinander grenzen, mit zahlreichen Tüpfeln versehen, diese haben aber geschlossene Schließhäute. In solchen Fällen treten bei Verletzung nur kleine Tropfen Milchsaft aus, da derselbe nur aus den einzelnen Schlauchzellen aus-

fließen kann, welche durch den Schnitt geöffnet worden sind.

Bei einer Reihe von Pflanzenfamilien (Musaceae, Papaveraceae, Campa, nulaceae, der Unterfamilie Cichorieae der Compositae, u. a.) ist derselbe Zustand in der Jugend vorhanden, später aber werden die Wände, welche die benachbarten Milchsaftzellen voneinander trennen, aufgelöst. Bei Musa und Chelidonium bilden sich in jeder Querwand nur ein oder mehrere Löcher. Meist aber werden die trennenden Wände schon frühzeitig vollkommen aufgelöst (Fig. 98), so daß die Reihen von Zellen zu kontinuierlichen Röhren verschmelzen und die Grenzen der einzelnen Glieder, aus denen eine solche Röhre entstanden ist, im erwachsenen Zustande gar nicht mehr erkennbar sind; nur stellenweise (Fig. 98 bei *) bleiben zuweilen geringe Reste der resorbierten Wände erhalten. Die längsverlaufenden Röhren treiben vielfach quer- oder schräggerichtete Aussackungen, welche teils blind endigen, teils mit anderen Röhren in Berührung treten und mit ihnen durch Auflösung der trennenden Membran verschmelzen. So entsteht ein kompliziertes, reich verzweigtes und anastomosierendes Netzwerk von Röhren, welches alle Organe der Pflanze ununterbrochen durchzieht. Schneidet man eine solche Pflanze an, so wird der Inhalt des Milchröhrensystems durch den Turgordruck der angrenzenden Zellen auf weite Strecken hin in Bewegung versetzt und der Milchsaft fließt in ansehnlicher Menge aus der Schnittfläche hervor. — Man nennt diese Art von Milchsaftbehältern, welche durch Verschmelzung zahlreicher Zellen oder Glieder entstehen, gegliederte oder vielzellige Milchröhren. Sie stellen den extremsten Fall von Zellfusion dar.

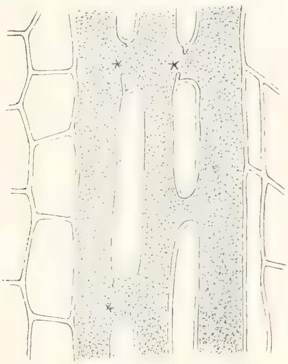


Fig. 98. Netzwerk von gegliederten Milchröhren, im Tangentalschnitt der Stengelrinde des Giftlattichs (Lactuca virosa). 225/1. Bei ** Reste von Scheidewänden. Nach de Bary.

Es gibt aber noch eine zweite Kategorie von Milchsaftbehältern, welche ebenfalls sehr lange, ununterbrochene Röhren bilden, aber in wesentlich anderer Weise entstehen, und zum Unterschied von den obigen ungegliederte oder einzellige Milchröhren genannt werden; sie finden sich bei den meisten Euphorbiaceen (Fig. 99), einigen Moraceen (z. B. Ficus), ferner bei den Apocynaceen und Asclepiadaceen. Hier entsteht jede Milchröhre durch ein ganz außerordentliches Wachstum einer einzelnen Zelle. Schon im Embryo dieser Pflanzen lassen sich mehrere einander nicht berührende Milchsaftzellen nachweisen; bei der Keimung und dem weiteren Wachstum der Pflanze wachsen diese Zellen in die Länge, ohne sich zu teilen, und treiben dabei zahlreiche Zweige, welche in alle Seitenorgane der Pflanze eindringen und sich ihrerseits reichlich verzweigen. So enthält die erwachsene Pflanze auch in diesem Fall ein reichverzweigtes System von Milchröhren, welches alle ihre Organe durchzieht; dasselbe besteht aber nur aus wenigen, getrennten Zellen von riesigen Dimensionen und höchst komplizierter Form. Es sind das bei weitem die größten Zellen des Pflanzenreichs; bei großen Bäumen müssen sie mehrere Zehner von Metern Länge erreichen, ohne die Auszweigungen zu rechnen. Natürlich ist nicht daran zu denken, solche Zellen in ganzer Ausdehnung zu isolieren; es gelingt höchstens kleine Partien derselben freizupräparieren (Fig. 99); daß dieselben aber wirklich ununterbrochen den ganzen Pflanzenkörper durchziehen, müssen wir daraus schließen, daß man in ihnen nie Querwände antrifft, auch nicht in jungen Entwickelungsstadien. Im Gegensatz zu den geglie-

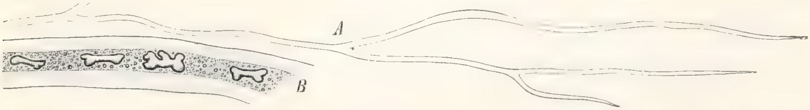


Fig. 99. Ungegliederte Milchröhre aus dem Stengel einer Wolfsmilchart (Euphorbia splendens). A freipräpariertes Zweigende einer Milchröhre, schwach vergrößert, B Stück derselben stärker vergrößert, mit knochenförmigen Stärkekörnern. Nach Sachs.

derten Milchröhren bilden die ungegliederten kein Netzwerk; ihre Zweige enden stets blind, ohne miteinander zu anastomosieren.

Bezüglich der Funktion der Milchröhren liegt die Sache weniger einfach als bei den anderen Exkretbehältern. Der Gehalt des Milchsaftes an Eiweiß, Zucker und zuweilen auch Stärke drängt die Frage auf, ob nicht die Milchröhren als Leitungsbahnen für plastische Stoffe dienen; und da sie von den Blättern aus, deren Chlorenchym von ihren Endzweigen durchzogen wird, durch die Aeste und den Stamm bis in die Wurzeln ein ununterbrochenes Röhrensystem bilden, so könnten sie allerdings geeignet sein, die Assimilationsprodukte aus den Blättern abzuleiten und den anderen Pflanzenteilen zuzuführen. Daraufhin rechnen einige Autoren die Milchröhren sogar direkt zu den Leitgeweben. Als ein weiteres Argument hierfür wird noch ins Feld geführt, daß die Milchröhren in ihrer Anordnung oft auffallende Beziehungen zu den Leitsträngen zeigen und speziell das Phloem derselben zu begleiten pflegen; diesem Argument können wir aber keine Bedeutung beimessen, umsomehr als das Gleiche nicht selten auch für interzellulare Gänge gilt, welche zweifellos keine weitere Bedeutung als diejenige von Exkretbehältern haben. Gegenüber den anatomischen und chemischen Daten, welche für die Leitfunktion der Milchröhren sprechen, ist hervorzuheben, daß die physiologischen Daten das nicht tun; die mehrfach unternommenen Versuche experimentell nachzuweisen, daß die plastischen Stoffe des Milchsaftes unter geeigneten Bedingungen im Chemismus der Pflanze verbraucht werden können, haben mehr oder weniger zweifelhafte, wenn nicht geradezu negative Ergebnisse geliefert. Dazu kommt, daß, wie schon erwähnt, die zweifellosen Exkrete (Harze oder Kautschuk) in den untersuchten Milchsäften (selbst in dem genießbaren Milchsaft von Galactodendron utile) weitaus überwiegen, während die Substanzen, welche die Bedeutung plastischer Stoffe haben könnten, quantitativ ganz zurücktreten. Endlich sei noch erwähnt, daß Milchröhren und typische Exkretbehälter einander anscheinend gleichwertig vertreten können; Milchröhren und Harzgänge schließen einander aus (es ist nur eine einzige Ausnahme bekannt), und unter den Araceen und Compositen führen die einen Gattungen Milchröhren, die anderen Harzgänge. — So halten wir es denn für sicher, daß die Milchröhren in erster Linie Exkretbehälter sind; die Leitung plastischer Stoffe ist zwar nicht ausgeschlossen, aber zweifelhaft und kommt jedenfalls nur als eine Nebenfunktion in Frage.

Während die bisher behandelten zellularen Exkretbehälter sämtlich flüssige oder halbflüssige Stoffe enthalten, haben wir jetzt noch eine Anzahl von Fällen zu besprechen, in denen das Exkret ein fester Körper ist. An erster Stelle sind hier die Kristallbehälter zu nennen, welche Kristalle von oxalsaurem Kalk führen. Diese Kristalle sind im Pflanzenreich außerordentlich verbreitet, und es gibt nur wenige Familien unter den höheren Pflanzen, denen sie fehlen; bei einigen Pflanzen treten sie in solchen Mengen auf, daß das Calciumoxalat einen erheblichen Teil, im Alter zuweilen sogar die Hauptmasse der Trockensubstanz ausmacht. Oft ist freilich die Ablagerung des Calciumoxalats eine diffuse; häufiger ist jedoch dessen Beschränkung auf besondere Exkretbehälter, welche wir hier allein zu berücksichtigen haben.

Das Calciumoxalat kann in sehr verschiedenen Formen auftreten, welche, ebenso wie seine lokale Verteilung in den Geweben, für die Arten oder Gattungen konstant und charakteristisch sind; oft kommen zwei oder selbst mehrere dieser Formen nebeneinander in derselben Pflanze vor, aber gewöhnlich in verschiedenen Geweberegionen. Die wichtigsten Formen sind folgende:

a) Einzelkristalle: mit meist regelmäßig ausgebildeten Flächen, bald dem quadratischen, bald dem monoklinen System angehörig (mit 2 resp. 6 Molekeln Kristallwasser), von im einzelnen sehr variierenden Formen und kristallographischen Kombinationen. Dieselben finden sich meist in diffuser Verteilung, oft aber auch in besonderen Zellen, welche sie in Einzahl oder Mehrzahl größtenteils ausfüllen. So führen z. B. Agave (Fig. 100), Iris und manche andere Monokotylen lange prismatische, meißelförmig zugeschärfte Kristalle zu 1 bis 2 in schmalen Zellen.

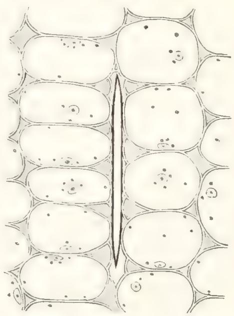


Fig. 100. Flächenschnitt durch das Blatt von Agave americana, mit einer Kristallzelle inmitten des Chlorenchyms. 200/1. Interzellularen schraffiert.

b) Raphiden: so nennt man nadelförmige, beiderseits fein zugespitzte Kristalle ohne deutliche Kanten und Flächen. Dieselben finden sich bei den meisten Monokotylen, aber auch bei manchen Dikotylen (z. B. Vitis, Fuchsia), in größerer Zahl zu einem Bündel vereinigt, so daß ihre Enden beiderseits ungefähr in einer Ebene liegen. Meist

füllt das Raphidenbündel seine Zelle nur zum geringeren Teil aus, es ist aber in einen relativ großen Schleimklumpen eingebettet; die Raphidenzellen enthalten also zwei verschiedene Exkrete nebeneinander. Bei Wasserzutritt quillt dieser Schleim sehr stark auf, infolgedessen die Raphiden aus verletzten Zellen hinaustreten und sich zerstreuen. Die Raphiden bilden nachgewiesenermaßen ein wirksames Schutzmittel gegen kleine pflanzenfressende Tiere, z. B. Schnecken.

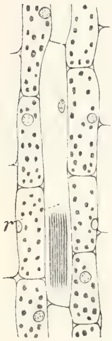


Fig. 101. Eine Längsreihe von Raphidenzellen r (nur eine Zelle in ganzer Ausdehnung sichtbar) im Längsschnitt der Stengelrinde von Tradescantia zebrina. Nach Haberlandt.

c) Drusen (Fig. 79 B, S. 1204, Fig. 103 B): im Gesamtumriß rundliche Aggregate von unvollständig ausgebildeten Kristallen, welche einem gemeinsamen Zentrum (oft ebenfalls einem Kristall) ringsum aufsitzen. Sie sind vielleicht die häufigste Form des Kalkoxalats in den Pflanzen; sie finden sich gewöhnlich zu je einer in kleinen Zellen.

Die als Kristallbehälter dienenden Zellen sind meist isolierte Idioblasten (Fig. 100); relativ selten sind sie in Längsreihen angeordnet, wie die langgestreckten Raphidenzellen gewisser Monokotylen (Fig. 101). Längsreihen von kurzen Kristallzellen kommen oft in der Weise zustande, daß eine faserförmige Mutterzelle durch Querteilungen in eine Reihe kleiner isodiametrischer Kammern zerfällt, in deren jeder sich ein relativ großer Einzelkristall oder eine Druse ausbildet (Fig. 102). Derartige Kristallkammerreihen finden sich meist in Berührung mit Sklerenchymfasern, und bei einigen Pflanzen ist die Oberfläche der Sklerenchymstränge wie austapeziert mit ihnen.

Die Kristalle entstehen in protoplasmareichen Zellen und sind, solange sie wachsen, von Plasma umgeben; dieses (resp. die in ihm herrschenden physikalischen Bedingungen) bestimmt ihre Form und Ausbildung. Kein Wunder daher, daß die Form der Kristalle resp. Kristallaggregate meist im großen und ganzen derjenigen der Zellen (also auch der Protoplasten) entspricht; so pflegen Drusen und kurze Einzelkristalle in ungefähr isodiametrischen, Raphidenbündel und lang-prismatische Einzelkristalle in mehr oder weniger gestreckten Zellen zu liegen (Fig. 79B, 102; Fig. 100, 101). Doch gibt es auch Ausnahmen von dieser Regel.

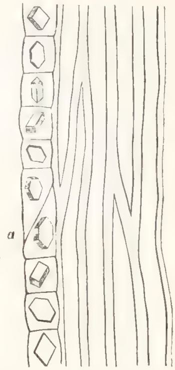


Fig. 102. Eine Längsreihe von kurzen Kristallkammern an der Oberfläche eines Sklerenchymstranges im Längsschnitt der Wurzel von Glycyrrhiza glabra. a die Grenze zweier faserförmiger Mutterzellen, durch deren Querteilung die Kristallkammern entstanden sind. Nach Kohl.

Nach vollendeter Ausbildung der Kristalle kann die Zelle lebend bleiben, doch ist alsdann das Plasma meist auf eine dünne, schwer sichtbare Schicht reduziert und noch am leichtesten an der Anwesenheit eines Zellkerns (Fig. 101) erkennbar. Oft aber stirbt das Protoplasma alsbald ab und der Zellinhalt trocknet aus, indem sein Wasser teils von den Nachbarzellen aufgesogen wird, teils in angrenzende Interzellularen verdunstet. Nach dem Absterben der Kristallzelle wölben sich die angrenzenden lebenden Zellen gegen sie vor und drücken ihre Membran ein (Fig. 100).

Recht häufig kommt es vor, daß das Protoplasma um die ausgewachsenen Kristalle eine ihnen dicht anliegende Hülle ausscheidet, welche bald ziemlich derb, bald zart und in solchem Fall nicht direkt sichtbar ist, aber deutlich hervortritt, wenn man den Kristall durch Salzsäure auflöst. Gewöhnlich besteht die Hülle aus Zellulose, wie die Zellwand; sie kann auch gleich dieser verholzt oder verkorkt sein. Sie ist meist



Fig. 103. Zellen mit umhüllten (Rosanow'schen) Kristallen. A aus dem Blattstiel des Zitronenbaums (Citrus vulgaris). 400/1. Frei nach Pfitzer. B aus dem Mark von Kerria japonica, mit Druse. Frei nach Rosanow.

an der einen Seite mit der Zellwand verwachsen (Fig. 103, A), oder steht durch einige das Zelllumen durchsetzende Balken, welche in Plasmasträngen entstehen, mit ihr in Verbindung (Fig. 103, B);

im fertigen Zustand ist dann der Kristall in eine Aussackung der Membran eingeschlossen resp. an mehreren Balken gewissermaßen aufgehängt. Solche umhüllte Kristalle nennt man nach ihrem Entdecker Rosanow'sche Kristalle.

Recht eigenartige Behälter eines anorganischen Exkrets sind die Cystolithenzellen; sie enthalten in relativ großer Menge Calciumkarbonat, welches aber nicht im Lumen, sondern in einem eigentümlichen, die Zelle großenteils ausfüllenden Auswuchs der Membran, dem Cystolithen, abgelagert ist. Die Verbreitung dieser Gebilde ist beschränkt; in typischer Ausbildung finden sie sich namentlich bei Moraceen (z. B. Ficus, Fig. 104), Urticaceen (z. B. bei den Brennnesseln) und Acanthaceen. Bei den ersteren zwei Familien liegen die Cystolithenzellen ausschließlich in der Epidermis (welche bei Ficus meist mehrschichtig ist, wie in Fig. 104), bei der letzteren Familie sind sie auch im Grundgewebe eingestreut. Der Cystolith selbst ist ein warziger Körper, welcher mittels eines dünnen Stiels mit der Zellmembran in Verbindung steht. Seine Form ist ungefähr kugelig, oval (Fig. 104) oder spindelförmig; im letzteren Fall ist der Stiel quer zur Achse des Cystolithen gerichtet und seitlich an ihm befestigt. Der Cystolithenkörper ist stark mit kohlensaurem Kalk inkrustiert, so daß er ganz vorwiegend aus dieser Substanz besteht. Läßt man eine verdünnte Säure einwirken, so wird der kohlensaure Kalk unter reichlicher Entwickelung von Gasblasen (Kohlensäure) gelöst, und es restiert eine blasse, substanzarme Grundmasse (Fig. 104, II), welche eine feine Schichtung aufweist und Zellulose enthält; unverändert bleibt nur der Stiel, welcher nicht verkalkt, sondern verkieselt ist.

Untersucht man junge Entwickelungsstadien der Cystolithenzellen (Fig. 104, III), so zeigt sich, daß die erste Anlage des Cystolithen als eine kleine zapfenartige Membranverdickung auftritt; der Zapfen verlängert sich dann zu einer schmalen Keule, welche weiterhin, mit Ausnahme ihres basalen Teiles, in die Dicke wächst und die Gestalt des fertigen Cystolithen annimmt; gleichzeitig mit diesem Wachstum findet auch die Einlagerung des Calciumkarbonats statt. Es ist also klar, daß der Cystolith nichts anderes ist als eine extrem und eigenartig ausgebildete lokale Membranverdickung.

Die Ablagerung von Kieselsäureanhydrid im Lumen besonderer Behälter, die man Kieselzellen nennen kann, ist verhältnismäßig selten. Charakteristische Kieselzellen finden sich bei vielen Palmen (Fig. 105, B), Orchideen (Fig. 105, A)

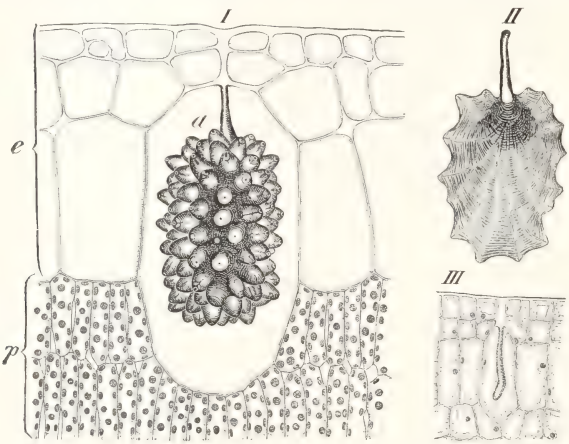


Fig. 104. I Querschnitt durch die Blattoberseite von Ficus elastica, mit Cystolithenzelle a; e mehrschichtige Epidermis, p Palissadenparenchym. — II Zelluloseskelett des Cystolithen nach Behandlung mit Essigsäure, im optischen Längsschnitt. — III Junges Entwicklungsstadium von I, bei gleicher Vergrößerung. Nach Kny.

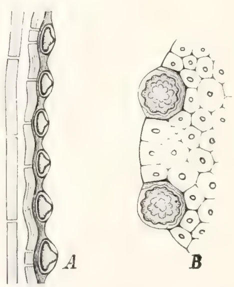


Fig. 105. Deckzellen mit Kieselkörpern, am Rande von Sklerenchymsträngen. A von Bifrenaria Harrissonii (Orchidaceae), im Längsschnitt, B von Thrinax elegans (Palmae), im Querschnitt. Frei nach Kohl.

und einigen anderen Pflanzen an der Oberfläche der Sklerenchymstränge, die sie in kontinuierlichen Längsreihen bekleiden. Es sind das kleine, meist abgeflachte Zellchen, bei denen die dem Sklerenchymstrang zugekehrte Wand verdickt, die abgekehrte, warzenförmig vorragende Wand hingegen wenigstens in der Mitte dünn ist. Das Lumen ist großenteils von einem Kieselkörper erfüllt, welcher je nach der Pflanze die Gestalt eines stumpfen Kegels, eines flachen Hütchens oder eines im Gesamtumriß kugeligen Sternes hat. Man nennt diese sonderbaren Zellen Deckzellen oder Stegmata; sie entsprechen ganz den bei anderen Pflanzen an gleichen Orten vorkommenden Reihen von Zellen, welche je einen Kalkoxalatkristall enthalten (vgl. S. 1219), und entstehen gleich diesen durch Kammerung faserförmiger Mutterzellen.

Literatur. ***F. Meyen,*** *Ueber die Sekretionsorgane der Pflanzen, 1837.* — ***J. Hanstein,*** *Ueber die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen. Botanische Zeitung, 1868.* — ***G. Haberlandt,*** *Ueber Wasser sezernierende und absorbierende Organe, I., II. Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd.* 103, 104, *1894/95.* — ***A. B. Frank,*** *Ueber die Entstehung der Interzellularräume der Pflanzen, in Beiträge zur Pflanzenphysiologie, 1868.* — ***A. Tschirch,*** *Die Harze und Harzbehälter, 1900.* — ***J. Hanstein,*** *Die Milchsaftgefäße und verwandte Organe, 1864.* — ***H. Molisch,*** *Studien über Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen, 1901.* — ***E. Stahl,*** *Pflanzen und Schnecken. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, 1888.* — ***F. G. Kohl,*** *Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze, 1889.* — ***W. Rothert und W. Zalenski,*** *Ueber eine besondere Kategorie von Kristallbehältern. Botanisches Zentralblatt, 1899.*

9. Der Bau der Blätter.

I. Die dünnen dorsiventralen Blattspreiten. A. Allgemeines. Wenn schon die äußere Form der Blätter eine sehr mannigfaltige ist, so gilt das in noch höherem Grade für ihren anatomischen Bau. Der leichteren Orientierung halber wollen wir uns zunächst an den am meisten charakteristischen und zugleich in unserem Klima häufigsten Typus der Laubblätter halten; das ist die flache, zarte und dünne (kaum einige Zehntel Millimeter dicke) Lamina oder Blattspreite von ausgesprochen dorsiventralem Bau. Nachdem wir diesen Typus (und an seinem Beispiel auch die allgemeiner gültigen Züge des Blattbaues überhaupt) kennen gelernt haben, wird es genügen, kurz hervorzuheben, worin sich die übrigen Typen der Blätter von diesem unterscheiden; dabei sei von vornherein bemerkt, daß die Typen, die wir unterscheiden, gewissermaßen künstlich herausgegriffen sind; in Wirklichkeit bestehen zwischen ihnen keine scharfen Grenzen und die Typen gehen allmählich ineinander über.

Die Hauptfunktion der Laubblätter besteht bekanntlich darin, Kohlensäure zu assimilieren, d. i. dieselbe in den grünen Chloroplasten unter Verwendung der Energie des absorbierten Lichtes zu zersetzen und aus ihrem Kohlenstoff und Wasser organische Substanz zu bilden. In Rücksicht auf diese Funktion ist der Typus der dünnen, dorsiventralen Blattspreite der vollkommenste. Denn je dünner das Blatt, je größer also seine Fläche pro Volumeneinheit, desto mehr Kohlensäure kann aus dem umgebenden Medium aufgenommen werden, und desto mehr Licht fällt auf das Blatt und wird vom Chlorophyll absorbiert. Die physiologische Dorsiventralität hat zur Folge, daß die Blattspreite sich senkrecht zur Richtung des stärksten diffusen Tageslichts (also meist annähernd horizontal) einstellt oder doch sich dieser Lage mehr oder weniger nähert; das ist aber diejenige Lage, in welcher auf die Flächeneinheit das Maximum des für die Kohlensäureassimilation nützlichen Lichtes fällt. Die Oberseite und Unterseite des Blattes können demnach ebensogut als die Licht- und Schattenseite bezeichnet werden; die Oberseite erhält beträchtlich mehr Licht als die Unterseite, und der ungleiche Lichtgenuß beider ist eine der wesentlichen Ursachen ihrer verschiedenen anatomischen Struktur.

Sowohl die Oberflächenvergrößerung als der reichliche Lichtgenuß begünstigen nun aber nicht nur die Kohlensäureassimilation, sondern zugleich auch die Wasserverdunstung durch das Blatt, und zwar diese sogar noch in höherem Grade als jene; denn mit steigender Lichtintensität nimmt die Kohlensäureassimilation nur bis zu einer gewissen Grenze, die Wasserverdunstung hingegen kontinuierlich zu. Die Wasserabgabe muß aber mit der Wasseraufnahme im Gleichgewicht sein, denn wenn der Wassergehalt und damit die Turgeszenz der Blattzellen unter ein gewisses Maß sinkt, hört die Aufnahme der Kohlensäure infolge Verschlusses der Spaltöffnungen auf, und ein noch weiteres Sinken des Wassergehalts droht der Pflanze mit Lebensgefahr. Darum kann die Dicke der Blattspreiten nicht unter ein gewisses Maß sinken, welches um so höher liegt, je stärker die Beleuchtung ist. Dazu kommt noch, daß mit abnehmender Dicke des Blattes auch seine mechanische Widerstandsfähigkeit abnimmt. Aus diesen Gründen ist es verständlich, daß der Typus der dünnen dorsiventralen Blattspreite nur bei solchen Pflanzen möglich ist, deren Standort nicht übermäßig sonnig ist und zugleich eine hinreichende und stetige Wasserzufuhr gewährleistet;

sind die klimatischen oder die Standortsverhältnisse so, daß die Besonnung stark, die Wasserzufuhr aber gering oder (wenn auch nur periodisch) unterbrochen ist, so müssen die Pflanzen sich mit anderen, für die Kohlensäureassimilation weniger günstigen Blattypen begnügen. Ebenso ist dieser Blattypus nur da möglich, wo das einzelne Blatt eine kurze Lebensdauer hat, also bei den krautigen Pflanzen und den laubabwerfenden Holzgewächsen; denn erstens sind für eine jahrelange Existenz die dünnen Blattspreiten nicht fest genug gebaut, und zweitens transpirieren sie so stark, daß sie während des Winters wegen Mangels an Wasserzufuhr zugrunde gehen müßten.

Nach diesen Vorbemerkungen, welche einen Schlüssel zum Verständnis der Blattstruktur in ihrer Abhängigkeit von Klima und Standort liefern, können wir uns zur näheren Betrachtung des Baues der Blattspreiten wenden.

B. Die Nervation. Vor allem unterscheidet man schon mit bloßem Auge zwei auffallend verschiedene Teile: die Nerven und das Mesophyll. Als Nerven oder Adern bezeichnet man die farblosen Streifen, welche die Blattspreite durchziehen, Mesophyll heißen die zwischen ihnen befindlichen grünen Blattpartien. Die stärkeren Nerven treten gewöhnlich als gewölbte Rippen über die Blattfläche hervor, zuweilen beiderseits, meist aber nur unterseits, während ihnen auf der Oberseite sogar Furchen entsprechen können; die zarteren Nerven bilden keine Rippen, sie scheinen aber, wenn man ein dünnes Blatt gegen das Licht hält, als farblose Linien hindurch. Da das Mesophyll meist ausschließlich aus zartwandigem Gewebe besteht, die Nerven hingegen auch derberes, verholztes Gewebe enthalten, so widerstehen letztere länger der Fäulnis; dank diesem Umstand kann man durch andauernde, rechtzeitig unterbrochene Verwesung der Blätter ihr ganzes Nervensystem isolieren und sehr anschauliche Blattskelette erhalten. Man findet solche Blattskelette oft in der Natur, wenn abgefallene Blätter in oder auf dem Boden langsam verwesen.

Mit den tierischen Nerven haben die Blattnerven außer dem Namen nichts gemeinsam. Ihre Bedeutung besteht in erster Linie darin, daß in ihnen die Leitstränge verlaufen, welche den transpirierenden Mesophyllzellen das beständig nötige Wasser zuführen und andererseits die Produkte ihrer Assimilationstätigkeit aufnehmen und aus dem Blatt ableiten; letzteres ist für die Tätigkeit des assimilierenden Mesophylls von ebensolcher Wichtigkeit, wie der Ersatz des verdunstenden Wassers, da die Assimilation durch die Anhäufung ihrer Produkte in den Zellen in hohem Grade gehemmt wird. Die Leitstränge bilden also eine Art doppelten Kanalsystems, welches die Blattspreite durchzieht und das Funktionieren des Mesophylls ermöglicht. Da nun jeder Nerv einen Leitstrang enthält (nur die besonders dicken und breiten Hauptnerven gewisser Pflanzen enthalten deren mehrere bis viele), so verrät uns die Anordnung der Nerven, die sogenannte Nervation (auch Nervatur oder Aderung genannt), auch ohne Mithilfe des Mikroskops die Anordnung der Leitstränge in der Blattspreite. Aus diesem Gesichtspunkt gewinnt die Nervation ein hervorragendes Interesse.

Die Begriffe Nerv und Leitstrang fallen freilich nicht ganz zusammen. Einerseits bestehen die stärkeren Nerven nicht nur aus einem Leitstrang, sondern daneben auch noch aus anderem Gewebe, und die Hauptnerven enthalten manchmal nicht einen, sondern mehrere bis viele Leitstränge. Andererseits liegen die feinsten Leitstränge meist nicht eigentlich in Nerven, sondern sind direkt in das grüne Mesophyll eingebettet. Dennoch scheinen in dünnen Blattspreiten auch diese Leitstränge mehr oder weniger durch, weil das lufthaltige und daher undurchsichtige Mesophyll über ihnen eine dünnere Schicht bildet als daneben. Der Unterschied zwischen Nerven und Leitsträngen ist also kein scharfer, und der Bequemlichkeit halber können wir ruhig die Nervation mit der Anordnung der Leitstränge identifizieren.

Abgesehen von ihrer Bedeutung für den Stofftransport sind ferner die Nerven, wenigstens die stärkeren, bei den dünnen Blattspreiten auch von wesentlicher mechanischer Bedeutung. Auch wenn sie keine spezifischen Festigungsgewebe enthalten (was häufig der Fall ist), bestehen sie doch aus festerem, dichterem Gewebe und sind daher steifer als das zartwandige lockere Gewebe des Mesophylls; meist wird die mechanische Ueberlegenheit der stärkeren Nerven über das Mesophyll noch durch ihre größere Dicke vermehrt. So bildet das Nervensystem ein festeres Gerüst, welches dem Blatt den nötigen Halt verleiht, wie man etwa einen Papierdrachen durch einen Rahmen und diagonale Leisten aus Holz aussteift. Dünne Blattspreiten von nicht allzu kleinen Dimensionen können nur dank der Aussteifung durch ein hinreichend ausgebildetes System von Nerven eine andere als hängende Lage haben; schneidet man aus einem solchen Blatt einen Streifen aus, welcher nur aus Mesophyll mit den zarten Nerven höherer Ordnung besteht, so wird man finden, daß er mehr oder weniger schlaff herabhängt.

Man unterscheidet die folgenden Haupttypen der Nervation:

1. Im einfachsten Fall, welcher durch die

Coniferen und Cycadeen vertreten ist, verlaufen die Nerven in der Längsrichtung des Blattes, ohne sich zu verzweigen oder miteinander in Verbindung zu treten. In den schmal-linealen Blättern vieler Coniferen ist nur ein einziger Nerv in der Mittellinie des Blattes vorhanden, in breiteren Blättern finden sich mehrere parallele Nerven.

2. Bei den meisten Farnen und bei Gingko unter den Gymnospermen sind die Nerven zwar verzweigt, aber die Zweige sind nicht durch Anastomosen miteinander verbunden und enden sämtlich frei am Blattrande. Die Verzweigung kann wiederholt-gabelig (Fig. 106) oder fiederförmig sein; in letzterem Fall sind ein Haupt- oder Mittelnerv und die von ihm seitlich abzweigenden Seitennerven zu unterscheiden.



Fig. 106.

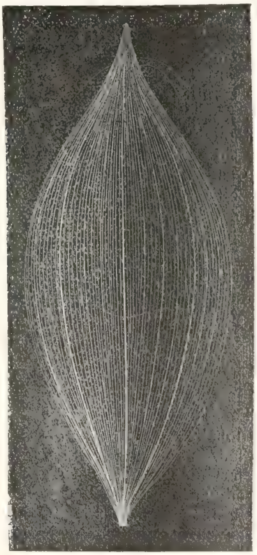


Fig. 107.

Fig. 106. Gabelige Nervation der Blättchen eines Farns (Adiantum). 1/1. Nach Sachs.
Fig. 107. Blatt des Maiglöckchens (Convallaria latifolia), mit streifiger Nervation. 1/1. Nach Ettinghausen.

3. Die streifige Nervation (Fig. 107) findet sich fast nur bei Monokotylen, hier aber ganz vorherrschend. Sie ist dadurch charakterisiert, daß eine größere Anzahl von Längsnerven einander parallel oder (bei breiteren Blättern) bogig von der Basis zur Spitze verlaufen und in der Nähe der verschmälerten Spitze sukzessive miteinander verschmelzen; außerdem sind sie sämtlich durch zahlreiche quer oder schräg verlaufende zarte Leitstränge (die in Figur 107 nicht dargestellt sind) leiterförmig miteinander verbunden. Die Längsnerven zerfallen meist nach ihrer Stärke in mehrere Kategorien — Nerven erster, zweiter, dritter Ordnung —, die mehr oder weniger regelmäßig miteinander abwechseln; die Queranastomosen stellen die Nerven letzter Ordnung dar. — Eine Modifikation dieses Typus ist die fiederstreifige Nervation, welche sich bei manchen breitblätterigen Monokotylen (z. B. den Bananen) findet. Hier ist eine dicke und breite Mittelrippe vorhanden, von der zahlreiche viel schwächere Seitennerven fiederartig abzweigen und einander parallel zum Rande verlaufen, in dessen Nähe sie sich meist bogig krümmen und miteinander verschmelzen; auch in diesem Fall sind die parallelen Seitennerven durch feine Queranastomosen verbunden. Jedenfalls bilden also bei dem streifigen Typus der Nervation die sämtlichen Stränge eines Blattes ein zusammenhängendes Netzwerk mit reihenweise angeordneten viereckigen Maschen.

4. Die netzaderige Nervation ist am meisten verbreitet, außer fast sämtlichen Dikotylen kommt sie noch gewissen Farnen und Monokotylen zu. Sie ist charakterisiert durch wiederholte Verzweigung der Nerven und Vereinigung der Zweige zu einem komplizierten Netzwerk mit polygonalen Maschen. Von der Blattbasis aus verläuft entweder nur ein Mittelnerv (Fig. 108) oder es sind (bei sehr breiten Blättern, z. B. den Ahornarten)

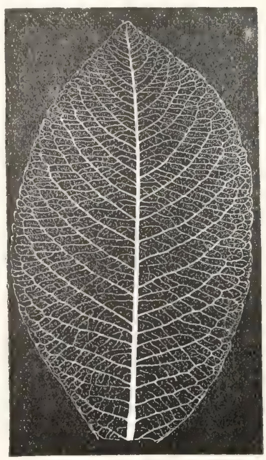


Fig. 108. Blatt einer Weide (Salix caprea) mit netzaderiger Nervation. 1/1. Nach Ettinghausen.

mehrere annähernd gleich starke, fingerförmig spreizende Hauptnerven vorhanden. Von diesen Nerven erster Ordnung zweigen fiederartig schwächere Nerven zweiter Ordnung ab, diese teilen sich in noch schwächere dritter Ordnung, usw.; man kann manchmal bis zu acht Ordnungen von sukzessive schwächer werdenden Nerven unterscheiden. Alle Nerven verbinden sich miteinander und bilden zahllose Netzmaschen; nur die kurzen Auszweigungen letzter Ordnung können blind endigen.

Von diesen Haupttypen zerfällt namentlich der netzaderige Typus in eine große Zahl von Einzeltypen, je nachdem ob ein oder mehrere Hauptnerven vorhanden sind, unter welchem Winkel die Seitennerven abgehen, ob die Nerven zweiter Ordnung gerade bis zum Blattrand verlaufen oder vorher bogig abbiegen oder sich in Zweige auflösen, ob blinde Nervenendigungen vorhanden sind oder nicht, ob sie sich nur innerhalb der Maschen oder auch am Blattrande finden, usw. Aus den verschiedenen Kombinationen dieser Merkmale ergibt sich eine ungeheure Mannigfaltigkeit der Nervation; und zwar ist diese meist für die Species oder doch für das Genus konstant, und es dürften sich kaum zwei Pflanzengattungen finden, die nicht irgendeinen Unterschied in den Details der Blattnervation aufweisen. Diese Verhältnisse sind eingehend studiert worden, weil sie von großer Bedeutung für die Paläontologie sind; sie gestatten nämlich selbst bloße Abdrücke fossiler Blätter zu charakterisieren, voneinander zu unterscheiden und eventuell ihre Zugehörigkeit zu rezenten Gattungen festzustellen.

Aus dem eingangs über die Bedeutung der Nerven Gesagten ergibt sich, daß die ersten zwei Haupttypen, in denen die Nerven isoliert verlaufen, primitiv, die folgenden Typen hingegen, wo die Nerven zu einem Netzwerk anastomosieren, vollkommener sind, da hier das Mesophyll viel gleichmäßiger von Leitsträngen durchsetzt ist. Unter diesen Typen ist wiederum der netzaderige Typus vollkommener als der streifige, weil ersterer eine weit gleichmäßigere Verteilung der verschieden starken Nerven gewährt und plötzliche Abstufungen in der Weite der Leitungsbahnen ausschließt. — Auch in mechanischer Hinsicht sind begreiflicherweise die Typen mit anastomosierenden Nerven die vollkommeneren, und besonders günstig ist, namentlich für breitere Blätter, wiederum die netzaderige Nervation, da hier die stärkeren Nerven nicht nur längs, sondern in verschiedenen Richtungen verlaufen und miteinander zusammenhängen.

C. Bau der Leitstränge und Nerven. Die Leitstränge in den Blättern sind (abgesehen von den Farnen[1])) stets kollateral (resp. bikollateral) gebaut (Fig. 14, S. 1160, Fig. 58, S. 1192, Fig. 78, S. 1204, Fig. 111, S. 1227), und zwar haben in den dünnen Blattspreiten, deren Stränge in einer Fläche liegen, die beiden Bestandteile derselben eine ganz bestimmte Lage: das Xylem ist der Oberseite, das Phloem der Unterseite des Blattes zugekehrt. Hiernach kann man an einem Blattquerschnitt erkennen, welches seine Ober- und Unterseite ist, auch wenn beide sich sonst nicht deutlich unterscheiden.

Die Hauptnerven enthalten, wie schon bemerkt, zuweilen mehrere bis viele Leitstränge; ist nur *ein* Leitstrang vorhanden, so ist derselbe hier verhältnismäßig stark und bei den Dikotylen und Gymnospermen meist mit einem Kambiumstreifen versehen (Fig. 78, S. 1204), durch dessen Tätigkeit er ein gewisses Dickenwachstum erfahren kann. Das übrige Gewebe der Hauptnerven besteht im einfachsten Fall nur aus längsgestrecktem, chlorophyllfreiem Parenchym, dem sogenannten *Nervenparenchym*, welches die Hauptmasse des Nerven ausmachen kann; es füllt die Zwischenräume zwischen den Strängen und beiden Epidermen in mehreren Schichten aus, und an den Flanken umkleidet es die Stränge in mindestens einer Schicht. Das Nervenparenchym setzt sich in die Leitscheiden der Stränge höherer Ordnung fort (s. unten) und dient wie diese als Ableitungsbahn der gelösten Assimilationsprodukte. — Oft enthält der Nerv auch noch Festigungsgewebe in Form von Sklerenchymbelegen des oder der Leitstränge. Bei manchen Monokotylen sind dieselben in den Hauptnerven sehr mächtig entwickelt und reichen bis zur Epidermis, oder es sind außerdem noch isolierte Sklerenchymstränge vorhanden, die meist unter der Epidermis liegen, einem Leitstrangbeleg gegenüber (Fig. 58, S. 1192); in solchem Fall kann die Hauptmasse der Nerven aus Sklerenchym bestehen und das Nervenparenchym auf ein geringes Quantum reduziert sein. Bei Dikotylen und Gymnospermen pflegen die Sklerenchymbelege schwächer zu sein (Fig. 78, S. 1204) oder auch ganz zu fehlen; dafür wird hier bei dem kambialen Dickenwachstum des Leitstranges in diesem selbst eine oft ziemlich ansehnliche Menge dickwandigen Gewebes gebildet, welches ebenfalls festigend wirkt; außerdem können die vorragenden Kanten des Nervs subepidermales Kollenchym enthalten. Chloroplasten fehlen jedenfalls in dem gesamten Nervengewebe, weshalb eben die Nerven makroskopisch farblos erscheinen.

Wenn wir von den Hauptnerven zu den Nerven zweiter und höherer Ordnung übergehen, so sehen wir mit der Verkleinerung des Nervenquerschnitts auch ihren Bau sich mehr und mehr vereinfachen. Schon in Nerven zweiter Ordnung finden wir stets nur *einen* Leitstrang; wenn dieser noch einen schwach

---

[1]) Vgl. den Abschnitt über „Pteridophyten“ im Kapitel 10.

tätigen Kambiumstreifen enthält (Fig. 78, S. 1204), so ist in Nerven höherer Ordnung ein solcher jedenfalls nicht mehr vorhanden. Die Mächtigkeit des Leitstranges und mit ihr die Zahl und der Durchmesser der Elemente des Xylems und Phloems nehmen sukzessive ab, bis in den Nerven höherer Ordnung beide Teile im Querschnitt nur noch aus wenigen engen Zellen bestehen (Fig. 109).

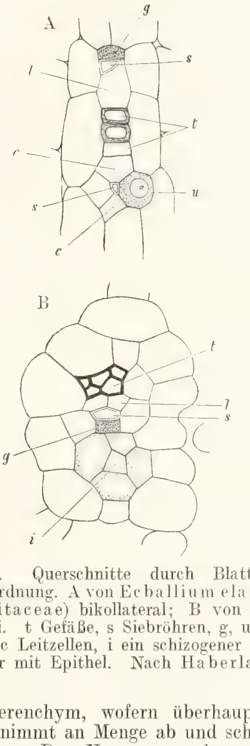


Fig. 109. Querschnitte durch Blattstränge höherer Ordnung. A von Ecballium elaterium (Cucurbitaceae) bikollateral; B von Aralia Sieboldi. t Gefäße, s Siebröhren, g, u Geleitzellen, l, c Leitzellen, i ein schizogener Exkretbehälter mit Epithel. Nach Haberlandt.

Das Sklerenchym, wofern überhaupt vorhanden, nimmt an Menge ab und schwindet bald ganz. Das Nervenparenchym nimmt ebenfalls an Menge ab, es schwindet aber meist nicht völlig, sondern reduziert sich in den Strängen höherer Ordnung, welche nicht mehr in eigentlichen Nerven liegen sondern in das grüne Mesophyll eingebettet sind, auf eine einzige Schicht, die uns bereits bekannte Leitscheide (vgl. S. 1206; Fig. 114 S. 1228), welche den kleinen Leitstrang rings umgibt. Oft ist freilich die Leitscheide nicht scharf von dem Chlorenchym unterschieden, sondern geht allmählich in dasselbe über, indem ihre Zellen an der dem Leitstrang abgekehrten Seite oder auch überall Chloroplasten führen und auch in der Gestalt sich mehr oder weniger den anliegenden Chlorenchymzellen nähern (Fig. 110); jedenfalls aber umgibt sie den Leitstrang lückenlos, so daß dessen Elemente nicht an Interzellularen grenzen und das Wasser aus den Gefäßen nicht in diese hinausfiltrieren kann (Ausnahmen von dieser Regel finden sich fast nur in den peripherischen, wasserausscheidenden Leitstrangendigungen, vgl. S. 1212).

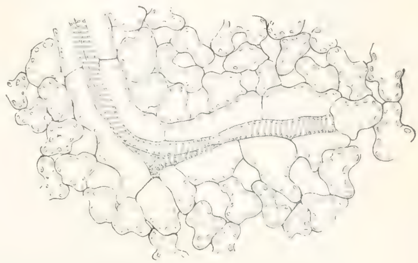


Fig. 110. Eine blinde Leitstrangendigung im Blatt von Impatiens parviflora. 240/1. Nach Strasburger.

Schließlich schwinden auch die Phloemzellen, und die Leitstränge letzter Ordnung mit Einschluß ihrer blind endenden Zweige (Fig. 110) bestehen nur aus ein paar sehr engen Gefäßen (meist Tracheiden), ja oft nur aus einer einzigen Reihe von Gefäßzellen, mit oft kurzen, fast isodiametrischen Endgliedern.

D. Die Epidermis. Auf die Epidermis, welche Nerven und Mesophyll gleichmäßig überzieht, brauchen wir hier nicht näher einzugehen, zumal die Epidermis gerade an den Blättern besonders charakteristisch ausgebildet ist und das im Kapitel 4 über sie Gesagte sich in erster Linie auf die Blattepidermis bezieht. Hier sei nur zweierlei hervorgehoben. Erstens, daß der dorsiventrale Bau der Blattspreiten oft (aber nicht immer) auch in einer verschiedenen Ausbildung der Epidermis der Ober- und Unterseite zum Ausdruck kommt. In der Form und Größe der Zellen (Fig. 14, S. 1160), in der Dicke und Struktur ihrer Außenwand, in der Behaarung, in der Zahl der Spaltöffnungen kann sich die unterseitige Epidermis von der oberseitigen mehr oder weniger erheblich unterscheiden. Nicht selten ist z. B. die Unterseite dicht behaart, die Oberseite aber ganz kahl; Spaltöffnungen sind an der Unterseite meist zahlreicher als an der Oberseite und oft nur an ersterer vorhanden (selten umgekehrt). Zweitens ist zu bemerken, daß die Epidermis über den Nerven anders ausgebildet zu sein pflegt, als über dem Mesophyll; während sie über letzterem

meist aus kurzen Zellen besteht, deren Seitenwände häufig gewellt sind, haben ihre Zellen über den Nerven gestreckte Form und gerade Seitenwände; Spaltöffnungen sind nur über dem Mesophyll vorhanden (Fig. 28, S. 1169).

E. Das Mesophyll. Abgesehen von den oft eingestreuten Exkretbehältern verschiedener Art (vgl. z. B. Fig. 95, S. 1215), besteht das Mesophyll der dünnen Blattspreiten nur aus wenigen (etwa 3 bis 10) Schichten von Chlorenchym. Dieses ist, wie wir schon sahen (Kapitel 7), in den meisten Fällen und namentlich bei fast allen Dikotylen in zwei scharf differenzierte Gewebe geschieden, das Palissadenparenchym oberseits und das Schwammparenchym unterseits (Fig. 78, S. 1204, Fig. 111); hierin kommt gewöhnlich die Dorsiventralität der Blattstruktur am schärfsten und auffallendsten zum Ausdruck. Auch makroskopisch macht sich diese Differenzierung darin bemerklich, daß die Oberseite der Blätter intensiver und reiner grün, die Unterseite blaßgrün bis weißlich erscheint; letzteres ist nicht nur durch den geringeren Chlorophyllgehalt, sondern hauptsächlich durch den Luftreichtum des Schwammparenchyms bedingt. Gewöhnlich nimmt das stets mehrschichtige Schwammparenchym einen größeren Teil der Blattdicke ein als das Palissadenparenchym, welches oft nur aus einer und höchstens aus drei Zellschichten besteht. Nahe der Grenze beider, etwa in der Mitte der Blattdicke oder etwas näher zur Oberseite, verlaufen die kleineren, in das Mesophyll eingeschlossenen Leitstränge.

Die allgemeinen Charaktere und die spezielle Funktion des Palissaden- und Schwammparenchyms haben wir bereits im Kapitel 7 kennen gelernt; es wurde dort dargelegt, daß ersteres das spezifische Assimilationsgewebe ist, und daß die enge Palissadenform für diese Funktion den Vorteil bietet, daß pro Einheit der Blattfläche eine möglichst große Zahl von Chloroplasten untergebracht werden kann. Hier ist es am Platze noch die Frage zu berühren, welchen physiologischen Sinn es hat, daß die Palissaden senkrecht zur Blattfläche und nicht etwa parallel zu ihr orientiert sind. Für die Kohlensäureassimilation selbst dürfte dieser Umstand kaum von direkter Bedeutung sein, wohl aber für die Ableitung der Assimilationsprodukte, welche, wie schon erwähnt, ihrerseits die Fortdauer der Assimilation bedingt. Da die Leitstränge mit ihren Leitscheiden die Bahnen für die Ableitung der Assimilate aus dem Blatt sind, so müssen diese aus den assimilierenden Zellen zunächst zu den Leitsträngen gelangen, welche in der Mittelschicht des Blattes liegen; sie müssen also das Assimilationsgewebe in einer zur Blattfläche ungefähr senkrechten Richtung durchwandern, und hierfür ist es vorteilhaft, wenn die Zellen dieses Gewebes in der gleichen Richtung gestreckt sind. Sind die Assimilate aus dem Palissadenparenchym in die oberste Schicht des Schwammparenchyms gelangt, welche in gleichem Niveau mit den Leitsträngen liegt, so werden sie hier in einer der Blattfläche parallelen Richtung weitergeleitet und den Leitsträngen zugeführt; die Zellen dieser Schicht sind denn auch nicht mehr senkrecht zur Blattfläche gestreckt, sondern umgekehrt in dieser Richtung mehr oder weniger abgeplattet, so daß also ihr größter Durchmesser wieder mit derjenigen Richtung zusammenfällt, in der die Assimilate zu wandern haben. Aus denjenigen Palissadenzellen, welche über Leitsträngen liegen, können die Assimilate natürlich direkt in die Leitscheide gelangen; und nicht selten fällt es auf, daß auch etwas seitlich gelegene Palissaden durch eine bogige Krümmung nach den Leitscheiden hin den direkten Anschluß an diese erreichen (Fig. 114, S. 1228). — Diese Form- und Anordnungsverhältnisse sind zugleich auch für die Zuleitung des Wassers aus den Leitsträngen zu den Zellen des Palissadenparenchyms von Bedeutung, da das Wasser sich in denselben Bahnen, nur in umgekehrter Richtung bewegt wie die Assimilate.

Die Ausbildung der beiden Abarten des Chlorenchyms ist von den herrschenden Außenbedingungen nicht unabhängig. Starkes Licht und Lufttrockenheit, welche die Transpiration steigern, begünstigen die Ausbildung des Palissadenparenchyms und beeinträchtigen diejenige des Schwammparenchyms, schwache Beleuchtung und feuchte Luft wirken in umgekehrtem Sinne. Wir finden also bei Pflanzen sonniger Standorte das Palissadenparenchym besonders mächtig und typisch entwickelt (aus schmalen, stark gestreckten Zellen bestehend), das Schwammparenchym aber wenig charakteristisch, aus rundlichen Zellen bestehend mit relativ kleinen Interzellularen, überhaupt das ganze Chlorenchym von verhältnismäßig dichtem Gefüge, wodurch einer übermäßigen Transpiration entgegengewirkt wird; manchmal ist auch unterseits die äußerste Chlorenchymschicht mehr oder weniger palissadenartig ausgebildet. Bei Schattenpflanzen hingegen sind die Palissaden relativ kurz und breit, der isodiametrischen Form genähert, das Schwammparenchym überwiegt bedeutend an Masse und hat typisch geformte, stark gewellte Zellen, überhaupt ist das Mesophyll recht locker gebaut; im extremen Fall kann sogar das ganze Chlorenchym nur aus zwei bis drei Schichten von Schwammparenchym bestehen.

Auch bei verschiedenen Individuen derselben Species kann der Bau des Mesophylls recht große Differenzen aufweisen, je nach den Bedingungen, unter denen sie wachsen. Besonders bemerkenswert ist aber, daß bei manchen Pflanzen (Buche, Ahorn, Hollunder usw.) die Blätter desselben Individuums einen wesentlich verschiedenen Bau aufweisen, je nachdem sie frei dem Sonnenlicht ausgesetzt oder durch die anderen Blätter beschattet sind; die Sonnenblätter

sind kleiner, aber bedeutend dicker als die Schattenblätter, und ihre größere Dicke ist in erster Linie durch die stärkere Entwickelung des Palissadenparenchyms bedingt (Fig. 111). Eine so weitgehende Plastizität der Blattstruktur kommt freilich der Mehrzahl der Pflanzenspecies nicht zu. Sie repräsentieren eine in bezug auf den Lichtgenuß weniger günstige Konstruktion, da ihr Chlorenchym pro Volumeneinheit eine geringere Fläche einnimmt; aus gleichem Grunde verdunsten sie aber andererseits weniger Wasser, und zugleich sind sie mechanisch viel widerstandsfähiger. Ihre derbe

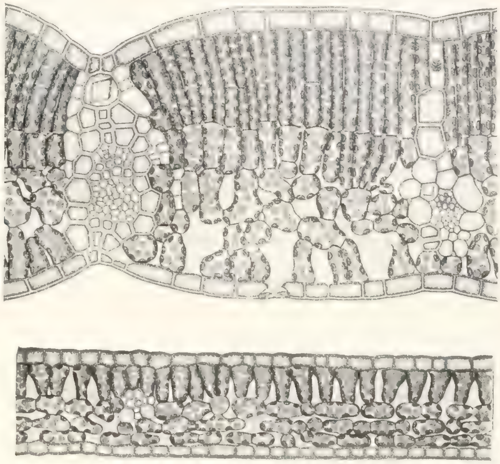


Fig. 111. Querschnitte durch Blätter der Buche (Fagus silvatica). A Sonnenblatt, B Schattenblatt. 280/1. Nach Kny.

Beschaffenheit verdanken sie außer der größeren Dicke manchmal nur ihrer Epidermis, deren Außenwand beträchtlich stärker verdickt zu sein pflegt als bei den zarten Blattspreiten; oft finden sich aber auch noch subepidermale Sklerenchymplatten, ein einbis mehrschichtiges dickwandiges Hypoderm, oder es sind mannigfaltige sklerotische Idioblasten in das Chlorenchym eingestreut. Die Nerven heben sich meist weniger vom Mesophyll ab als bei den zarten Blattspreiten.

Auch bei dünnen und im übrigen deutlich dorsiventral gebauten Blattspreiten ist übrigens die Differenzierung des Chlorenchyms keineswegs immer so scharf, wie in den besprochenen, typischen Fällen. Sie kann sich darauf beschränken, daß von der Oberseite zur Unterseite die Lockerheit des Gewebes allmählich zunimmt und sein Reichtum an Chloroplasten allmählich abnimmt. Endlich kommt es namentlich unter den Monokotylen nicht selten vor, daß das gesamte Chlorenchym des Blattes so ziemlich gleich beschaffen ist. Meist ist es in solchen Fällen überall reich an Intercellularen (Fig. 14, S. 1160); es kommt aber auch vor, daß das ganze Chlorenchym ein dichtes Gefüge hat, dafür aber in demselben weite lysigene Luftgänge verlaufen, welche als Luftreservoire für die umgebenden Chlorenchymschichten dienen (Fig. 58, S. 1192).

II. Andere Blattypen. Den dünnen und zarten Blattspreiten stehen die ebenfalls ausgesprochen dorsiventralen, aber derben, lederartigen Blattspreiten gegenüber, welche namentlich bei immergrünen Pflanzen verbreitet sind; die Blätter, deren Querschnitte in Figur 58 (S. 1192) und Figur 95 (S. 1215) abgebildet sind, gehören schon diesem Typus an oder leiten zu ihm hinüber. Solche Blätter zeichnen sich zunächst durch größere Dicke aus, welche oft bis zu 1 mm und mehr beträgt.

Einen dritten Typus bilden die dicken und saftreichen, sogenannten fleischigen Blätter. Es ist das ein an zeitweiligen Wassermangel angepaßter Blattypus, welcher fast ausschließlich bei Pflanzen sonniger und sehr trockener Standorte und bei den der Bodenwurzeln entbehrenden Epiphyten vorkommt. Die Blätter fungieren hier nicht nur als Assimilationsorgane, sondern zugleich als Wasserspeicher; so lange Wasser vorhanden ist, nehmen sie es reichlich auf, und während der trockenen Zeit wird der aufgespeicherte Vorrat verbraucht. Bei diesen Blättern fällt vor allem der Mangel äußerlich sichtbarer Nerven auf; höchstens ist ein schwach vorragender Mittelnerv vorhanden. Die tief in das Grundgewebe eingebetteten

Leitstränge sind oft nicht in einer, sondern in zwei oder selbst mehr Schichten angeordnet; es ist einleuchtend, daß von einer gewissen Dicke des Blattes an eine einfache Schicht von Leitsträngen nicht mehr ausreichen würde, da die meisten Chlorenchymzellen allzuweit von dem nächsten Leitstrang entfernt wären. Das Chlorenchym ist nur schwach differenziert oder selbst ganz gleichartig, seine Zellen sind voluminös und relativ arm an Chloroplasten; die Wasserspeicherung als die für die Erhaltung des Lebens allerwichtigste Funktion tritt gegenüber der Kohlensäureassimilation in den Vordergrund. Oft ist aber auch das Grundgewebe in zwei Gewebearten differenziert, das Chlorenchym und das Wassergewebe (vgl. S. 1200ff.), von denen ersteres allein die Assimilation besorgt, während letzteres der Wasserspeicherung dient. Wenn das Blatt mäßig dick ist, so liegt das Wassergewebe peripherisch, zwischen Epidermis und Chlorenchym; dieses kann dann noch in Palissaden- und Schwammparenchym differenziert sein (Fig. 73, 74, S. 1200). Bei Pflanzen aber, welche langdauernde Dürre auszuhalten haben und ein entsprechend mächtiges Wassergewebe benötigen, würde letzteres bei peripherischer Lage allzu wenig Licht zu dem Chlorenchym durchlassen; hier ist das Chlorenchym in dünner Schicht unter der Epidermis beider Blattseiten ausgebreitet, während das großzellige Wassergewebe den inneren Teil des Blattes einnimmt. Ein sehr klares Beispiel für diesen Blattbau liefern die bis über 1 cm dicken Blätter der Aloe-Arten (Fig. 112),

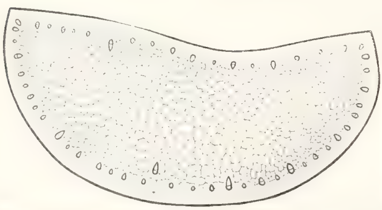


Fig. 112. Querschnitt durch das Blatt von Aloe socotrina. 4/1. An der Grenze des peripherischen Chlorenchyms (schraffiert) und des großzelligen inneren Wassergewebes liegen die Leitstränge; in den größeren derselben ist die Grenze des Xylems und Phloems bezeichnet; das Phloem ist überall der Oberfläche zugekehrt.

an deren Querschnitt man schon makroskopisch den schmalen grünen Streifen unterscheidet, welcher das dicke Wassergewebe umsäumt. Solche Blätter nähern sich schon bedeutend einem der beiden folgenden Bautypen.

Die bisher besprochenen Blatttypen haben die mehr oder weniger ausgesprochene Dorsiventralität der Struktur gemeinsam. Es gibt aber auch, obwohl viel seltener, Blätter, welche in der äußeren Form wie im anatomischen Bau nicht dorsiventral, sondern isolateral oder radiär sind.

Die isolateralen Blätter sind zwar flach, aber ihre beiden Seiten sind einander gleich. Am ausgesprochensten ist das bei den schwertförmigen Blättern (z. B. bei den Schwertlilien, Iris), deren Blattfläche in einer senkrechten Ebene liegt, dem Stengel die eine Kante zukehrend, so daß keine Ober- und Unterseite, sondern eine linke und rechte Flanke vorhanden sind. In dieser Stellung der Blätter ist eine eigenartige Anpassung an stark besonnte Standorte zu sehen; solange die Sonne hoch steht, fallen die Lichtstrahlen nicht senkrecht, sondern unter kleinen Winkeln auf die Blattflächen

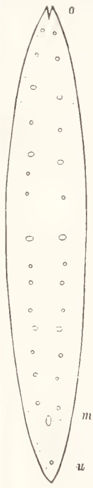


Fig. 113.

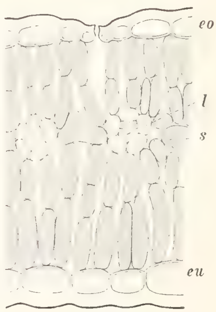


Fig. 114.

Fig. 113. Querschnitt durch das schwertförmige Blatt von Epidendron equitans (Orchidaceae). 10/1. o innere, dem Stengel zugekehrte Kante (morphologische Oberseite), u äußere Kante; m Medianstrang. Die Stränge sind durch kleine Kreise bezeichnet; nahe der Oberfläche eine Schicht winziger Sklerenchymstränge, durch Punkte bezeichnet. Nach außen von letzteren liegt kleinzelliges chlorophyllreiches, nach innen von den Leitsträngen großzelliges chlorophyllfreies Gewebe; zwischen beiden ein allmählicher Uebergang.

Fig. 114. Querschnitt durch das isolaterale Blatt von Linum tenuifolium. 220/1. eo oberseitige, eu unterseitige Epidermis; l kleine Leitstränge, mit Leitscheiden s. Das Chlorenchym schraffiert. Nach Heinricher.

auf und das Licht dringt nur zum geringeren Teil in das Innere ein; das Blatt weicht also gewissermaßen der zu starken Insolation aus, wodurch die im Gewebe herrschende Lichtintensität in unschädlichen Grenzen gehalten wird. Solche Blätter unterscheiden sich von den dorsiventralen darin, daß alle äußeren Faktoren (Licht, Feuchtigkeit, Schwerkraft) auf beide Flanken gleich einwirken. Dementsprechend ist auch ihr Bau ein vollkommen symmetrischer (Fig. 113). Die Leitstränge liegen entweder in der Medianebene des Blattes, das Xylem nach der vorderen (dem Stengel zugekehrten), das Phloem nach der hinteren Kante desselben gerichtet, oder sie liegen in zwei Schichten rechts und links von der Medianebene, das Xylem nach innen, das Phloem nach außen (zur Oberfläche) gekehrt. Das Chlorenchym ist beiderseits gleich gebaut, und wenn es in Palissaden- und Schwammparenchym differenziert ist, so liegt ersteres außen, letzteres innen. Meist ist die Differenzierung nicht scharf und äußerst sich nur darin, daß von außen nach innen die Lockerheit des Gewebes zunimmt, der Gehalt an Chloroplasten abnimmt; in den Blättern stark besonnter Pflanzen kann das gesamte Chlorenchym palissadenartig ausgebildet sein, wie in Fig. 114. Andererseits kann bei dickeren Blättern das zentrale Gewebe auch ganz chlorophyllfrei sein (Fig. 113 mit Erklärung),

Bei anderen Pflanzen sonniger Standorte haben die Blätter zwar im morphologischen Sinne eine Ober- und Unterseite, stellen sich aber dennoch annähernd vertikal. In solchem Fall pflegen sie, der gleichmäßigen Beleuchtung beider Seiten entsprechend, ebenfalls eine isolaterale anatomische Struktur zu haben, wenigstens in bezug auf die Ausbildung des Chlorenchyms und der Epidermis, und nur in der Orientierung der Leitstränge (Xylem der Oberseite, Phloem der Unterseite zugekehrt) ist eine schwache Spur von Dorsiventralität vorhanden. Einer solchen Pflanze ist die Figur 114 entnommen.

Radiär (zentrisch) gebaute Blätter kommen nur bei wenigen Pflanzen vor; ein typisches Beispiel sind die zylindrischen hohlen Blätter der Laucharten (Allium). Solche Blätter sind ringsherum gleich gebaut und erinnern in der Anordnung der Gewebe ganz an Stengel. Die Leitstränge liegen im Querschnitt in einem Kreise unweit der Oberfläche, das Phloem dieser zukehrend; außen von ihnen liegt das Chlorenchym, eine Art grüner Rinde bildend, innen, rings um den Hohlraum, ein markähnliches, farbloses Gewebe. — Einen etwas anderen Typus sehen wir in dem fleischigen Blatt von Salsola Kali (Fig. 115); hier ist das Innere von Wassergewebe eingenommen, und in den Unterbrechungen des Chlorenchymmantels in einem schmalen Streifen an der Ober- und Unterseite sowie in der Struktur des größeren, axilen Leitstranges ist eine Andeutung von Dorsiventralität gegeben. — Fast vollkommen zentrisch

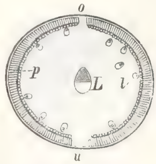


Fig. 115. Querschnitt durch das Blatt von Salsola Kali. Halbschematisch. 20/1. o Ober-, u Unterseite; L großer zentraler, l kleine periphere Leitstränge (das Xylem schraffiert); p Palissaden; das innere Wassergewebe hell schraffiert. Nach Heinricher.

gebaut sind auch die Nadeln der Kiefern (Pinus-Arten), obwohl sie (bei unseren Arten) halbzylindrische Form haben; die flache Seite ist zwar im morphologischen Sinn eine Oberseite, nicht aber im physikalischen und physiologischen Sinn, da sie im Raume beliebig orientiert sein kann. Wir sehen denn auch (Fig. 116), daß die Gewebe ringsum gleichartig ausgebildet und angeordnet sind; in der Achse liegt ein Komplex chlorophyllfreien Gewebes, welches 2 Leitstränge einschließt, und auch hier ist wiederum die Orientierung dieser (das Phloem ist der gewölbten Seite des Blattes zugekehrt) das einzige dorsiventrale Merkmal der Blattstruktur.

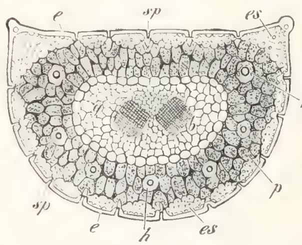


Fig. 116. Querschnitt durch das Nadelblatt einer Kiefernart (Pinus Pinaster). ca. 30/1. e Epidermis, es hypodermales Sklerenchym, sp Spaltöffnungen, p Chlorenchym, h Harzgänge mit Scheiden, g, b zentrales chlorophyllfreies Gewebe, zwei Leitstränge enthaltend (vgl. die Detailfigur von einer verwandten Art, Fig. 64). Nach Sachs.

Schließlich ist zu erwähnen, daß es neben den anatomisch hoch differenzierten und kompliziert gebauten Blättern auch solche von sehr einfacher Struktur gibt. Das sind vor allem die schuppen-

förmigen Niederblätter der unterirdischen Stammorgane und der chlorophyllfreien Parasiten und Saprophyten. Aber auch die grünen Blätter mancher submerser Wasserpflanzen zeichnen sich durch sehr einfachen Bau aus, zumal hier die chlorophyllhaltige und spaltöffnungsfreie Epidermis sich kaum von dem Grundgewebe unterscheidet. In extremen Fällen, z. B. bei Elodea canadensis, besteht das ganze Blatt nur aus zwei Schichten chlorophyllhaltigen Parenchyms, mit einer mehrschichtigen Mittelrippe, welche einen zarten, ebenfalls stark reduzierten Leitstrang einschließt. Bei gewissen Farnen (Hymenophyllaceen), welche im tiefen Schatten der ewig feuchten Bergwälder der Tropen leben und immer von Wasser benetzt sind, so daß man sie nicht mit Unrecht „landbewohnende Wasserpflanzen" genannt hat, kann das Mesophyll gar nur auf eine einzige Zellschicht reduziert sein.

Literatur. ***A. Brogniart***, *Recherches sur la structure et sur les fonctions des feuilles. Annales des Sciences Naturelles, sér. I, t.* **21**, *1830.* — ***C. Ettinghausen***, *Die Blattskelette der Dikotyledonen, 1861.* — ***E. Stahl***, *Ueber den Einfluß des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft,* **16**, *1883.* — ***G. Volkens***, *Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, 1887.* — ***E. Heinricher***, *Ueber isolateralen Blattbau usw. Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik* **15**, *1884.* — ***W. Zalenski***, *Materialien zur quantitativen Anatomie verschiedener Blätter der nämlichen Pflanzen, 1904 (russisch).*

10. Der primäre Bau[1]) der Stengel.

I. Der Strangverlauf. II. Mark, Rinde und Intermediärzone. III. Beeinflussung der Stengelstruktur durch das Medium. IV. Der Stengelbau der Pteridophyten. V. Das Urmeristem.

Die Stengel- oder Stammorgane (mit Einschluß der Zweige) haben keine so bestimmte und scharf ausgeprägte Funktion wie die Laubblätter. Die wesentliche Aufgabe der oberirdischen Stengel ist eine mehr indirekte, nämlich die Laubblätter und die Fortpflanzungsorgane zu tragen, in für ihre Funktion günstige äußere Bedingungen zu bringen und in diesen zu halten. Die kriechenden Ausläufer, die unterirdischen Rhizome dienen der Ausbreitung und vegetativen Vermehrung der Pflanze. Die ausdauernden Stengelorgane mehrjähriger Pflanzen fungieren nebenbei zeitweilig oder dauernd als Reservestoffbehälter. Jedenfalls stellen aber die Stengel die organische Verbindung zwischen den einzelnen Teilen der Pflanze her und vermitteln insbesondere den stofflichen Verkehr zwischen ihnen. Für die anatomische Betrachtung sind sie in erster Linie stoffleitende Organe, und die Anordnung der Leitstränge ist es, welche ihren anatomischen Bau bedingt und beherrscht.

[1]) Primär heißt der Bau, welchen die Organe (Stengel, Wurzeln) unmittelbar nach dem Auswachsen haben, im Gegensatz zu dem oft wesentlich verschiedenen sekundären Bau, welchen sie bei vielen Pflanzen nachträglich infolge des sekundären Dickenwachstums annehmen (Kapitel **12**).

Die Stengel sind im allgemeinen radiär gebaut, selbst dann, wenn sie physiologisch dorsiventral sind und eine horizontale oder geneigte Lage haben. Eine nennenswerte Ausnahme bilden nur die blattähnlich abgeflachten Stengel resp. Zweige, welche sich nur bei wenigen Pflanzen finden; diese sind auch im anatomischen Bau den isolateralen Blättern ähnlich.

Die meisten Stengelorgane sind der Länge nach gegliedert in Knoten (Nodi) und Internodien; erstere sind die kurzen Querzonen, an denen die Blätter (je eines oder mehrere) inseriert sind, letztere die dazwischen gelegenen, blattfreien Querzonen, welche gewöhnlich mehr oder weniger erheblich längsgestreckt sind. Der Bau beider Teile ist meist mehr oder weniger verschieden, und zwar in den Knoten komplizierter als in den Internodien; unsere Darstellung bezieht sich, soweit nicht anderes gesagt ist, auf die letzteren.

I. Der Strangverlauf. Verfolgt man den Verlauf der Stränge im Stengel von unten nach oben, so zeigt sich meist, daß dieselben, nachdem sie eine gewisse Strecke im Stengel verlaufen sind, nach außen biegen und in ein Blatt übergehen; wenn man den Verlauf in umgekehrter Richtung verfolgt (was für die Darstellung bequemer ist), so treten also die Stränge aus den Blättern in den Stengel ein, und nachdem sie bis zu einer gewissen Tiefe in dessen Inneres eingedrungen sind, biegen sie um und verlaufen im Stengel abwärts. Solche Stränge, welche sowohl dem Stengel wie einem Blatt angehören, nennt man gemeinsame oder, da sie gewissermaßen eine Spur des Blattes in dem Stengel darstellen, Blattspurstränge; die Gesamtheit der aus einem Blatt kommenden Stränge heißt die Blattspur.

Viel seltener, nur bei bestimmten Pflanzen und gewöhnlich neben Blattspursträngen, finden sich stammeigene Stränge, welche, ohne in Blätter auszubiegen, bis in die Nähe des Stammscheitels verlaufen und mit ihm an der Spitze fortwachsen. Wir gehen im folgenden auf dieselben nicht ein. Verbreiteter als solche längsverlaufende stammeigene Stränge sind kurze, quer oder schräg gerichtete stammeigene Stränge, welche sich auf die Knoten beschränken und hier die Blattspurstränge miteinander verbinden.

Die Blattspurstränge enden unten nie blind, sondern, nachdem sie durch ein oder mehrere Internodien abwärts verlaufen sind, vereinigen sie sich mit anderen, aus einem tiefer am Stengel inserierten Blatt kommenden Strängen. Dies kann in zweierlei Weise geschehen: Gewöhnlich, besonders

bei den Dikotylen, gabelt sich der Strang an seinem unteren Ende in einem der Knoten in zwei Aeste, welche auseinandertretend mit den rechts und links benachbarten Strängen verschmelzen; auf diese Weise vereinigen sich alle Stränge des Stengels zu einem Netzwerk, dessen Maschen um so mehr längsgestreckt sind, je länger die Internodien sind. Seltener trifft das untere Ende des Stranges, ohne sich zu teilen, direkt auf einen anderen Strang, der seine Fortsetzung bildet, oder es biegt sich, um ihn zu erreichen, ein wenig zur Seite; in den Knoten sind dann die einzelnen Blattspurstränge gewöhnlich durch stammeigene Queranastomosen miteinander verbunden, so daß auch in diesem Fall das ganze Strangsystem des Stengels ein zusammenhängendes Netzwerk bildet. Diese Verbindung aller Leitstränge des Stengels zu einem Netz bringt, ebenso wie in den Blattspreiten, den Vorteil mit sich, daß der Stofftransport nicht nur in der Längsrichtung, sondern auch in der Querrichtung vor sich gehen kann, und daß die Verletzung eines Teiles der Leitstränge die Kontinuität der Leitungsbahnen der ganzen Pflanze nicht unterbricht.

Die Zahl der Spurstränge beträgt bei kleineren Blättern nur ein bis wenige, bei sehr großen Blättern kann sie in die Hunderte gehen. Sitzt ein Blatt resp. sein Stiel dem Stengel mit relativer schmaler Basis an, so nimmt die Blattspur, trotzdem die Stränge beim Eindringen in den Stengel meist mehr oder weniger auseinandertreten, nur einen beschränkten Teil des Stengelumfanges ein, und die Spuren der einzelnen Blätter können getrennt bleiben. Ist aber die Anheftung der Blätter breit, so erstreckt sich jede Blattspur auf einen großen Teil des Stengelumfanges und verschränkt sich mit anderen Blattspuren; und wenn die Blattbasen den Stengel ringsum scheidig umfassen, so verteilen sich natürlich auch die Stränge jeder Blattspur auf den ganzen Umfang des Stengels. — Von Einfluß auf die Anordnung der Stränge im Stengel ist ferner die Blattstellung, d. i. die Anordnung der Blätter am Stengel; die Blätter sitzen an jedem Knoten entweder einzeln und sind dann gewöhnlich spiralig gestellt (nach den Ordnungen, $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$ usw.; vgl. den Artikel „Sproß"), oder zu mehreren in Quirlen, welche an den sukzessiven Knoten miteinander alternieren (so daß die Blätter jedes zweiten Knotens genau übereinander stehen), am häufigsten zu zweien (gegenständig). In ersterem Fall tritt in jedem Knoten nur eine Blattspur in den Stengel ein, in letzterem Fall zwei oder mehr.

Schon die bisher erwähnten Verhältnisse ergeben eine große Mannigfaltigkeit des Strangverlaufes. Dazu kommt aber noch, daß die Stränge bald senkrecht (der Stengelachse parallel) abwärts laufen, bald von der Senkrechten abweichen, und zwar bald in tangentaler, bald in radialer Richtung. Endlich kann der Verlauf und die Endigungsweise der verschiedenen Stränge derselben Blattspur ungleich sein, z. B. bei dem Medianstrang anders als bei den seitlichen, bei den stärkeren Strängen anders als bei den schwachen. Hierdurch steigt die Mannigfaltigkeit und Komplikation des Strangverlaufes geradezu ins Unendliche; und die Sache wird noch dadurch weiter kompliziert, daß auch die Stränge der Seitenzweige resp. Achselknospen und eventuell auch der Nebenblätter und der stengelbürtigen Wurzeln in den Stengel eindringen und sich an sein Strangsystem anschließen. Die Mannigfaltigkeit ist aber keineswegs chaotisch, vielmehr herrscht in ihr eine überraschende, beinahe wunderbare Gesetzmäßigkeit. Alle genannten Faktoren, welche die Anordnung der Stränge beeinflussen, sind für jede Pflanzenspecies konstant (zuweilen innerhalb gewisser Grenzen, so ist z. B. die Zahl der Stränge der Blattspuren, wenn sie hoch ist, nicht genau fixiert), und so hat jede Pflanze ihren ganz bestimmten Typus des Strangverlaufes, welcher für sie ebenso charakteristisch ist, wie etwa die Blattform oder der Blütenbau, und in nicht weiteren Grenzen variiert als diese. Die Zahl dieser Typen ist naturgemäß sehr groß, und die meisten derselben sind mehr oder weniger kompliziert. Wir wollen hier diese Verhältnisse nur an einigen der einfachsten Beispiele illustrieren, um sie insoweit kennen zu lernen, als dies für das Verständnis der Haupttypen des Stengelbaues bei den Phanerogamen erforderlich ist (den Stengelbau der Pteridophyten scheiden wir wegen seiner in manchen Hinsichten abweichenden Verhältnisse in einen besonderen Abschnitt aus; s. unten S. 1238).

Bei der großen Mehrzahl der Dikotylen und Gymnospermen hat der Strangverlauf, bei aller Mannigfaltigkeit im Einzelnen, wenigstens soviel Gemeinsames, daß alle Stränge ungefähr gleich tief in den Stengel eindringen und von der Umbiegungsstelle an entweder senkrecht verlaufen, oder doch nur in tangentaler, nicht aber in radialer Richtung von der Senkrechten abweichen, also ihren Abstand von der Achse und Oberfläche des Stengels nicht ändern. Alle Stränge liegen daher in einer Zylinderfläche, im Querschnitt in einem Kreis.[1]) Man kann dies als den Dikotylentypus des

[1]) Die Ausdrücke Zylinder und Kreis sind im weiteren Sinn zu verstehen (vgl. S. 1148); der „Kreis" der Stränge kann kleine Unregelmäßigkeiten aufweisen, er kann auch etwas wellig sein,

Strangverlaufes (und zugleich des Stengelbaues überhaupt) bezeichnen.

Es gibt freilich eine absolut nicht unbedeutende Zahl von Ausnahmen mit von dieser Regel abweichendem (anomalem) Strangverlauf; bei diesen bilden die Stränge im Querschnitt der Internodien mehr als einen Kreis (Fig. 59 A, S. 1193). Diese abweichenden Fälle sind jedoch von zu speziellem Interesse, als daß wir auf sie eingehen könnten.

Bei dem Dikotylentypus kann man den Strangverlauf bequem schematisch darstellen, indem man sich die Zylinderfläche, in welcher die Stränge liegen, in einer Längslinie aufgeschnitten und in der Ebene des Papiers flach ausgebreitet denkt. Dem Geübten zeigt ein solches Schema ohne weiteres alles, worauf es ankommt. Wir geben hier solche Schemen von zweien der einfachsten bekannten Fälle (Fig. 117 I, 118).

Der Deutlichkeit halber sind die Internodien relativ kurz, der Stengelumfang (die Breite der Figur) relativ groß dargestellt, und die aus den Achselknospen usw. kommenden kleinen Stränge sind weggelassen. Man hat im Auge zu behalten, daß der rechte und linke Rand der Figuren in Wirklichkeit ein und dieselbe Linie sind, daß also die schräg gerichteten Gabeläste, welche am rechten Rande abbrechen, ihre

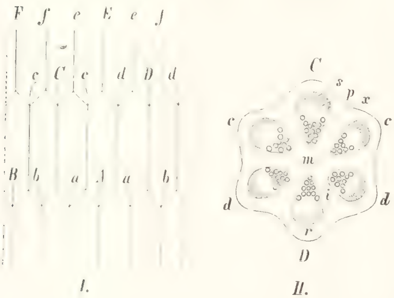


Fig. 117. I Schema des Strangverlaufs im Stengel von Clematis vitalba; der Mittelstrang jedes Blattes mit großen, die Seitenstränge mit kleinen Buchstaben bezeichnet (näheres im Text). — II Querschnitt durch ein Internodium, in der Mitte der Fig. I geführt; die Stränge mit denselben Buchstaben wie dort bezeichnet. 20/1. m Mark, i Markstrahl, r Rinde, x Xylem (mit eingezeichneten Gefäßen), p Phloem, s Sklerenchymbeleg. Frei nach Nägeli.

Fortsetzung vom linken Rande aus nach rechts hin haben.

In Figur 117 I sind die Blätter alternierend-gegenständig angeordnet, also an jedem Knoten ein paar opponierte Blätter (A und B, C und D usw.). Aus jedem Blatt treten in den Stengel drei Stränge ein (aAa, bBb usw.), welche durch ein Internodium abwärtslaufen; in dem nächstunteren Knoten gabeln sie sich, und die Gabeläste verschmelzen mit je zweien der in diesem Knoten neu eintretenden Stränge. In einem durch ein Internodium, etwa zwischen CD und AB geführten Querdurchschnitt des Stengels (Fig. 117 II) finden wir sechs Stränge (in Fig. II mit denselben Buchstaben bezeichnet wie in I). In einem durch einen Knoten geführten Querschnitt wird man aber offenbar zwölf in einen Kreis geordnete, schräg durchschnittene kleinere Stränge (die Gabeläste der obigen) finden, und außerdem die sechs in diesem Knoten neu eintretenden Stränge, welche aber noch außerhalb jenes Kreises, zwischen ihm und der Stengeloberfläche liegen; die gegenseitige Lage aller dieser Stränge wird sich mit dem Niveau, in dem der Knoten durchschnitten wurde, ändern. — In Figur 118 stehen die Blätter zu dreien in Quirlen (aaa usw.); aus jedem Blatt (etwa c) tritt nur ein Strang in den Stengel, welcher aber durch zwei Internodien abwärts läuft und erst im zweitunteren Knoten (bei a) sich gabelt, und die Gabeläste verschmelzen mit den benachbarten Spursträngen des nächstunteren Blattquirls (b), welche ihrerseits bereits ein Internodium durchlaufen haben. Im Querschnitt durch ein Internodium (etwa zwischen b und a) finden wir auch hier sechs Stränge (ccc und bbb), welche aber in diesem Fall die Spuren von sechs Blättern darstellen und in zwei verschiedenen Knoten eingetreten sind. Im Querschnitt durch einen Knoten (etwa bei a) sind neun ungleich starke Stränge (bbb und die Gabeläste von ccc) in einen Kreis geordnet, und an tiefer geführten Schnitten liegen außerhalb dieses Kreises noch die neu eintretenden Stränge aaa. — Wir haben diese Verhältnisse eingehend erläutert, weil es trotz ihrer relativen Einfachheit doch nicht ganz leicht ist, sich den Sachverhalt anschaulich vorzustellen. Ist dies gelungen, so wird man sich auch in komplizierteren Fällen zurechtfinden, da dieselben prinzipiell nichts Neues mehr bieten, selbst wenn die Zahl der Stränge im Internodiumquerschnitt auf mehrere Zehner steigt.

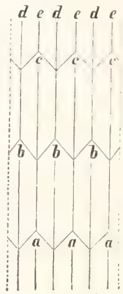


Fig. 118. Schema des Leitstrangverlaufes im Stengel von Lysimachia vulgaris. Erklärung im Text. Frei nach Kamienski.

Im Gegensatz zu dem Dikotylentypus zeichnet sich der Strangverlauf im Stengel fast aller Monokotylen dadurch aus, daß die Blattspurstränge nicht radial-senkrecht verlaufen, sondern ihren Abstand von der Achse und der Oberfläche ändern. Infolgedessen ist der Strangverlauf weit komplizierter als beim Dikotylentypus, und es ist nicht möglich, sein Schema in einer aufgeschnittenen und ebengelegten Zylinderfläche darzustellen, wie dort, weil die Stränge und oft sogar die verschiedenen Teile desselben Stranges nicht in derselben Ebene liegen. Wir müssen uns hier damit begnügen,

den Strangverlauf in dem medianen Längsdurchschnitt des Stengels zu illustrieren, obwohl dieser nicht das ganze Strangsystem zeigen kann, sondern nur diejenigen Stränge, welche eben in diesem Längsschnitt liegen, so daß das Bild ein unvollständiges ist.

Am meisten verbreitet ist der sogenannte Palmentypus, welcher nicht nur in den Stämmen der Palmen, sondern noch bei vielen anderen, auch krautigen Monokotylen, z. B. bei den Gräsern, vielen Liliaceen usw., in prinzipiell gleicher Weise auftritt. Seine wesentlichen Züge sind in Figur 119 dargestellt. Aus den Blättern, welche hier mit sehr breiter, meist den Stengel rings umfassender Basis angeheftet sind, treten je mehrere bis viele ungleich starke, auf den ganzen Umfang des Stengels verteilte Stränge ein.

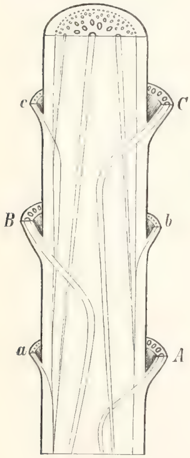


Fig. 119. Schema des Strangverlaufes nach dem Palmentypus im medianen Längsschnitt eines Monokotylenstengels; oben der Querschnitt. Die Blätter Aa, Bb, Cc sind nahe über ihrer stengelumfassenden Anheftung abgeschnitten; die großen Buchstaben bezeichnen ihre Mediane. Frei nach Rostafinski.

Nur die schwächsten derselben verlaufen, nachdem sie bis zu geringer Tiefe in den Stengel eingedrungen sind, senkrecht abwärts. Die stärkeren Stränge hingegen dringen mehr oder weniger tief ein, die stärksten oft bis zum Zentrum des Stengels, und nähern sich bei ihrem weiteren Abstieg, allmählich dünner werdend, der Peripherie, bis sie in diejenige Fläche gelangen, in der die schwachen Stränge von vornherein liegen; hier trifft ihr unteres Ende auf einen Spurstrang eines der tiefer inserierten Blätter und verschmilzt mit ihm. Die Zahl der Internodien, durch welche die einzelnen Stränge verlaufen, ist variabel und meist unbestimmt; bei dichter Beblätterung, wie z. B. bei den Palmen, ist sie jedenfalls ziemlich groß.

Aus dem oben dargestellten Längsverlauf der Stränge läßt sich ihre Anordnung im Stengelquerschnitt erschließen. Die Stränge sind über den ganzen Querschnitt verteilt mit Ausnahme einer meist schmalen peripherischen Zone (der Rinde); im zentralen Teil sind sie am stärksten, aber auch am lockersten angeordnet, da bis hierher nur die Hauptstränge eindringen; nach der Peripherie der strangführenden Partie hin werden sie immer kleiner[1]), aber zugleich immer zahlreicher und dichter gestellt, da hier sowohl die schwächeren Stränge in ihrer ganzen Ausdehnung, als auch die unteren Teile aller übrigen Stränge verlaufen. Diese Anordnung ist an Durchschnitten durch Palmenstämme und nicht zu dünne krautige Monokotylenstengel (Fig. 120) schon

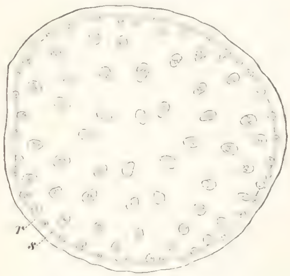


Fig. 120. Querschnitt durch den Stengel von Polygonatum multiflorum (Liliaceae). 12/1. r Rinde, s der dünne Sklerenchymring. In dem (dem Stengelzentrum zugekehrten) Xylem der Leitstränge sind die größeren Gefäße halbschematisch eingetragen.

mit bloßem Auge deutlich zu sehen; sie ist auch in dem Querschnittsbild im oberen Teil des Schemas Figur 119 angedeutet.

In dünneren Stengeln sind die Stränge viel weniger zahlreich und auch weniger dicht gelagert; sie sind aber auch hier über den Querschnitt zerstreut oder in wenigstens zwei unregelmäßigen Kreisen angeordnet, von denen der innere die stärksten Stränge enthält (Fig. 123 A, S. 1237). Manchmal freilich dringen auch die stärkeren Stränge nicht bis in die Nähe der Achse, sondern biegen früher nach abwärts um, so daß der zentrale Teil des Stengels frei von Strängen bleibt; und wenn der Stengel eine relativ große zentrale Höhlung enthält, wie bei den meisten Gräsern, Cyperaceen usw., so sind alle Stränge in einer ziemlich schmalen Zone konzentriert (Fig. 67, S. 1195); auch in diesem Fall liegen sie aber nicht in einem Kreis, sondern die kleineren deutlich peripherischer als die größeren.

Außer dem Palmentypus sind bei den Monokotylen noch mehrere andere Typen des Strangverlaufs festgestellt worden, die aber nur be-

—

[1]) Das gilt freilich nur für die Leitstränge, während deren Sklerenchymbelege, wenn vorhanden, gewöhnlich nach der Peripherie hin an Mächtigkeit zunehmen (Fig. 65, S. 1195).

schränkte Verbreitung haben; in diesen Fällen kommt auf anderem Wege doch eine ähnliche Anordnung der Stränge im Stengelquerschnitt zustande, wie beim Palmentypus.

II. Mark, Rinde und Intermediärzone. Bei dem Dikotylentypus des Strangverlaufes, wo im Querschnitt alle Stränge in einem Kreise angeordnet sind, wird durch dieselben oder vielmehr durch die Gewebezone, in welcher die Stränge liegen und welche wir die Intermediärzone nennen, das Grundgewebe des Stengels in zwei Regionen geteilt. Was nach außen von der Intermediärzone liegt, heißt primäre[1]) Rinde, was nach innen davon liegt, heißt Mark[2]) (Fig. 117 II, S. 1232; Fig. 122 A, S. 1236). Mark und Intermediärzone zusammengenommen bilden den Zentralzylinder oder die Stele.

Bei den Monokotylen (Fig. 120) sind Rinde und Zentralzylinder meist ebenfalls deutlich unterscheidbar; dagegen besteht gewöhnlich keine deutliche Abgrenzung zwischen Intermediärzone und Mark, weil die Stränge im ganzen Querschnitt des Zentralzylinders oder doch in einer mehr oder weniger breiten peripherischen Zone desselben zerstreut sind. Da aber das zwischen den Strängen befindliche Grundgewebe der Monokotylen ganz dem Mark der übrigen Phanerogamen entspricht, so empfiehlt es sich, auch hier ein Mark anzuerkennen und als dessen Außengrenze in zweifelhaften Fällen den inneren Rand der äußersten Stränge des Zentralzylinders anzunehmen.

Bei gewissen von dem normalen Strukturtypus abweichenden Stengelorganen (z. B. im Rhizom von Primula Auricula, im Stamm der Gunnera-Arten) sind alle oder doch die stärkeren Stränge zusammengesetzte Leitstrangsysteme, welche je mehreren kollateralen Leitsträngen entsprechen (wie bei den Wasserpflanzen und Farnen, s. unten). Man kann jedes solche Leitstrangsystem als einen Zentralzylinder (Stele) für sich betrachten und die Stengelstruktur, im Gegensatz zu der normalen monostelischen, als polystelisch auffassen; die Unterscheidung des Grundgewebes in Mark und Rinde wäre auf solche Fälle nicht anwendbar. Diese Auffassung ist aber nicht unstreitig. — Andererseits liegt in den Stengeln vieler Cyperaceen ein Fall vor, wo man zwar ein Mark unterscheiden kann, aber keine Rinde, also auch keinen Zentralzylinder, da hier fast alle Stränge mit ihren Sklerenchymbelegen bis zur Epidermis reichen und das peripherische Grundgewebe nicht außen von den Strängen, sondern in Längsstreifen zwischen ihnen liegt. Eine solche Struktur kann man als Astelie (Mangel einer Stele) bezeichnen.

Ueber den Bau des Grundgewebes ist nur wenig zu sagen. Die Rinde besteht in oberirdischen Stengeln, wo sie meist dünn ist und oft nur ein paar Zellschichten umfaßt, ausschließlich oder größtenteils aus zartwandigem, chlorophyllhaltigem Parenchym; als typisches Assimilationsgewebe ist dieses aber nur selten ausgebildet, nämlich nur bei Pflanzen, deren Laubblätter reduziert sind oder fehlen, so daß der Stengel allein oder hauptsächlich die Kohlensäureassimilation zu besorgen hat; solche Stengel zeichnen sich schon äußerlich durch ihre intensiv grüne Farbe aus. — Die innerste Zellschicht des Rindengewebes ist oft als Stärkescheide oder als Endodermis ausgebildet, woran in zweifelhaften Fällen die Grenze zwischen Rinde und Zentralzylinder erkannt werden kann; dies ist aber kein ständiges Kennzeichen, denn die Stärke pflegt mit dem Alter zu schwinden, und eine Endodermis findet sich, von bestimmten Familien abgesehen, nur in unterirdischen und submersen Stengelorganen, und auch hier nicht immer.

Das Parenchym des Markes ist meist chlorophyllfrei; es kann zartwandig oder mäßig dickwandig (Fig. 72, S. 1199) und verholzt sein. Bei den einen Pflanzen bleibt es dauernd lebendig und kann als Speichergewebe für organische Reservestoffe dienen, bei anderen stirbt es bald ab und erscheint infolge seines Luftgehalts dem bloßen Auge weiß (z. B. beim Hollunder); es gibt auch Pflanzen, bei denen im Mark tote dünnwandige und lebende dickerwandige Gewebepartien in bestimmter Weise abwechseln. Oft erfolgt das Absterben des Markgewebes schon frühzeitig, während die peripherischen Stengelregionen noch erheblich wachsen; das tote Markgewebe kann diesem Wachstum natürlich nicht folgen und wird zerrissen. So kommt der zentrale Hohlraum in den Stengeln der Gräser, Umbelliferen usw. zustande, welcher den größten Teil des Stengeldurchmessers einnehmen kann. Eine äußere Zone des Markgewebes, mindestens ein bis zwei Zellschichten, bleibt übrigens dabei erhalten, und in den Knoten ist die zentrale Höhlung stets durch quere Diaphragmen aus Markgewebe unterbrochen.

Mehr Interesse als Rinde und Mark beanspruchen die Leitstränge. Ihre Median-

[1]) So genannt im Gegensatz zu der in Kapitel 12 zu definierenden sekundären Rinde. Da wir es vorläufig nur mit der primären Rinde zu tun haben, so werden wir diese bis auf weiteres einfach als die Rinde bezeichnen.

[2]) Rinde und Mark sind demnach nicht histologische, sondern topographische Begriffe, sie bezeichnen nicht verschiedene Gewebearten, sondern nur die verschiedene Lage des Gewebes, welches unter Umständen in beiden ganz gleich beschaffen sein kann. — Das Grundgewebe von Mark und Rinde kann, wie auch sonst, andere Gewebe (Exkretbehälter, Kollenchym, Sklerenchym) enthalten. Ob man das Hautgewebe mit zur Rinde rechnen will oder nicht, ist Geschmackssache.

ebene ist in den Stengeln immer radial gerichtet, und zwar ist bei kollateralen Strängen das Xylem nach innen, das Phloem nach außen gekehrt (Fig. 117 II, S. 1232; Fig. 121); dies entspricht der Lage beider Teile in den Blättern, denn wenn ein Strang aus dem Blatt in den Stengel eintritt und hier nach abwärts umbiegt, so wird offenbar der im Blatt nach oben gekehrte Teil im Stengel der Achse zugekehrt sein. Bei fast allen Dikotylen und Gymnospermen sind die kollateralen Leitstränge offen, mit einem Kambiumstreifen versehen, und wir werden im Kapitel 12 sehen, in welcher Beziehung dies zu ihrem sekundären Dickenwachstum steht. Bikollaterale Leitstränge, in denen sich an der Innenseite des Xylems ein zweiter, akzessorischer Phloemteil befindet, sind auf bestimmte Dikotylenfamilien beschränkt, konzentrische Leitstränge finden sich in den Rhizomen mancher Monokotylen und in den oberirdischen Stämmen der Liliaceen-Gattungen Cordyline und Aloe. Wenn bei Dikotylen die Leitstränge ungleich stark sind, so kommt es nicht selten vor, daß die stärkeren typisch kollateral sind, die schwächsten aber nur aus Phloem bestehen (Fig. 121).

Das die Stränge voneinander trennende Gewebe (Zwischengewebe) der Intermediärzone kann verschieden beschaffen sein. Im einfachsten Fall ist es parenchymatisch und unterscheidet sich von dem Grundgewebe des Markes und der Rinde höchstens durch dichteres Gefüge und kleineren Durchmesser der Zellen; es geht allmählich und ohne scharfe Grenze in das Parenchym des Markes und (namentlich wenn keine Stärkescheide oder Endodermis vorhanden ist) auch in dasjenige der Rinde über (Fig. 117 II, S. 1232, und Fig. 121, wo freilich in dem Zwischengewebe bereits die zur Kambiumbildung führenden Teilungen begonnen haben). Diese radial gerichteten Streifen parenchymatischen Gewebes, welche die Stränge der Intermediärzone voneinander trennen und das Mark mit der Rinde verbinden, nennt man (primäre) Markstrahlen.

Wohl ebenso häufig besteht aber das Zwischengewebe aus engzelligem dichtem Prosenchym, also aus Stranggewebe, welches nach innen allmählich in das Markparenchym übergehen kann, nach außen aber gegen das Rindenparenchym ganz plötzlich abgesetzt ist, so daß zwischen Zentralzylinder und Rinde eine scharfe Grenze besteht. Ist dieses Prosenchym dickwandig, so bildet es einen Sklerenchymring (Fig. 59, S. 1193), welcher eine in den Stengeln sehr häufige Erscheinung ist, besonders bei den Monokotylen. Bei vielen Dikotylen aber (Fig. 122 A, B) ist es im kürzlich ausgewachsenen Zustande dünnwandig, desmogenartig, und erst nachträglich nimmt es wenigstens in seinen inneren Schichten den Charakter von verholztem Sklerenchym an, während die äußeren

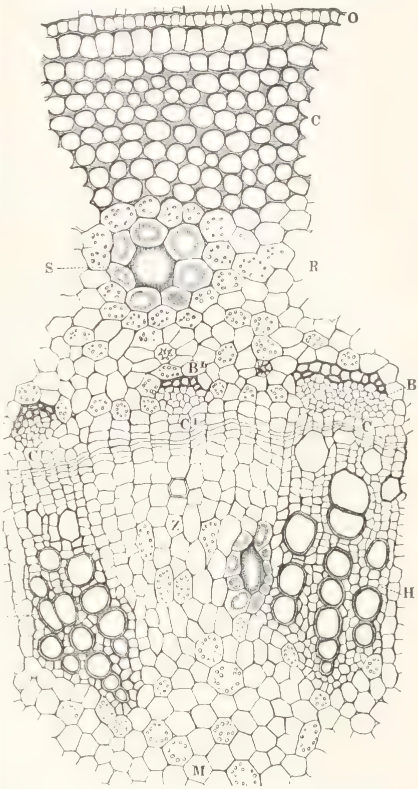


Fig. 121. Querschnitt durch ein Stengelinternodium von Boehmeria argentea mit kürzlich geschlossenem Kambiumring. 120/1. O Epidermis, C Kollenchym, R Rindenparenchym, S interzellularer Exkretbehälter mit Epithel, M Mark, Z Markstrahl, H Xylem, B Phloem der Leitstränge, BI ein kleiner Phloemstrang, C fascikulares, CI interfascikulares Kambium. Nach Dippel.

Schichten zartwandig bleiben und dem Kambium den Ursprung geben können (Kapitel 12).

Neuerdings hat man, um eine Homologie mit dem Bau der Wurzeln durchzuführen, auch in den Stengeln eine zwischen der Rinde und den Strängen belegene Gewebezone (also die äußere Partie unserer Intermediärzone) als Perizykel unterschieden. Während aber in den Wurzeln der Perizykel eine sehr charakteristische, einfache Zellschicht darstellt (vgl. S. 1245), umfaßt dieser Begriff bei den Stengeln bald eine, bald viele Zellschichten und in den Einzelfällen sehr ver-

schiedene Gewebe; die Homologisierung mit dem Pericykel der Wurzeln erscheint daher, wenigstens in manchen Fällen, etwas an den Haaren herbeigezogen.

Die mechanische Festigung der Stengel durch Sklerenchym und Kollenchym und die verschiedenen Typen der Anordnung dieser Gewebe in Rücksicht auf die Art der mechanischen Inanspruchnahme (Biegungsfestigkeit, Zugfestigkeit) sind schon in Kapitel 6 hinreichend besprochen worden. Hier wollen wir noch hervorheben, daß durchschnittlich die Stengel der Dikotylen und Gymnospermen in ihrem primären Stadium viel schwächer gebaut sind als diejenigen der meisten Monokotylen. Dies steht damit im Zusammenhang, daß bei den Monokotylen die primäre Struktur dauernd erhalten bleibt, während die Stengel der meisten Dikotylen und Gymnospermen bald ein sekundäres Dickenwachstum erfahren und einen Holzring ausbilden, welcher sie nun definitiv festigt (Fig. 146 B, S. 1251). Bei ihnen handelt es sich also im primären Stadium nur um eine provisorische Festigung, welche ohne Schaden weniger vollkommen sein kann. Hierzu genügt das Kollenchym, welches bei den Dikotylen so häufig in Form subepidermaler Ringe oder Stränge (Fig. 121, 122 A) vorkommt; es ist ein gerade für provisorische Festigung sehr geeignetes Gewebe, da es infolge seiner Dehnbarkeit mit der späteren Verdickung des Stengels nicht kollidiert. Bei denjenigen krautigen Dikotylenstengeln hingegen, welche kein nennenswertes sekundäres Dickenwachstum erfahren, ist die Festigung durch Sklerenchym ebenso häufig und oft nicht minder vollkommen, wie bei den Monokotylen (Fig. 59 A, S. 1193).

III. Beeinflussung der Stengelstruktur durch das Medium. Wenn wir den Bau der oberirdischen Stengel mit demjenigen der unterirdischen Rhizome und Ausläufer derselben Pflanzen vergleichen, so zeigt sich ein meist sehr auffallender Unterschied (Fig. 123). In den unterirdischen Stengelorganen sind die Stränge mehr nach innen gerückt, der Zentralzylinder also absolut und namentlich relativ schmäler als in den oberirdischen (obwohl der Unterschied gewöhnlich nicht so groß ist wie in unserer Figur 123, welche einen ziemlich extremen Fall darstellt). Die Rinde, welche in den aufrechten oberirdischen Stengeln meist nur einen kleinen Teil des Radius einnimmt, ist also in den unterirdischen bedeutend stärker entwickelt und kann sogar bei weitem die Hauptmasse des Organs ausmachen; sie besteht vorwiegend aus ziemlich voluminösen Zellen und dient zur Speicherung von Reservestoffen. Das Mark hingegen ist relativ klein und kann in extremen Fällen im Querschnitt auf wenige Zellen reduziert sein oder selbst ganz fehlen. Die Leitstränge sind auf einem verhältnismäßig kleinen Raum zusammengedrängt, liegen also nahe beieinander, und nicht selten verschmelzen ihre Xylemteile seitlich miteinander; in Figur 123 B sind in solcher Weise die Gefäßgruppen von vier Leitsträngen zu einem Bande

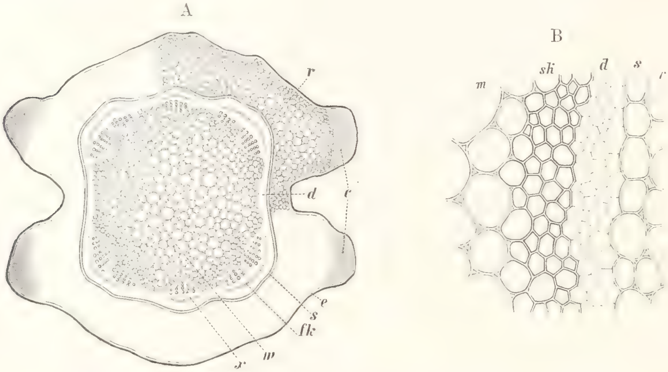


Fig. 122. A Querschnitt durch ein Stengelinternodium von Brunella vulgaris vor Bildung des geschlossenen Kambiumringes. 26/1. B Partie der Intermediärzone von A (bei d) stärker vergrößert. 255/1. e Epidermis, c Kollenchym in den Stengelkanten, r Rinde, s Stärkescheide, fk fascikulare Kambiumstreifen, x primäres Xylem der Leitstränge mit radial gereihten Gefäßen, m Mark, d äußeres zartwandiges Prosenchym der Intermediärzone (in dem später das Interfascikularkambium entsteht), sk inneres, verholzendes Prosenchym derselben (welches sich später zu Sklerenchym ausbildet).

verschmolzen, während ihre Phloemgruppen getrennt bleiben. Wenn der oberirdische Stengel durch Sklerenchym oder Kollenchym gefestigt ist, so sind im unterirdischen Stengel diese Gewebe viel schwächer ent-

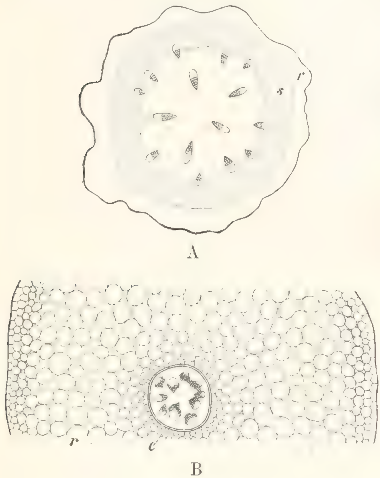


Fig. 123. Goodyera repens (Orchidaceae), Querschnitte: A durch den aufrechten oberirdischen Stengel, B durch das kriechende unterirdische Rhizom. 27/1. r Rinde, s Sklerenchymring, e Endodermis; in dem Xylem der Leitstränge die gedrängten Gefäße gezeichnet.

wickelt; meist fehlen sie sogar ganz, wie in Figur 123 B. Die innerste Rindenschicht pflegt als Endodermis ausgebildet zu sein, welche eine deutliche Grenze gegen den Zentralzylinder bildet; in Monokotylen-Rhizomen sind ihre Wände oft verdickt.

Die Stengel der Wasserpflanzen weisen die gleichen Abweichungen von dem Bautypus der oberirdischen Stengel auf, aber in noch höherem Grade. In dünneren submersen Stengeln fehlt ein Mark gänzlich und der Zentralzylinder ist auf einen dünnen axilen Strang reduziert, während die grüne Rinde fast den ganzen Querschnitt einnimmt (Fig. 75, S. 1201). Die Rinde besteht meist aus lamellösem Aërenchym, und nur die äußeren (Fig. 60, S. 1193) und inneren Zellschichten derselben haben ein dichteres Gefüge; innen schließt sie mit einer meist dünnwandigen Endodermis ab. Der axile Strang, welcher den Zentralzylinder repräsentiert, entspricht der Gesamtheit aller Stränge anderer Stengel und stellt ein stark zusammengezogenes und reduziertes Leitstrangsystem dar: Mehrere im Zentrum des Stengels zusammenstoßende und seitlich sich berührende kollaterale Leitstränge sind mehr oder weniger vollständig miteinander verschmolzen, so daß im extremen Fall ihre Xylemteile eine einzige zentrale Gruppe bilden, welche außen von einem Phloemring umgeben ist. Dazu kommt noch die im Kapitel 5 besprochene, den Wasserpflanzen eigentümliche Reduktion der Gefäße, welche gewöhnlich nur in den Knoten erhalten bleiben, in den ausgewachsenen Internodien aber zerrissen und durch einen wasserführenden Interzellularraum ersetzt sind. So kommt das eigentümliche Bild zustande, welches die Figur 124 zeigt: in der Mitte des Zentral-

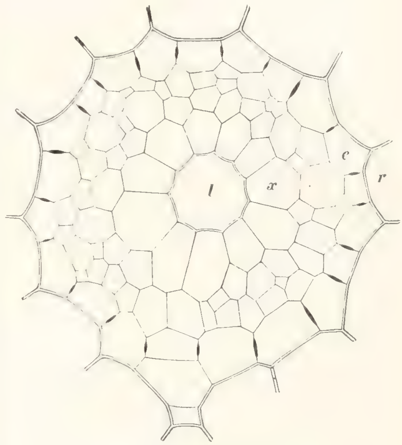


Fig. 124. Querschnitt durch den Zentralzylinder des Stengels von Najas major. l zentrale Lakune, x Xylemleitzellen, e Endodermis mit Caspary'schen Streifen, r Rindenparenchym; zwischen x und e der Phloemring. Frei nach Haberlandt.

zylinders befindet sich eine die Gefäße ersetzende Lakune, umgeben von einem Kranz von Xylemleitzellen; außen folgt ein schmaler Ring von Phloem mit Siebröhren, und dann die Endodermis, welche schon der Rinde angehört. Bei einigen Pflanzen (z. B. Ceratophyllum) werden Gefäße nicht einmal angelegt, und alsdann fehlt sogar die ihnen entsprechende zentrale Lakune.

Die Struktur der Stengel ist im allgemeinen weniger plastisch als diejenige der Blätter, d. h. sie variiert nicht in solchem Grade wie bei diesen mit den Standortsbedingungen des Individuums; das steht damit im Zusammenhang, daß auch die Funktion der Stengel viel weniger und fast nur indirekt, durch Vermittelung der Blätter, von den Außenbedingungen (Licht,

Feuchtigkeit) beeinflußt wird. Die weitgehenden Strukturdifferenzen zwischen Luft-, Boden- und Wasserstengeln sind denn auch größtenteils erblich fixiert und lassen sich nicht experimentell hervorrufen. Gewisse Aenderungen treten aber doch in dem Bau der Stengel auf, je nachdem die Pflanze sehr trocken oder sehr feucht kultiviert wird, und namentlich wenn man Luftstengel, soweit dies möglich ist, in Erde oder Wasser wachsen läßt, wobei die Beleuchtungs- und Feuchtigkeitsverhältnisse stark geändert werden. Bei schwachem oder fehlendem Licht und gesteigerter Feuchtigkeit (also bei verminderter Transpiration) wird das Grundgewebe der Rinde voluminöser und lockerer, die Leitstränge werden kleiner, indem die Zahl der produzierten Gefäße abnimmt, und die Membranverdickung des Sklerenchyms und Kollenchyms vermindert sich; ja es kann dazu kommen, daß die Ausbildung dieser festigenden Gewebe ganz unterdrückt wird.

IV. Der Stengelbau der Pteridophyten. Während bei den Phanerogamen, trotz mannigfacher Differenzen im einzelnen, doch ein gemeinsamer Grundplan im Aufbau der Stengel unverkennbar ist, gilt das für die Pteridophyten nicht; hier ist der Stengelbau bei den drei Ordnungen und zum Teil auch bei den einzelnen Familien wesentlich verschieden, und sogar Arten derselben Gattung können nicht unerheblich voneinander abweichen.

1. In der Ordnung Equisetales, welche nur die Gattung Equisetum (Schachtelhalm) umfaßt, stimmt der Bau des Stengels mit dem der Phanerogamen im wesentlichen überein; der sehr einfache Strangverlauf folgt dem Dikotylentypus, und die Leitstränge sind kollateral gebaut.

2. In der großen Ordnung Filicales (Farne im weiteren Sinn des Wortes) ist der Bau des Stengels nicht nur viel mannigfaltiger, sondern zugleich von dem der Phanerogamen prinzipiell verschieden; und da die Verhältnisse ziemlich kompliziert sind, so erfordern sie eine ausführlichere Besprechung, wenn auch nur in großen Zügen. Wir geben zunächst eine kurze Uebersicht der vorkommenden gröberen Bauverhältnisse, und betrachten dann zusammenfassend die charakteristischen Eigentümlichkeiten des feineren Baues der Stränge.

a) Im einfachsten Fall enthält der Stengel nur einen axilen Strang, welcher den ganzen Zentralzylinder repräsentiert. Derselbe besteht aus einem Xylemkörper, welcher rings von Phloem umgeben ist; er gleicht also äußerlich dem axilen Strang phanerogamer Wasserpflanzen, und ist, wie dieser, ein Strangsystem (s. unten). Das axile Strangsystem der Pteridophyten ist aber nicht, wie dort, als reduziert aufzufassen, es stellt hier vielmehr phylogenetisch den ursprünglichen Zustand dar, von dem die komplizierteren Typen abzuleiten sind. Das läßt sich u. a. daraus entnehmen, daß sich auch schon in den Stämmchen der Laubmoose ein solcher axiler Strang findet, nur besteht er hier aus mehr oder weniger gleichartigen Zellen ohne oder mit nur rudimentärer Differenzierung in Xylem und Phloem.

b) Die nächste Stufe repräsentiert ein hohlzylindrisches Leitstrangsystem, welches ein kleines Mark umschließt. Bei den auch sonst abweichenden Ophioglossaceen und Osmundaceen besteht das Leitstrangsystem im Querschnitt aus einer Anzahl von getrennten Xylemsträngen, außen umgeben von einem kontinuierlichen Phloemring. In den übrigen Fällen bildet auch das Xylem einen kontinuierlichen Ring, an welchen innen wie außen je ein Phloemring anschließt (Fig. 125). Der Hohlzylinder ist stellenweise

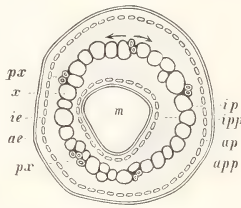


Fig. 125. Marsilia aegyptiaca, Zentralzylinder des kriechenden Stengels im Querschnitt. Halbschematisch. 80/1. px Protoxylemgruppen, x Xylemring (Treppengefäße), ap, ip äußerer und innerer Phloemring, app, ipp äußeres und inneres Protophloem, ae, ie äußere und innere Endodermis, m Mark. Frei nach Russow.

durch schmale Spalten, sogenannte Blattlücken, unterbrochen, welche den Blattinsertionen entsprechen; an ihrem Rand schließen sich die aus den Blättern kommenden Stränge an das stammeigene Strangsystem an.

c) Sind die Blattlücken zahlreich und relativ breit, so verwandelt sich der kompakte Hohlzylinder in ein hohlzylindrisches Netzwerk von Strängen mit Maschen von ungefähr rhombischer Form (Fig. 126). Dies ist bei den Farnen der häufigste Fall. Im Querschnitt findet sich ein Kreis von Leitsträngen, welche bald klein und rundlich sind, bald die Form breiter Platten haben, welche bei den großen Baumfarnen (Cyatheaceae) sehr beträchtliche Dimensionen erreichen (Fig. 127).

Im ersteren Fall erinnert das Querschnittsbild an die Stengelstruktur der Dikotylen; die Aehnlichkeit ist aber nur eine äußerliche, denn die im Kreise angeordneten Stränge der Farnstengel sind nicht einfache Leitstränge, sondern Leitstrangsysteme, welche je nach ihrer Größe zwei bis viele verschmolzene Xylemgruppen

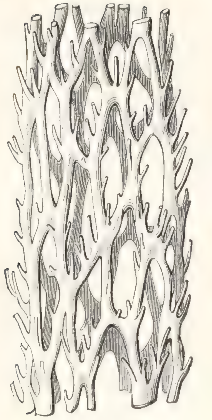


Fig. 126
Leitstranggerüst des Stammes von Aspidium filix mas (Wurmfarn). Durch Maceration isoliert. 2/1. Nach Reinke.



Fig. 127. Stammquerschnitt eines unbestimmten javanischen Baumfarns, auf $^1/_3$ verkleinert. m Mark, l große bandförmige Leitstränge des Hauptringes, mit begleitenden Bändern schwarzen Sklerenchyms s; rl kleine rindenständige Leitstränge mit vollständigen oder unvollständigen Sklerenchymringen, p peripherisches Sklerenchym.

enthalten (Fig. 128; näheres s. unten). Man hat daher diesen Stengelbau als polystelisch aufgefaßt, indem man jedes einzelne der Strangsysteme als einen Zentralzylinder (Stele) für sich betrachtete. Da jedoch dieser Typus offenbar nur eine Weiterentwickelung des zweifellos

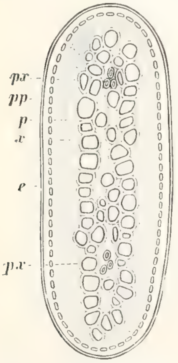


Fig. 128. Querschnitt durch einen der kleineren Stränge im Stamm von Pteris aquilina (Adlerfarn). Halbschematisch. 40/1. px die zwei Protoxylemgruppen, x Xylem, P Phloem, pp Protohploem, e Endodermis.

monostelischen Typus b) und mit ihm durch allmähliche Uebergänge verknüpft ist, so erscheint es natürlicher in ihm nur eine eigentümliche Abänderung des monostelischen Baues zu sehen; wir hätten es danach auch hier mit einem Zentralzylinder zu tun, bestehend aus einem Mark und einem Kreis von Strängen, welcher das Mark von der Rinde scheidet, wie bei den Dikotylen; nur sind es bei den Farnen zusammengesetzte Stränge, deren jeder mehreren (mindestens zweien) Strängen der Dikotylen homolog ist.

d) In manchen Fällen wird die Sache noch dadurch kompliziert, daß zu dem sozusagen normalen Kreis von Strängen noch weitere Stränge hinzukommen, nämlich bald eine Anzahl kleiner markständiger Stränge, bald ein zweiter, rindenständiger Kreis von Strängen von derselben Größenordnung wie die des Hauptkreises. Auf diese Abweichungen, welche den Fällen „anomaler" Stengelstruktur bei gewissen Dikotylen entsprechen, brauchen wir nicht weiter einzugehen.

Ob nun ein einziger zylindrischer oder hohlzylindrischer Strang oder mehrere bis viele, große oder kleine Stränge vorhanden sind, stets handelt es sich in den Stengeln der Farne um zusammengesetzte Leitstrangsysteme, deren Entwickelung und Bau in mehrfacher Hinsicht eigenartig ist. Die Entwickelungsgeschichte zeigt, daß die Ausbildung von Gefäßen in einem solchen Strangsystem (Fig. 125, 128) an mehreren (zwei bis vielen) diskreten Punkten gleichzeitig beginnt; es entstehen also mehrere Xylemstränge, welche beim weiteren Wachstum zusammenstoßen und zu einem zusammengesetzten Xylemkörper verschmelzen; an der Zahl der Erstlingsgruppen läßt sich die Zahl der ursprünglichen Xylemstränge auch noch im erwachsenen Zustand feststellen. Während nun aber in den Stengeln der Phanerogamen (auch bei der Bildung von zusammengesetzten Leitstrangsystemen, wie bei den Wasserpflanzen) jeder Xylemstrang sich zentrifugal, nach der Stengelperipherie und zugleich nach dem Phloëm hin, entwickelt und folglich die Erstlinge an dem inneren Rande des Xylems liegen, verhält es sich bei den Farnstengeln (mit Ausnahme der Ophioglossaceen und Osmundaceen) anders: die Entwickelung der Xylemgruppen strahlt von den Erstlingen nach allen Seiten oder (bei Entstehung schmaler

Bänder von Xylem) wenigstens nach zwei entgegengesetzten Seiten aus; im erwachsenen Zustand liegen daher die Erstlinge nicht am inneren Rande des Xylems, sondern inmitten desselben, wie in den Figuren 125 und 128 zu sehen ist. Eine zweite Eigentümlichkeit besteht darin, daß die Erstlinge des Phloems nicht in distinkten kleinen Gruppen auftreten, welche an Zahl den Protoxylemgruppen entsprechen, sondern über den ganzen Rand des Leitstrangsystems gleichmäßig zerstreut sind (vgl. die Figuren), — der Phloëmring des Strangsystems ist also schon bei seiner Entstehung ein zusammenhängendes Ganzes. Bei hohlzylindrischem Strangsystem (Fig. 125) bildet sich ein Kranz von Protophloem nicht nur am Außenrande, sondern (wieder mit Ausnahme der Ophioglossaceen und Osmundaceen, welche nur einen äußeren Phloëmring haben) auch am Innenrande desselben.

Im Anschlusse hieran sei erwähnt, daß auch die Blattstiele der Farne zusammengesetzte Leitstrangsysteme von ähnlichem Bau wie im Stengel enthalten, und zwar entweder mehrere kleine, oder ein größeres von oft sehr charakteristischer, symmetrischer Form (Fig. 129).

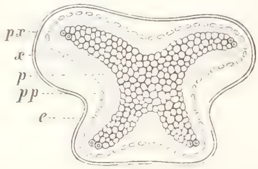


Fig. 129. Querschnitt durch den Strang des Blattstiels von Scolopendrium officinale. Halbschematisch. 80/1. Bedeutung der Zeichen wie in Fig. 128.

Nach ihrem Eintritt in die Spreite und der hier erfolgenden Verzweigung werden die Strangsysteme kleiner und einfacher, bis sie schließlich in den Nerven höherer Ordnung sich in einfache kollaterale Leitstränge zerteilen. Dieses Verhalten bestätigt die oben entwickelte Anschauung von der zusammengesetzten Natur der Stengelstränge. — Die Wurzeln der Pteridophyten hingegen unterscheiden sich in den Hauptcharakteren ihrer Struktur nicht von denen der Phanerogamen.

3. Unter den Lycopodiales enthalten die Stengel der meisten Selaginella-Arten ein oder mehrere parallel gerichtete Strangsysteme von flacher Bandform, welche innerhalb eines interzellularen Hohlraums im Grundgewebe liegen und nur durch schmale Zellfäden mit diesem zusammenhängen (Fig. 130); der Bau der Strangsysteme ist in den meisten Hinsichten der gleiche wie bei den Farnen. — Bei der Gattung Lycopodium (Bärlapp) ist stets nur ein axiles Strangsystem vorhanden, welches sich durch wurzelartigen Bau auszeichnet. Es entsteht aus je mehreren bis vielen Xylem- und Phloemsträngen, deren Erstlingsgruppen an seiner Peripherie in regelmäßiger und sehr deutlicher Weise miteinander alternieren. Bei den aufrechten Arten (Fig. 132) entwickeln sich alle Xylemstränge nach dem Zentrum hin und ver-

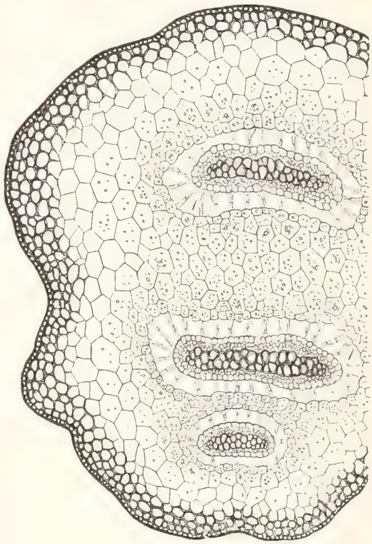


Fig. 130. Querschnitt durch den Stengel von Selaginella inaequifolia. Nach Sachs.

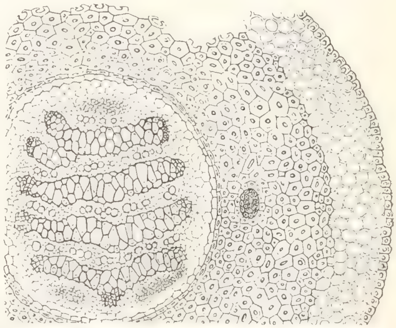


Fig. 131. Querschnitt durch den kriechenden Stengel von Lycopodium Chamaecyparissus. Nach Sachs.

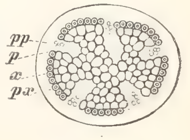


Fig. 132. Lycopodium Selago (Bärlapp). Querschnitt durch den Zentralzylinder des aufrechten Stengels. Halbschematisch. 80/1. Bedeutung der Zeichen wie in Fig. 128.

schmelzen zu einer im Querschnitt sternförmigen Figur, in deren Einbuchtungen die getrennten Phloemstränge liegen, — d. i. eine typische Wurzelstruktur. In den dorsiventralen Stengeln der kriechenden Arten hingegen verschmelzen die Xylemstränge zu je zweien bis dreien zu flachen horizontalen Bändern, welche durch ähnliche Bänder von Phloem voneinander getrennt sind (Fig. 131).

Die Gefäße des Xylems sind bei den Filicales und Lycopodiales in der Regel ganz vorwiegend Treppengefäße; nur die engen Erstlinge sind Spiralgefäße. Der Xylemkörper besteht meist aus einer kompakten Masse von Gefäßen und ist nur außen von Leitzellen umgeben, welche ihn vom Phloem trennen; seltener (Fig. 128) sind Leitzellen auch zwischen den Gefäßen eingestreut, wie es bei den Phanerogamen der Fall zu sein pflegt. Gewöhnlich sind alle Gefäße Tracheiden; Tracheen sind nur bei einzelnen Spezies beobachtet worden.

Bei fast allen Pteridophyten sind die einzelnen Stränge (Equisetum) oder Strangsysteme zunächst von einer stärkeführenden Parenchymschicht und dann von einer Endodermis umgeben (in unseren halbschematischen Figuren 125, 128, 129 ist die Endodermis durch einen Doppelkontur angedeutet); nur bei einigen Equisetum-Arten findet sich bei mehreren Strängen doch eine Gesamtendodermis. Ist ein hohlzylindrisches Strangsystem mit innerem Phloemring vorhanden, so ist dasselbe nicht nur außen gegen die Rinde, sondern auch innen gegen das Mark durch eine Endodermis abgegrenzt (Fig. 125).

Eine weitere Eigentümlichkeit der meisten Pteridophyten ist es, daß das Sklerenchym, soweit vorhanden, nicht in Verbindung mit den Leitsträngen steht, wie gewöhnlich bei den Phanerogamen, sondern getrennt von den Leitsträngen vorkommt. Oft tritt es in Form von breiten Bändern auf, welche den bandförmigen Leitsträngen in gewisser Entfernung parallel laufen (Figur 127, in welcher freilich wegen des kleinen Maßstabes der Zeichnung die Zwischenräume, welche die Sklerenchymbänder von den Leitsträngen trennen, nicht zu sehen sind); oder es bildet einen Hohlzylinder in dem peripherischen (Fig. 130) oder dem inneren (Fig. 131) Teil der Rinde. Manchmal besteht fast das gesamte Gewebe der Stengel (und auch der Blattstiele), die Leitstränge ausgenommen, aus sklerenchymähnlich verdickten und gestreckten Zellen. Die Membranen des Sklerenchyms und überhaupt der dickwandigen Gewebe sind meist dunkel (schwarz, braun), zuweilen auch rot gefärbt, wodurch diese Gewebe hier in sehr auffallender Weise hervortreten.

V. Das Urmeristem. Das Urmeristem des Stengels besteht bei den Phanerogamen aus nahezu gleichartigen kleinen Zellen, läßt aber meist bereits eine gewisse Differenzierung erkennen, die durch die Zahl und Anordnung der Initialzellen und durch die Teilungsweise der Meristemzellen bedingt ist und sowohl in der Anordnung wie in Formverschiedenheiten derselben zum Ausdruck kommen kann. Besonders regelmäßig ist der Bau des Urmeristems bei einigen dünnstengeligen Wasserpflanzen, z. B. bei Hippuris (Fig. 10, S. 1156). Wir sehen hier im medianen Längsschnitt einen axilen Strang (pl), bestehend aus mehreren Längsreihen schmaler Zellen, welcher oberwärts mit einer kleinen Gruppe von Initialzellen (i) abschließt. Dieser Strang ist umhüllt von mehreren (in unserer Figur fünf) regelmäßigen Schichten breiterer Zellen; jede dieser Schichten überzieht ununterbrochen den Scheitel, jede muß also in der Mittellinie eine eigene Initiale (oder eine Gruppe nebeneinanderliegender Initialen) haben, von der sie abstammt. Man nennt den axilen Strang Plerom, die äußerste der ihn umhüllenden Schichten (d) Dermatogen, die übrigen Schichten (pr) Periblem. In unserem Beispiel unterscheidet sich das Dermatogen am Scheitel selbst und in dessen nächster Nähe nicht von dem Periblem und erscheint nur als eine der Schichten desselben; aber etwas tiefer, wo die Blattanlagen (f) auftreten, zeigt sich seine Eigenart; die höckerförmigen Blattanlagen bilden sich nämlich durch lokale Vermehrung der Periblemschichten, während das Dermatogen fortfährt sich nur antiklin zu teilen und daher auch die Höcker als eine einfache Zellschicht (die junge Epidermis) überzieht.

Die meisten Pflanzen weichen von dem betrachteten Beispiel darin ab, daß das Periblem am Scheitel nicht aus mehreren selbständig wachsenden Zellschichten besteht, sondern nur aus einer Schicht, welche sich erst etwas unter dem Scheitel durch perikline Teilungen in mehrere Schichten spaltet; das ganze Periblem hat also eine gemeinsame Initialzelle resp.- Gruppe. Noch häufiger aber sind Periblem und Plerom im Urmeristem nicht oder doch nicht scharf unterschieden (Fig. 11, S. 1156); das ganze innere Gewebe hat eine gemeinsame Initiale (oder Initialgruppe), und erst in einer gewissen Entfernung vom Scheitel stellt sich mehr oder weniger deutlich die Differenzierung in Periblem und Plerom ein (in Figur 11 noch nicht deutlich). Nur das Dermatogen bildet bei den Stengeln der Angiospermen stets eine distinkte, auch den Scheitel des Vegetationskegels überziehende einfache Zellschicht.

Bei manchen Gymnospermen und bei den Pteridophyten endlich fehlt am Scheitel auch diese Differenzierung, und das gesamte Urmeristem wird von gemeinsamen Initialen gebildet. So wurden bei einer Selaginella-Species zwei keilförmige, in der Medianebene

aneinandergrenzende Initialzellen beobachtet, von denen sich das ganze Urmeristem (und folglich auch das ganze Gewebe des Stammes) ableiten läßt. Solche Fälle bilden den Uebergang zu dem Verhalten der großen Mehrzahl der Pteridophyten, insbesondere aller Farne und Schachtelhalme, bei denen eine Scheitelzelle (vgl. S. 1155) vorhanden ist; dieselbe ist bei den dorsiventralen Stämmen zweiseitig-keilförmig, bei den radiären dreiseitig-pyramidal (Fig. 133). Die von ihr abgegliederten

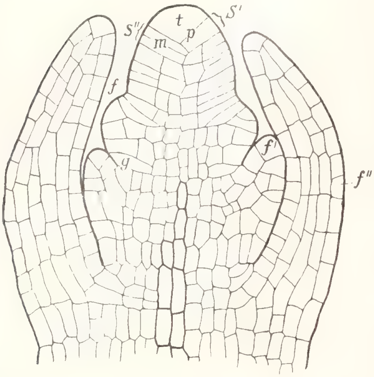


Fig. 133. Medianer Längsschnitt durch die Stengelspitze eines Schachtelhalmes (Equisetum arvense). 200/1. t Scheitelzelle, S′, S″ ihre jüngsten Segmente; f, f′, f″ Blattanlagen. Nach Strasburger.

ten Segmente teilen sich in gesetzmäßiger Folge durch antikline und perikline Wände; in dem resultierenden kleinzelligen Meristem macht sich erst in einiger Entfernung vom Scheitel eine Differenzierung in Plerom, Periblem und Dermatogen geltend. Besonders das Dermatogen differenziert sich erst relativ spät und überzieht nicht die Blattanlagen, welche ebenfalls mittels einer Scheitelzelle wachsen; das Dermatogen hat hier also eine weit geringere Selbständigkeit als bei den Angiospermen.

Der Differenzierung des Urmeristems in Plerom, Periblem und Dermatogen, welche man die Histogene nannte, wurde seinerzeit großes Gewicht beigelegt, in der Meinung, daß aus ihnen stets bestimmte Gewebe resp. anatomische Regionen hervorgehen, nämlich aus dem Plerom der Zentralzylinder, aus dem Periblem die Rinde, aus dem Dermatogen die Epidermis. Es hat sich indes herausgestellt, daß dies zwar die Regel ist, aber keine ausnahmslose; es gibt z. B. Fälle, wo aus dem Plerom nur das Mark entsteht, die Leitstränge aber in den inneren Periblemschichten ihren Ursprung nehmen. Berücksichtigt man dazu den sehr ungleichen Grad der Selbständigkeit der Histogene, so wird man ihnen eine wesentlichere Bedeutung nicht beimessen können.

Literatur. **C. Nägeli,** *Das Wachstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen und die Anordnung der Gefäßstränge im Stengel, in Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, Heft* **1**, *1858.* — **H. Mohl,** *De structura Palmarum, 1831.* — **P. Falkenberg,** *Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monokotyledonen, 1876.* — **J. C. Schoute,** *Die Stelärtheorie, 1903.* — **W. Rothert,** *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Bau der Stengel und Rhizome krautiger Phanerogamen, 1885.* — **H. Schenck,** *Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibliotheca Botanica, Heft* **1**, *1886.* — **E. Russow,** *Vergleichende Untersuchungen über Leitbündelkryptogamen. Mémoires Acad. St. Pétersbourg,* **19**, *1872.* — **J. Hanstein,** *Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen, 1868.*

11. Der primäre Bau der Wurzeln.

I. Zentralzylinder. II. Rinde. III. Epidermis und Wurzelhaare. IV. Das Velamen der Luftwurzeln. V. Wurzelhaube und Urmeristem.

Die Aufgabe der Wurzeln besteht darin, das Wasser und die Nährsalze aufzunehmen und zugleich die Pflanze in ihrem Substrat, aus welchem sie diese Stoffe aufnimmt, zu befestigen. Die Befähigung zur Absorption von Wasser und gelösten Stoffen kommt aber in der Regel dem Wurzelsystem nicht in seiner ganzen Ausdehnung zu, sondern nur einer kurzen, meist auf ein paar Millimeter beschränkten jungen Zone hinter der fortwachsenden Spitze jeder einzelnen Wurzel; von hier aus müssen die aufgenommenen Stoffe dem Sproßsystem zugeleitet werden, ebenso wie umgekehrt die plastischen Stoffe aus dem Sproßsystem den wachsenden Spitzen der Wurzeln; diese Stoffleitung bildet die hauptsächliche, oft die alleinige Aufgabe der älteren, nicht mehr absorbierenden Wurzelpartien, welche meist den weitaus überwiegenden Teil der Länge der Wurzeln ausmachen. Als Nebenfunktion kann in den älteren Teilen ausdauernder Wurzeln noch die Speicherung von Reservestoffen hinzukommen; zur Hauptfunktion wird das nur in den rübenförmig angeschwollenen Wurzeln, welche nur bestimmten Pflanzen zukommen und vorläufig von unserer Betrachtung ausgeschlossen sind.

Die anatomische Struktur der Wurzeln, obwohl im einzelnen mannigfaltig genug, ist doch in den Hauptzügen bei allen Gefäßpflanzen so ziemlich gleich, jedenfalls viel einheitlicher und in mancher Hinsicht auch einfacher als die Struktur der Blätter und Stengel.

I. Der Zentralzylinder. Diese Einfach-

heit der Struktur gegenüber den meisten Stengeln und Blättern macht sich auch in der Anordnung der Leitgewebe geltend, welche, wie auch sonst, für den Bauplan des Organs in erster Linie maßgebend ist. Wenn man einen Durchschnitt durch eine Wurzel bei schwacher Vergrößerung betrachtet, so fällt vor allem auf, daß nur ein einziger runder, meist relativ sehr dünner Strang im Zentrum vorhanden ist, während die ganze übrige Masse des Organs aus parenchymatischem Gewebe besteht (Fig. 134, 135); in dieser Hinsicht gleichen

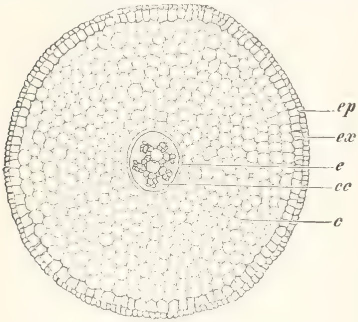


Fig. 134. Querschnitt durch eine Wurzel der Küchenzwiebel (Allium Cepa). 45/1. ep Epidermis, ex Exodermis, c Rinde, e Endodermis, cc Zentralzylinder mit eingezeichneten Gefäßen. Nach Strasburger.

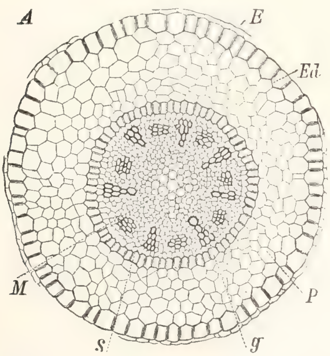


Fig. 135. Querschnitt durch die Luftwurzel von Hartwegia comosa (Liliaceae). 100/1. E Reste der Epidermis, Ed Exodermis, P Rinde, S Endodermis, g Gefäßplatten, M Mark. Nach Wiesner.

die Wurzeln den kürzlich besprochenen Stengeln der Wasserpflanzen und gewissen unterirdischen Rhizomen. Wie dort, so ist das indessen auch hier kein einfacher Leitstrang, sondern ein Leitstrangsystem, welches der Gesamtheit der Leitstränge in den typisch gebauten Stengeln äquivalent ist. Es entspricht vollkommen dem Zentralzylinder (Stele) der Stengel und ist auch ebenso zu bezeichnen. Das parenchymatische Gewebe, welches sich vom Zentralzylinder bis zur Epidermis erstreckt, ist die Rinde, welche gewöhnlich bei weitem die Hauptmasse der Wurzel ausmacht. Ein Mark ist in der großen Mehrzahl der Wurzeln gar nicht vorhanden; nur wenn der Zentralzylinder ungewöhnlich dick ist (was fast nur in Luftwurzeln vorkommt), pflegt seine innere Partie von einem Gewebe eingenommen zu sein, welches dem Mark der Stengel entspricht, aber meist im Querschnitt nur aus wenigen Zellen besteht (Fig. 135, M); es unterscheidet sich durch seine breiteren, gerundeten Zellen mit Interzellularen dazwischen und im Längsschnitt auch durch die kurze, parenchymatische Form der Zellen deutlich von dem dichten prosenchymatischen Gewebe des Zentralzylinders, in welches es nach außen allmählich übergeht.

Die oben hervorgehobene Aehnlichkeit des Zentralzylinders der Wurzeln mit dem gewisser Stengel ist jedoch eine nur äußerliche. Im einzelnen ist die Anordnung von Xylem und Phloem bei den Wurzeln eine prinzipiell andere als bei jenen und überhaupt bei allen Stengeln der Phanerogamen, und hierin liegt das allgemeinste und am meisten charakteristische Merkmal der Wurzelstruktur, an dem man in sonst zweifelhaften Fällen ohne weiteres entscheiden kann, ob man es mit einem Stengel oder einer Wurzel zu tun hat. Die prinzipielle Verschiedenheit läßt sich in zwei Punkten zusammenfassen (vgl. die Figuren 136, 137):

1. Während in den Stengeln Xylem und Phloem auf denselben Radien liegen, aber in verschiedener Entfernung von der Achse, nämlich das Xylem nach innen, das Phloem nach außen (also beide gewissermaßen hintereinander), liegen in den Wurzeln Xylem und Phloem auf verschiedenen, miteinander abwechselnden Radien (also nebeneinander), und der Außenrand beider liegt gleich weit von der Achse, in einer gemeinsamen Kreislinie. Man kann hier überhaupt nicht, wie bei den Stengeln, von aus Xylem und Phloem zusammengesetzten Leitsträngen reden, sondern nur von einer Anzahl einzelner Gefäßgruppen und Siebgruppen, welche sämtlich in eine gemeinsame Grundmasse von Leitzellen eingebettet und durch eine bis mehrere Reihen derselben voneinander getrennt sind.

2. Während in den Stengeln die Entwickelung der Gefäße am inneren Rande jedes Leitstranges beginnt und in zentrifugaler Ordnung fortschreitet, ist in den

Wurzeln das Umgekehrte der Fall. Die engen Erstlingsgefäße treten an der Peripherie des Zentralzylinders auf, daran reihen sich nach innen größere Gefäße an, und die der Achse nächstliegenden Gefäße, welche meist den größten Durchmesser haben, werden am spätesten ausgebildet (Fig. 137); die Entwickelungsfolge ist also zentripetal.

Die Gefäße bilden gewöhnlich mehr oder weniger schmale, ein- oder wenigschichtige, radial gerichtete Platten. Das Phloem hingegen findet sich in Gruppen von rundlichem oder radial abgeplattetem Querschnitt; nur ausnahmsweise sind auch sie radial gestreckt.

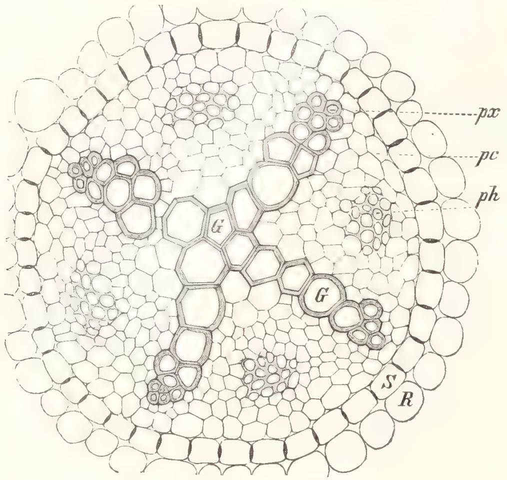


Fig. 136. Querschnitt durch den Zentralzylinder der Wurzel von Ranunculus acer. 200/1. R Rindenparenchym, S Endodermis (mit Caspary'schen Streifen), pc Perizykel, ph Phloem, px Protoxylemgruppen, G Tüpfelgefäße. Frei nach Dippel.

Die Zahl der Gefäßplatten und Phloemgruppen variiert von zwei bis zu vielen; sie ist für eine gegebene Wurzel konstant, kann aber bei verschiedenen Wurzeln derselben Pflanze nicht unbedeutend schwanken, indem sie in den stärkeren Wurzeln höher ist als in den dünnen Nebenwurzeln. Nach der Zahl der Gefäßplatten nennt man die Struktur des Zentralzylinders zweistrahlig (diarch), dreistrahlig (triarch) usw., bis vielstrahlig (polyarch). Im allgemeinen sind die dünnen Zentralzylinder der zarten Wurzeln, wie sie sich bei den meisten Pflanzen finden, wenigstrahlig (meist zwei- bis fünfstrahlig); die dickeren Zentralzylinder der Luftwurzeln und dicken Bodenwurzeln hingegen sind mehrstrahlig, die Zahl der Strahlen kann hier mehrere Zehner betragen, in den mächtigen Stützwurzeln der Pandanus-Arten sogar bis 400.

In jungem Zustande sind die einzelnen Gefäßplatten voneinander getrennt. Ist aber der Zentralzylinder dünn, so erreichen sie bei ihrem zentripetalen Wachstum meist die Achse, wo sie zusammenstoßen und miteinander verschmelzen (Fig. 136); manchmal bildet sich im Zentrum ein besonders weitlumiges Gefäß, an welches alle Gefäßplatten ansetzen (Fig. 82, S. 1207). Bei drei oder mehr Gefäßplatten entsteht so eine im Querschnitt regelmäßig sternförmige Figur mit mehreren Strahlen, zwischen denen die Phloemgruppen liegen. Sind aber nur zwei Gefäßgruppen vorhanden, so verschmelzen sie beim Zusammenstoßen zu einer ein-

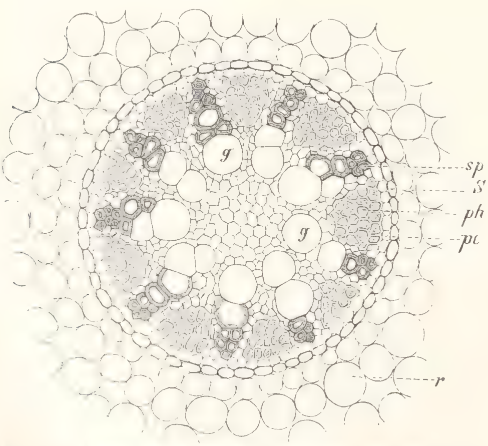


Fig. 137. Querschnitt durch den zentralen Teil einer jungen Wurzel von Acorus Calamus (Araceae). r Rindenparenchym, S Endodermis, pc Perizykel, ph Phloem, sp Spiralgefäße, g noch nicht ausgebildete innerste Gefäße. Nach Sachs.

zigen, einen Durchmesser des Zentralzylinders einnehmenden Platte, und beiderseits von ihr liegen symmetrisch die beiden Phloemgruppen (Fig. 138).

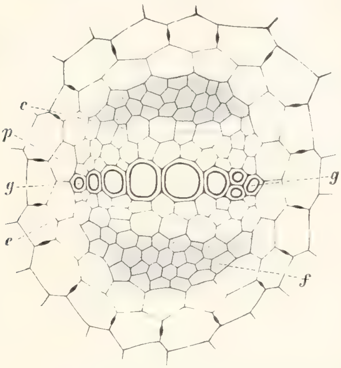


Fig. 138. Querschnitt durch den Zentralzylinder einer jungen Hauptwurzel der Zuckerrübe (Beta vulgaris). e Endodermis (mit Caspary'schen Punkten), p Perizykel, f Phloem, g Gefäße; in der Zellschicht c beginnen die Teilungen, welche zur Bildung des Fascikularkambiums führen. Nach van Tieghem.

Ein solches Zusammenstoßen der Gefäßplatten in der Achse findet nur bei wenigstrahliger Struktur statt. Sind die Strahlen zahlreicher, so endigen sie je nach der Dicke des Zentralzylinders in geringerer oder größerer Entfernung von der Achse und bleiben isoliert; die innere Partie des Zentralzylinders bleibt frei von Gefäßen (Fig. 137). In besonders mächtigen Wurzeln endlich, wie in denen der Bananen, den Luftwurzeln der Pandanus-Arten, einiger Palmen und Araceen, nehmen die sehr zahlreichen radialen Gefäßplatten und die mit ihnen alternierenden Phloemgruppen nur eine relativ schmale peripherische Zone des Zentralzylinders ein; seine übrige Masse ist durchsetzt von regellos angeordneten einzelnen großen Gefäßen und von Phloemgruppen mit 1 bis 2 größeren Siebröhren.

Das die Gefäß- und Phloemgruppen voneinander trennende Zwischengewebe des Zentralzylinders besteht — abgesehen von dem seltenen Vorkommen eines kleinen Markes im Zentrum — aus zartwandigem prosenchymatischem Gewebe, den Leitzellen. Bei manchen Monokotylen, namentlich in Luftwurzeln, seltener auch in Bodenwurzeln, erleidet ein größerer oder geringerer Teil dieses Gewebes nachträglich eine mehr oder weniger starke Membranverdickung und verwandelt sich in Sklerenchym, wodurch die Wurzeln einen hohen Grad von Zugfestigkeit erhalten können. — Kollenchym kommt in den Wurzeln nicht vor und in der großen Mehrzahl der Fälle enthalten die Wurzeln überhaupt kein Festigungsgewebe.

Es bleibt noch eine charakteristische Zellschicht des Zentralzylinders zu erwähnen, nämlich der Perizykel (früher Perikambium genannt). Es ist die äußerste Schicht des Zentralzylinders der Wurzeln, welche aus kleinen, lückenlos zusammenschließenden gestreckt-parenchymatischen Zellen besteht und in Form einer regelmäßigen Scheide die Gefäß- und Phloemgruppen außen umgibt und von der Endodermis trennt (Fig. 136, 137, 138, p oder pc). Bei den mit sekundärem Dickenwachstum begabten Wurzeln der Dikotylen und Gymnospermen wird der Perizykel nachträglich durch tangentale Teilungen mehrschichtig. Er ist bei den Phanerogamen der Sitz der in den Wurzeln auftretenden Neubildungen: in ihm entstehen das Phellogen und zum Teil auch das Kambium (wovon weiter die Rede sein wird), sowie die Anlagen der Seitenwurzeln.

II. Die Rinde. Ueber die Rinde im allgemeinen ist nichts weiter zu sagen, als daß sie aus dünnwandigem und unverholztem Grundparenchym besteht, welches manchmal sehr regelmäßig aus konzentrischen tangentalen Zellschichten aufgebaut ist; sie dient oft als Speichergewebe für organische Substanzen, und in Luftwurzeln sind wenigstens die äußeren Schichten mehr oder weniger chlorophyllhaltig. In den endophytischen Mykorrhizen („Pilzwurzeln") vieler mykotropher Pflanzen, z. B. der meisten Orchidaceen, sind es die Wurzelrindenzellen oder bestimmte Schichten derselben, welche Knäuel von Pilzhyphen resp. durch die Verdauung derselben entstandene Klumpen beherbergen (näheres siehe im Artikel „Symbiose").

Charakteristisch ausgebildet sind meist nur die innerste und die äußerste Zellschicht der Rinde. Die innerste Zellschicht ist die bei den Wurzeln stets vorhandene Endodermis (Fig. 134 bis 138, e oder S), welche außen auf den Perizykel folgt. In ausgewachsenen Zonen der Wurzeln sind die Endodermiszellen ringsum verkorkt; bei Monokotylen häufig, bei Dikotylen nur ausnahmsweise ist ihre Membran überdies verdickt, und zwar meist in charakteristischer Weise einseitig (Fig. 82, S. 1207). Die unverkorten und unverdickten Durchlaßzellen (Fig. 82, d) liegen nur über den Gefäßplatten (vgl. auch Figur 81, S. 1206), woraus man schließen kann, daß sie den Wasserverkehr zwischen der Rinde und den Gefäßen vermitteln.

Die äußerste Zellschicht der Wurzelrinde, die Exodermis oder äußere Endodermis (Fig. 134, ex, 135, ed), liegt direkt unter der Epidermis; ihre Zellen sind ebenfalls

ringsum verkorkt, aber nur selten auch verdickt. Die definitive Ausbildung (Verkorkung) der Zellen erfolgt in der Exodermis meist erst dann, wenn die Tätigkeit der Epidermis bereits erloschen ist; findet sie schon früher statt (manche Monokotylen), so enthält auch die Exodermis unverkorkte Durchlaßzellen.

III. Die Epidermis. Die Epidermis der im Boden und Wasser wachsenden Wurzeln unterscheidet sich in mancher Hinsicht von der Epidermis der Stengel und Blätter, selbst wenn diese sich ebenfalls im Boden befinden. Sie ist stets zartwandig und die Außenwand ihrer Zellen ist nicht von einer Kutikula bedeckt, sondern statt dieser von einer schleimartigen Schicht; daher ist die Epidermisaußenwand der Wurzeln für Wasser und gelöste Stoffe relativ leicht durchlässig. Eine weitere Besonderheit bildet das vollständige Fehlen der Spaltöffnungen; da solche an unterirdischen Stengelorganen meist vorhanden sind, so kann ihre Abwesenheit nicht dem Einfluß des Mediums zugeschrieben werden, sondern muß in der besonderen Organisation der Wurzeln als solcher begründet sein.

Aus diesen Gründen schließen einige Autoren die Wurzelepidermis aus dem Begriff der Epidermis und der Hautgewebe überhaupt aus und nennen sie Epiblem; hierzu liegt aber unseres Erachtens kein hinreichender Grund vor, da trotz der genannten Abweichungen die am Eingang des Kapitel 4 aufgeführten allgemeinen Charaktere und Eigenschaften der Hautgewebe überhaupt und der Epidermis im besonderen vorhanden sind.

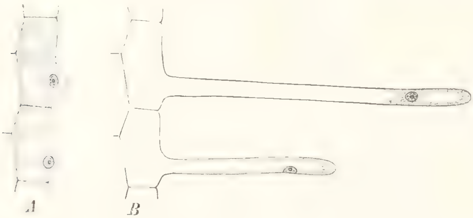


Fig. 139. Wurzelhaarbildung. Halbschematisch. Wurzelepidermis im Radialschnitt, mit Protoplasma und Zellkernen; A erste Anlagen der Wurzelhaare, B älteres Stadium; in B bildet das Protoplasma nur noch im vorderen Teil der Haare eine sichtbare Schicht.

Bei den Wurzeln der weitaus meisten Pflanzen trägt die Epidermis die charakteristischen Wurzelhaare; in der Regel ist sie so dicht mit Haaren bedeckt, daß deren mehrere Hunderte auf 1 qmm Oberfläche kommen. Ganz unbehaart sind die Wurzeln nur selten; so bei vielen (aber keineswegs allen) Wasser- und Sumpfpflanzen und bei manchen solchen Bodenpflanzen, welche relativ wenig Wasser verdunsten (viele Zwiebelgewächse); unbehaart sind ferner meist die frei hängenden Luftwurzeln. Bei den Pflanzen mit ektophytischer Mykorrhiza (Kiefer, Buche und mehrere andere von unseren Waldbäumen) sind die Saugwurzeln normalerweise mit einem zusammenhängenden Pilzmantel bedeckt und alsdann frei von Haaren, welche durch die Pilzhyphen gewissermaßen ersetzt werden; kultiviert man aber diese Pflanzen pilzfrei, so werden Wurzelhaare gebildet.

Oft hat das Medium eine entscheidende Bedeutung für die Wurzelhaarbildung. So produzieren die Luftwurzeln da, wo sie einem festen Substrat, z. B. der Baumrinde anliegen, sehr reichlich Wurzelhaare, durch welche sie sich an diesem Substrat fest anheften; dieselben Luftwurzeln und auch haarlose Wasserwurzeln produzieren Haare, wenn sie in den Boden eindringen. Andererseits stellen manche Wurzeln, welche normal reich behaart sind, die Haarbildung ein, wenn man sie in Wasser kultiviert.

Die Entstehung der Haare beginnt in gewisser Entfernung von der wachsenden Wurzelspitze, nämlich ungefähr da, wo das Längenwachstum der Wurzel aufhört. Diese Entfernung ist also um so größer, je länger die Wachstumszone der Wurzel; sie bewegt sich meist zwischen 1 mm und 1 cm, kann aber bei sehr langsam wachsenden Wurzeln auch auf $^1/_{10}$ mm sinken. Meist ist jede Epidermiszelle befähigt, ein Wurzelhaar zu bilden; doch wächst nicht die ganze Außenwand der gewöhnlich längsgestreckten Zellen zu dem Haar aus, sondern nur ein begrenztes kreisförmiges Stück derselben, gewöhnlich nahe dem apikalen Ende. Das Haar wird von seiner Mutterzelle nicht durch eine Querwand abgegrenzt, es bildet nur eine lokale Auszweigung derselben, in welche der Zellkern und der größte Teil ihres Protoplasmas einwandert (Fig. 139). Die Membran der Haare ist mindestens ebenso dünn wie die der Epidermiszellen und ebenfalls mit einer Schleimschicht anstatt der Kutikula versehen.

Wenn die Wurzelhaare ungestört wachsen können, wie bei Kultur der Wurzel in feuchter Luft oder in Wasser, so bilden sie senkrecht zur Wurzeloberfläche gerichtete, unverzweigte, gerade oder schwach wellige zylindrische Schläuche mit gerundetem Ende (Fig. 139). Ihr Durchmesser beträgt nur einige hunderstel Millimeter, ihre Länge schwankt je nach der Pflanze von 0,15 bis 8 mm.

Wenn sich aber die Wurzel im Boden befindet, so begegnen die wachsenden Haare beständig Hindernissen. Trifft die Spitze

auf eine Bodenpartikel, so muß sie entweder ausbiegen und in anderer Richtung weiterwachsen, oder das Spitzenwachstum wird sistiert und es entstehen unregelmäßige Auftreibungen, welche das Hindernis mehr oder weniger umwallen. So bleiben die Wurzelhaare durchschnittlich viel kürzer als beim Wachstum in Wasser oder Luft, sind unregelmäßig hin- und hergekrümmt und an vielen Stellen beulig aufgetrieben (Fig. 140). Wo ein Haar mit Bodenpartikeln in innige Berührung kommt, wird es durch die periphere Schleimschicht so fest mit ihnen verkittet, daß eine Lostrennung ohne Reißen des Haares nicht möglich ist. Dies ist ein für die absorbierende Funktion der Haare sehr wichtiger Umstand, denn die bei der Atmung in der Zelle erzeugte Kohlensäure, welche natürlich auch die feuchte Haarmembran durchtränkt, wirkt aufschließend auf die mineralischen Partikeln, und die Lösungsprodukte können direkt von dem Haar aufgenommen werden; so vermögen die Wurzelhaare nicht nur die im Bodenwasser fertig gelösten Stoffe zu absorbieren, sondern auch die in reinem Wasser unlöslichen Bodenmineralien teilweise auszunutzen.

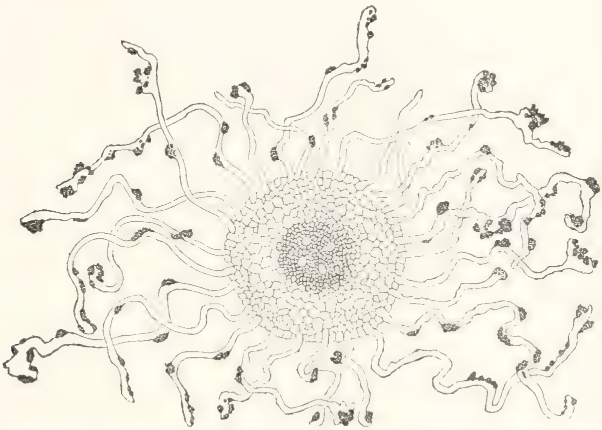


Fig. 140. Querschnitt durch den jungen Teil einer Bodenwurzel. Schwach vergrößert. Halbschematisch. Die Wurzelhaare sind mit Bodenpartikeln verwachsen. Nach Frank.

Unentbehrlich sind die Wurzelhaare für die Absorption des Wassers und der Mineralsalze nicht; das geht ohne weiteres aus der Tatsache hervor, daß gewisse Pflanzen ganz ohne Wurzelhaare auskommen; und für Pflanzen mit behaarten Wurzeln ist experimentell gezeigt worden, daß auch die junge, noch haarlose Epidermis gelöste Stoffe aufzunehmen vermag. Andererseits ist aber klar, daß ein Wurzelstück von gegebener Länge um so mehr Stoffe in der Zeiteinheit aufnehmen wird, je größer seine Oberfläche ist, welche mit dem Bodenwasser und den Bodenpartikeln in Berührung steht; und diese Oberfläche wird durch die Ausbildung der massenhaften dünnen Wurzelhaare sehr bedeutend vergrößert. Messungen und Berechnungen an verschiedenen Objekten haben ergeben, daß ein behaartes Wurzelstück eine mehrfach, bis fast zwanzigfach größere Oberfläche hat, als es ohne die Haare hätte. Den Wurzelhaaren fällt also da, wo sie vorhanden sind, der Löwenanteil an der absorbierenden Tätigkeit der Epidermis zu, sie sind als die spezifischen Absorptionsorgane zu betrachten. Nicht minder dominierend ist ihre Rolle in der Befestigung der Wurzeln im Boden, besonders dank dem Umstande, daß sie in kleinen, aber insgesamt zahllosen Punkten mit den Bodenpartikeln fest verwachsen sind.

Die Wurzelhaare haben nur eine sehr beschränkte Lebensdauer. Nur bei bestimmten Pflanzen mit langsam wachsenden und kurz bleibenden Wurzeln findet man diese in ganzer Länge mit Haaren bedeckt; meist beträgt die behaarte Strecke jeder Wurzel nur einige Zentimeter oder selbst Millimeter. Während nämlich hinter der fortwachsenden Wurzelspitze immer neue Haare entstehen, sterben die älteren Haare der Reihe nach allmählich ab und fallen zusammen. Mit ihnen erleidet auch die ganze Epidermiszelle dasselbe Schicksal, ihre zarte Membran kollabiert, und in einiger Entfernung hinter der haartragenden Zone finden wir an der Oberfläche der Wurzel nur noch spärliche

Reste der zerstörten Epidermis (Fig. 135, S. 1243).

Den Abschluß des Wurzelkörpers bewirkt von nun an die unter der Epidermis belegene Exodermis, welche hierzu sogar besser geeignet ist als die Wurzelepidermis, da ihre Zellen ebenfalls lückenlos zusammenschließen, aber überdies verkorkt sind; zur Wasserabsorption ist sie jedoch natürlich durchaus nicht befähigt. So erhält eine gegebene Querzone der Wurzel, nachdem sie eine beschränkte Zeit als Absorptionsorgan fungiert hat, nunmehr eine neue Haut, die in ihren Eigenschaften wesentlich mit der Epidermis anderer Organe übereinstimmt.

Bei manchen Pflanzen bleibt es nicht bei dem Verlust der Epidermis, sondern auch die gesamte Rinde stirbt bald ab, kollabiert und vermodert allmählich. Alsdann ist es die verkorkte Endodermis, welche die Rolle einer neuen Epidermis spielt. Die Wurzeln sind also gut mit Reserve-Hautgeweben ausgestattet, und dadurch wird die ausnehmende Zartheit ihrer ursprünglichen, kurzlebigen Haut hinreichend kompensiert. — Bei den Wurzeln der Dikotylen und Gymnospermen, welche ein nicht allzu geringes sekundäres Dickenwachstum erfahren, wird bei oder bald nach Beginn desselben in dem Perizykel ein Phellogen erzeugt, welches eine Korkschicht produziert. Die Rinde stirbt nun ebenfalls ab, sie wird durch das Dickenwachstum des Zentralzylinders bald gesprengt und abgestreift, und die älteren Teile der Wurzel bestehen, mit Einschluß ihres sekundären Hautgewebes, ausschließlich aus dem Zentralzylinder.

IV. Das Velamen. Ein ganz eigenartiges Hautgewebe, Velamen oder Wurzelhülle genannt, haben die Luftwurzeln der epiphytischen Orchidaceen und mancher epiphytischer Araceen. Es entspricht entwickelungsgeschichtlich vollkommen der Epidermis, denn es geht wie diese aus dem Dermatogen hervor. Einschichtig ist es aber nur selten, meist besteht es aus mehreren (2 bis 18) Zellschichten, indem das Dermatogen sich ein- bis mehreremal tangental teilt. Wenn das Velamen vielschichtig ist, nimmt es einen beträchtlichen Teil des Wurzelradius ein, zuweilen über die Hälfte desselben.

Der wesentliche Unterschied des Velamens gegenüber der Epidermis besteht darin, daß seine Zellen tot und lufthaltig sind. Ihre Membran ist durch zarte, spiralig oder netzförmig angeordnete, verholzte Verdickungsleisten ausgesteift (Fig. 141), seltener größtenteils verholzt und etwas verdickt und nur mit breit-spaltenförmigen Tüpfeln versehen. Es ist in mehreren Fällen sicher konstatiert, in den übrigen Fällen wenigstens wahrscheinlich, daß in diesen Tüpfeln resp. da, wo die Verdickungsleisten weiter auseinandertreten, die Membran vollkommen resorbiert ist, also offene Löcher vorhanden sind, durch welche die Lumina der Velamenzellen sowohl untereinander als mit der Außenluft in Verbindung stehen.

Ein Gewebe von solcher Beschaffenheit muß offenbar wie ein Schwamm wirken, welcher Wasser begierig kapillar aufsaugt. Im unbenetzten Zustande erscheint das Velamen, wofern es nicht zu dünn ist, von der eingeschlossenen Luft schneeweiß; taucht man aber die Wurzel in Wasser, so wird sie alsbald grün. Das kommt daher, daß das Velamen sich mit Wasser vollgesogen hat, daher durchsichtig geworden ist und nunmehr die grüne Farbe der Rinde durchscheinen läßt. Das Velamen ist demnach als ein Absorptionsgewebe zu betrachten, welches den Regen und Tau aufsaugt; und zwar ist es ein vorzüglich geeignetes Absorptionsgewebe gerade für Luftwurzeln, welche nur zeitweilig von Wasser benetzt werden, sonst aber der Sonne ausgesetzt sind. Schon aus letzterem Grunde

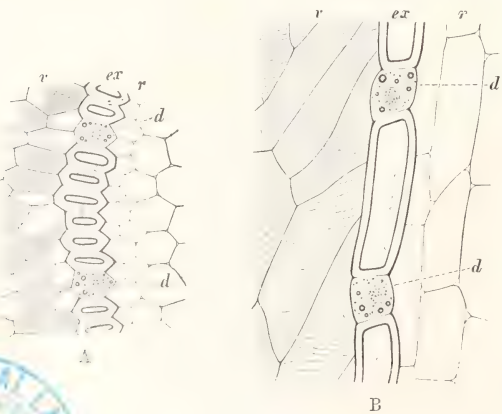


Fig. 141. Luftwurzel von Dendrobium chrysanthum (Orchidaceae). Grenze der Rinde und des Velamens: A im Querschnitt, B im Radialschnitt. 180/1. v Velamen, ex Exodermis, d Durchlaßzellen derselben mit reichlichem Plasma und Zellkern, r Rindenparenchym.

könnte die gewöhnliche Wurzelepidermis mit zarten Wurzelhaaren hier nicht bestehen, sie würde alsbald vertrocknen. Außerdem sind die Wurzelhaare nur für eine stetige, aber allmähliche Wasseraufnahme eingerichtet, viel Wasser auf einmal können sie nicht aufnehmen; ein dickes Velamen nimmt hingegen momentan eine Wassermenge auf, welche weit mehr als die Hälfte des ganzen Volumens der Wurzel betragen kann.

Das Velamen ist von dem grünen Rindengewebe durch eine Exodermis getrennt, welche abwechselnd aus längsgestreckten und aus kurzen, ungefähr isodiametrischen Zellen besteht (Fig. 141). Die ersteren sind verkorkt und oft erheblich verdickt, sie schützen die Rinde gegen Wasserverlust. Die kurzen Zellen sind dünnwandige, unverkorkte Durchlaßzellen, durch welche das vom Velamen aufgenommene Wasser in das lebende Rindengewebe gelangt; der reiche Plasmagehalt und große Zellkern dieser Zellen läßt vermuten, daß sie wohl nicht nur das Wasser passiv durchlassen, sondern es nach Art von Drüsenzellen aktiv aus dem Velamen aufnehmen und nach der Rinde hin ausscheiden, bevor es noch aus dem Velamen wieder nach außen verdunsten kann.

V. Wurzelhaube und Urmeristem. Die Wurzeln unterscheiden sich von den Stengelorganen u. a. darin, daß sie mit einer Wurzelhaube versehen sind. welche bald nur als kleine Kappe ihren Scheitel bedeckt (Fig. 142, 143), bald eine längere Gipfelpartie nach Art einer Scheide umschließt (Fig. 144, 145, S. 1250). Der organische Scheitel (Vegetationspunkt) der Wurzel liegt also nicht an ihrer äußersten Spitze, sondern tiefer, nach innen von der Haube; hier befindet sich das Urmeristem, welches den Zuwachs nicht nur des eigentlichen Wurzelkörpers, sondern auch den der Haube vermittelt. Die Haube wächst von innen her, während ihre ältesten, peripherischen Zellen sukzessive durch Verschleimung ihrer Membran sich ablösen.

Die Bedeutung der Wurzelhaube ist eine mehrfache. Erstens gewährt sie dem zarten Urmeristem einen gewissen mechanischen Schutz, indem sie es mit mehreren bis zahlreichen Schichten ausgewachsenen, wenn auch zartwandigen Gewebes bedeckt; in dieser Hinsicht ersetzt die Wurzelhaube gewissermaßen die jungen Blätter, welche den Vegetationskegel der Stengel schützen, indem sie ihn übergipfeln und über dem Scheitel zu einer Knospe zusammenschließen. Zweitens erleichtert die Wurzelhaube, deren Oberfläche infolge der Verschleimung der äußersten Zellschichten schlüpfrig ist, das Vorwärtsdringen der Wurzelspitze im Erdboden; die Reibung wird durch ihre Schlüpfrigkeit in hohem Grade vermindert, und wenn dennoch etwas abgerieben und verletzt wird, so sind es nur die ohnehin in Ablösung begriffenen peripherischen Haubenzellen. Drittens endlich hat sich herausgestellt, daß die Zellen wenigstens des axilen Gewebezylinders der Wurzelhaube, der sogenannten Kolumella, verhältnismäßig große Stärkekörner enthalten, welche in dem dünnflüssigen Protoplasma beweglich sind und unter dem Einfluß der Schwerkraft sich in dem physikalisch unteren Ende der Zellen ansammeln (Fig. 144); nach der herrschenden Ansicht spielen diese Stärkekörner die Rolle von Statolithen (ebenso wie in den jungen Stengelpartien die Stärkekörner der Stärkescheide, vgl. S. 1206), und die Wurzelhaube dient als Organ zur Perzeption der Schwerkraftrichtung und dirigiert die geotropische Orientierung der Wurzel.

Dadurch daß das Urmeristem der Wurzel außer dem Gewebe des Wurzelkörpers auch dasjenige der Haube zu produzieren hat, ist eine gewisse Komplikation in seinem Bau gegeben, welcher im übrigen prinzipiell derselbe ist wie im Stengel, auch in bezug auf die Differenzierung in Dermatogen, Periblem und Plerom (vgl. S. 1241). Am einfachsten liegt die Sache bei den mittels einer Scheitelzelle wachsenden Pteridophyten, denn hier ist auch die Wurzelhaube ein Produkt der Scheitelzelle (Fig. 142). Die Scheitelzelle,

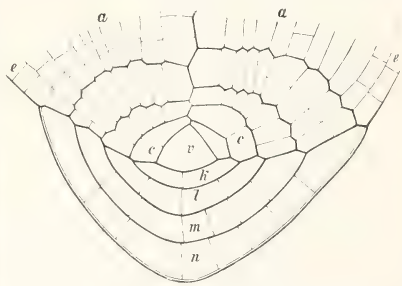


Fig. 142. Medianer Längsschnitt durch die Wurzelspitze von Pteris cretica. v Scheitelzelle, k bis n die sukzessiven Kappen der Wurzelhaube; e Dermatogen, ac die Grenzlinien zwischen Periblem und Plerom. Die Grenzen der aus je einem Segment hervorgegangenen Zellkomplexe sind durch stärkere Linien hervorgehoben. Frei nach Nägeli und Leitgeb.

welche in den Wurzeln fast stets dreiseitig-pyramidal ist (ganz ausnahmsweise vierseitig-pyramidal), teilt sich nicht nur parallel ihren nach innen gekehrten Flächen, wie im Stengel, sondern von Zeit zu Zeit auch parallel der gewölbten Außenfläche, welche der Haube zugekehrt ist; durch eine solche Teilung wird von ihr ein kappenförmiges Segment abgeschnitten, das bei seinem Wachstum sich durch antikline Teilungen in eine Zellschicht umwandelt. Aus solchen kappenförmigen Zellschichten setzt sich die Wurzelhaube zusammen. — Bei den

Phanerogamen herrscht in bezug auf die Entstehung der Wurzelhaube eine viel größere Mannigfaltigkeit; man kann hiernach folgende vier Haupttypen unterscheiden:

1. Die Wurzelhaube ist von dem Wurzelkörper scharf getrennt und wächst unabhängig von ihm vermittels einer eigenen Initialschicht, des Kalyptrogens, welches dem Scheitel des Wurzelkörpers außen aufliegt (Fig. 143). Die Zellen des Kalyptrogens wachsen senkrecht zu der Richtung der Schicht und teilen sich ihr parallel (periklin), so daß jede seiner Zellen eine Zellreihe erzeugt. So ist es bei Gräsern (Fig. 143) und vielen anderen Monokotylen.

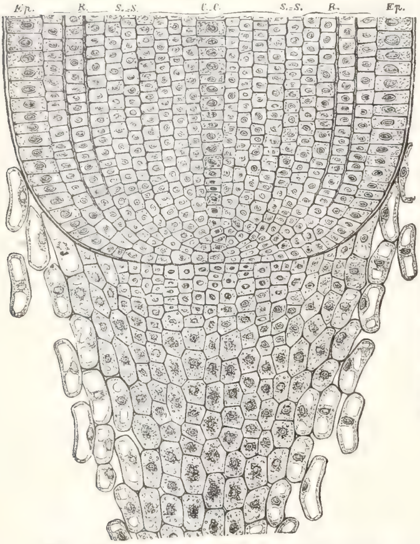


Fig. 143. Medianer Längsschnitt durch die Wurzelspitze des Roggens (Secale cereale). Mit eingetragenem Zellinhalt. Ep Dermatogen, R und SS Periblem, CC Plerom. Nach Kny.

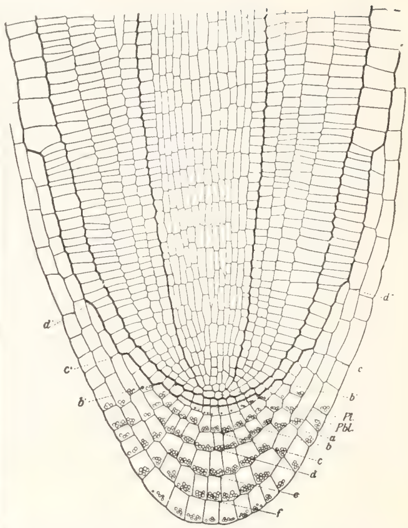


Fig. 144. Medianer Längsschnitt durch die Spitze einer jungen Hauptwurzel von Brassica Napus. Die Grenzen der Histogene durch stärkere Linien hervorgehoben. Pl, Pbl Initialgruppen des Pleroms und Periblems. a der zentrale Teil des Dermatokalyptrogens, b bis f sukzessive Kappen der Wurzelhaube; in ihren Zellen die als Statolithen fungierenden, am physikalisch unteren Ende jeder Zelle angesammelten Stärkekörner. Nach Kny.

2. Wurzelhaube und Dermatogen haben eine gemeinsame Initialschicht (Dermatokalyptrogen), deren Zellen sich nach Art des Dermatogens durch antikline Teilungen vermehren; von Zeit zu Zeit teilt sich überdies die ganze Initialschicht periklin in zwei Schichten, von denen die äußere sich der Wurzelhaube anfügt, während die innere den Charakter der Initialschicht beibehält. Dieses Verhalten (Fig. 144) findet sich bei den meisten Dikotylen.

3. Eine gemeinsame quere Initialzone (Fig. 145) produziert einerseits nach unten den mittleren, konischen Teil der Haube, andererseits nach oben das Wurzelkörpermeristem; das Dermatogen und der scheidenförmige Randteil der Haube werden von einer sich nach oben um-

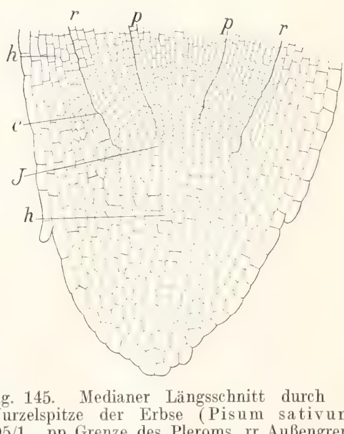


Fig. 145. Medianer Längsschnitt durch die Wurzelspitze der Erbse (Pisum sativum). 105/1. pp Grenze des Pleroms, rr Außengrenze der Periblems. hh Wurzelhaube, J. die gemeinsame quere Initialzone, c deren seitliche Fortsetzung. Nach Janczewski.

schlagenden und das Periblem außen umgreifenden Fortsetzung der Initialschicht gebildet. So bei Leguminosen und Cucurbitaceen.

4. Bei den Gymnospermen und einigen Dikotylen ist zwar ein scharf abgegrenztes, mit eigener Initialgruppe wachsendes Plerom vorhanden, aber Periblem, Dermatogen und Wurzelhaube lassen sich nicht gegeneinander abgrenzen. Das Plerom ist mantelförmig von einer größeren Anzahl Zellschichten, jede mit einer Initialzelle resp. Initialgruppe in der Mittellinie, umhüllt; die inneren dieser Schichten vermehren sich allmählich durch perikline Teilungen der Initialzellen, während die äußeren, schon ausgewachsenen Schichten als Haube fungieren und sukzessive abgestreift werden. Die Wurzelhaube ist in diesem Fall mit der Rinde des Wurzelkörpers gewissermaßen verschmolzen, und ein Dermatogen ist überhaupt nicht vorhanden; man kann sagen, daß Rinde, Epidermis und Wurzelhaube gemeinschaftlich von dem Periblem abstammen.

Man sieht, wie in dieser Reihe die genetische Selbständigkeit der Wurzelhaube und zugleich auch der Wurzelepidermis mehr und mehr abnimmt und schließlich ganz schwindet.

Literatur. ***C. Nägeli und H. Leitgeb****, Entstehung und Wachstum der Wurzeln, in Nägeli's Beiträgen zur wissenschaftlichen Botanik, Heft* **4**, *1868. —* ***Ph. van Tieghem****, Recherches sur la symmétrie de structure des plantes vasculaires. I. La racine. Annales des Sciences Natur., Botanique, sér. V, t.* **13**, *1871. —* ***H. Kroemer****, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibliotheca Botanica, Heft* 59, *1903. —* ***F. Schwarz****, Die Wurzelhaare der Pflanzen. Untersuchungen aus dem Botanischen Institut zu Tübingen, I, 1883. —* ***H. Leitgeb****, Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschriften der Wiener Akademie,* **24**, *1864. —* ***E. Janczewski****, Recherches sur l'accroissement terminal de la racine des Phanérogames. Annales des Sciences Naturelles (Botanique) série V, t.* **20**, *1874.*

12. Das typische sekundäre Dickenwachstum.

I. Primäres und sekundäres Dickenwachstum; Begriffsbestimmungen. II. Die Entstehung des Kambiumringes im Stengel und seine Produkte. III. Die Entstehung des Kambiumringes in der Wurzel. IV. Näheres über die Markstrahlen. V. Das Kambium.

I. Primäres und sekundäres Dickenwachstum. Es wurde schon wiederholt erwähnt, daß die Stengel und Wurzeln fast aller Gymnospermen und Dikotyledonen ein sogenanntes sekundäres Dickenwachstum besitzen, während ein solches den Pteridophyten und Monokotylen abgeht (mit sehr

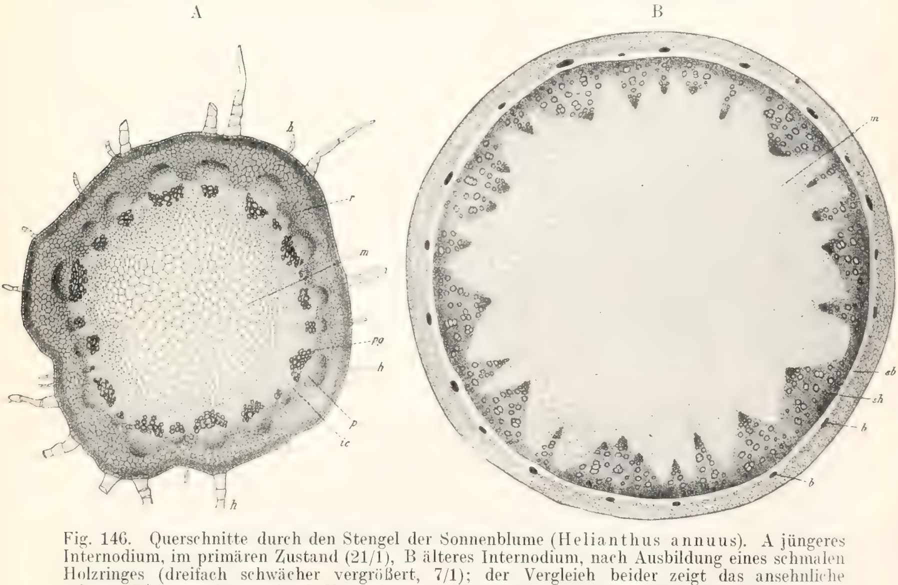


Fig. 146. Querschnitte durch den Stengel der Sonnenblume (Helianthus annuus). A jüngeres Internodium, im primären Zustand (21/1), B älteres Internodium, nach Ausbildung eines schmalen Holzringes (dreifach schwächer vergrößert, 7/1); der Vergleich beider zeigt das ansehnliche primäre Dickenwachstum durch Vergrößerung der Markzellen. r primäre Rinde, m Mark, p primäres Phloem, pg primäres Xylem (Spiralgefäße), ic primäre Markstrahlen, h Haare; bb Sklerenchymstränge, sb Bast und Kambium, sh Holz. Nach Frank und Tschirch.

seltenen Ausnahmen)[1]. Bevor wir jedoch zur näheren Betrachtung dieses sekundären Dickenwachstums übergehen, muß erwähnt werden, daß es auch ein primäres Dickenwachstum gibt, welches bei den Stengeln und Wurzeln aller Gefäßpflanzen und auch bei den Blättern in größerem oder geringerem Grade auftreten kann und sie sogenannte Erstarkung der Organe bedingt. Dieses Dickenwachstum wird durch Wachstum der Zellen des Grundgewebes in der Querrichtung verursacht, welches (abgesehen von jungen, noch meristematischen Entwickelungszuständen) nicht von Zellvermehrung begleitet wird. Betrachtet man den jüngeren Teil eines lebhaft wachsenden Stengels, so wird man meist finden, daß die sukzessiven Internodien zugleich mit der Längenzunahme auch deutlich, oft sehr erheblich an Dicke zunehmen, und die mikroskopische Untersuchung von Querschnitten (Fig. 146 A, B, von denen B 3-mal schwächer vergrößert ist als A) zeigt, daß diese Dickenzunahme auf der Vergrößerung des Durchmessers der Zellen des gesamten Grundgewebes beruht; wenn daneben, wie in Figur 146 B, auch schon sekundäre Veränderungen stattfinden, so haben diese doch zunächst nur einen unwesentlichen Anteil an der Dickenzunahme. Ebenso wird man finden, daß ausgewachsene Blätter dicker sind als junge, und das ist wiederum darauf zurückzuführen, daß die Zellen des Grundgewebes in allen Richtungen, also auch in die Dicke, gewachsen sind.

In diesen Fällen, und überhaupt in der Regel, geht das primäre Dickenwachstum mit dem Längen- resp. Flächenwachstum Hand in Hand. Die Dauer und das Maximum beider Vorgänge braucht aber nicht zusammenzufallen; die Erstarkung kann auch nach Abschluß des Wachstums in anderen Richtungen noch fortdauern, eventuell sogar lange Zeit. So ist es z. B. bei den Stämmen mancher Palmen, deren Grundgewebe zartwandig und unverholzt bleibt; jahrelang nehmen dessen Zellen langsam an Durchmesser zu, und daher kommt es, daß solche Stämme, trotzdem sie des sekundären Dickenwachstums entbehren, doch von oben nach unten hin allmählich dicker werden, ähnlich den Stämmen dikotyler Bäume.

Im Gegensatz zu dem primären beruht nun das sekundäre Dickenwachstum auf Zellvermehrung, und zwar nicht auf der Teilung beliebiger Zellen, sondern auf der Tätigkeit eines besonderen, der Oberfläche des Organs parallel (tangental) liegenden Meristems, dessen Zellen in radialer Richtung wachsen und nach Maßgabe ihres Wachstums sich tangental teilen; auf diese Weise entstehen neue, sekundäre Gewebemassen (der Sekundärzuwachs) zwischen den primär vorhandenen, welch letztere dabei keine direkten Veränderungen erleiden. Das Meristem, welches das sekundäre Dickenwachstum bewirkt, nennt man ganz allgemein den Verdickungsring. Dieser kann an verschiedenen Orten des Organs entstehen und seine Produkte können verschieden sein, mit anderen Worten, es gibt verschiedene Modifikationen des sekundären Dickenwachstums. Eine bestimmte von diesen Modifikationen ist aber die bei weitem vorherrschende; man könnte sie auch das kambiale Dickenwachstum nennen, da diejenige Abart des Verdickungsringes, welche hierbei wirksam ist, Kambium heißt; das Kambium ist also ein Spezialfall des allgemeineren Begriffes Verdickungsring.

Die charakteristischen Merkmale, durch welche sich das Kambium von anderen Modifikationen des Verdickungsringes unterscheidet, sind die folgenden:

1. Seine Lage ist eine solche, daß es zwischen den Xylem- und Phloemteilen der Leitstränge[1]) hindurchläuft, so daß die Xylemteile nach innen, die Phloemteile nach außen von ihm liegen.

2. Es produziert sekundäre Gewebe nach beiden Seiten hin.

Alles sekundäre Gewebe, welches vom Kambium nach innen hin produziert wird, heißt Holz; was vom Kambium nach außen hin produziert wird, heißt Bast. Mit anderen Worten: Holz ist, was zwischen dem Mark und den primären Xylemteilen einerseits und dem Kambiumring andererseits liegt; Bast ist, was zwischen dem Kambiumring einerseits und der primären Rinde und den primären Phloemteilen andererseits liegt[2]).

[1]) Unter den Monokotylen haben die Stämme und Wurzeln der baumförmigen Liliaceen und die Knollen einiger Dioscoreaceen ein sekundäres Dickenwachstum. Von den jetzt lebenden Pteridophyten kommt ein solches in schwachem Grade nur bei Botrychium und Isoëtes vor; ein weit stärkeres sekundäres Dickenwachstum haben die baumförmigen Pteridophyten des Karbons: die Calamiten, Lepidodendren und Sigillarien, vielleicht auch gewisse fossile Farne besessen. — Wir gehen auf diese Fälle nicht weiter ein, mit Ausnahme des bemerkenswerten Dickenwachstums der baumartigen Liliaceen, welches im Kapitel 15 besprochen werden soll.

[1]) Bei bikollateralen Leitsträngen zwischen Xylem und äußerem Phloem.

[2]) Es ist zu beachten, daß hiernach Holz und Bast (sekundäre Rinde) topographische Begriffe sind, welche außer ihrer Herkunft vom Kambium hauptsächlich durch ihre Lage zu diesem definiert, histologisch aber nicht einheitlich sind, sondern jedes aus sehr verschiedenen Geweben bestehen. Es darf aber nicht verschwiegen werden, daß in der Literatur die Begriffe Holz und Bast nicht immer in dem oben definierten Sinn gebraucht werden. Nicht selten gebraucht man sie in einem

Bei Holzgewächsen pflegt man die ganze äußere Region der Achsenorgane, vom Kambium nach auswärts, übereinstimmend mit dem gewöhnlichen Sprachgebrauch auch als Rinde zu bezeichnen; der Bast ist demnach ein Teil der Rinde in diesem weiteren Sinn, und zum Unterschied von der primären Rinde (vgl. S. 1234) nennt man ihn auch die sekundäre Rinde.

In der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle gelten für die Kambiumprodukte die Sätze, daß 1. das Holz in erheblich größerer Menge gebildet wird als der Bast, 2. im Holz wie im Bast die Stranggewebe weitaus überwiegen, und 3. alle Elemente des Holzes mehr oder weniger verdickte und verholzte Membranen haben, das Holz also (der Bedeutung des Wortes im gewöhnlichen Sprachgebrauch entsprechend) eine zusammenhängende harte und steife Masse bildet.

Wir beschränken uns im folgenden zunächst auf die Betrachtung des typischen, d. h. den obigen Bedingungen entsprechenden Dickenwachstums, während die in verschiedener Hinsicht hiervon abweichenden Modifikationen (die Fälle atypischen Dickenwachstums) in Kapitel 15 besprochen werden sollen.

Vorauszuschicken ist noch, daß es unter den krautigen Dikotylen auch solche gibt, bei denen es überhaupt zu keinem sekundären Dickenwachstum kommt oder doch dieses auf einem rudimentären Anfangsstadium stehen bleibt, so daß also der primäre Bau zeitlebens erhalten bleibt, ebenso wie bei den Monokotylen (Fig. 59, S. 1193). In den Stengeln vieler Wasserpflanzen z. B., besonders in denen, wo alle Leitstränge zu einem axilen Strangsystem vereinigt und Gefäße nicht ausgebildet sind, findet eine Kambiumbildung überhaupt nicht statt; dasselbe gilt auch für die Wurzeln dieser Pflanzen, und in den feinsten Nebenwurzeln letzter Ordnung ist es wohl auch bei vielen Landpflanzen ebenso. In anderen Fällen, z. B. in den Stengeln vieler krautiger Ranunculaceen, sind zwar die Leitstränge mit einem Kambiumstreifen an der Grenze von Xylem und Phloem versehen (Fig. 56, S. 1188), aber es kommt nicht zur Bildung eines Kambiumringes auf dem ganzen Umkreis des Stengels. Diese isolierten Kambiumstreifen bleiben manchmal fast ganz untätig, sie sind dann als rudimentär zu betrachten. Sie können aber auch tätig sein und eine gewisse Menge Holz und Bast produzieren; das führt hier jedoch nur zu einer beschränkten Verdickung der einzelnen Leitstränge (wie in den größeren Strängen der Blätter), nicht aber zu einem Dickenwachstum des ganzen Organs. Auch in den Wurzeln derselben Pflanzen und in den feineren Wurzeln mancher anderer kommt es nur zur Bildung einzelner isolierter Kambiumstreifen, welche unter den Phloemgruppen liegen.

II. Die Entstehung des Kambiumringes im Stengel und seine Produkte. Der kontinuierliche Kambiumring entsteht nicht in seiner ganzen Ausdehnung gleichzeitig. In den Stengeln setzt er sich zusammen aus Streifen von Faszikularkambium, welche in den Leitsträngen an der Grenze von Xylem und Phloem liegen, und aus Streifen von Interfaszikularkambium, welche seitlich an jene ansetzen und die Faszikularkambien der einzelnen Stränge miteinander verbinden. Das Faszikularkambium entsteht zuerst, und zwar, wenn die Leitstränge des Stengels ungleich stark sind, in den stärkeren früher, in den kleineren später; in den ersteren kann das Kambium bereits eine ansehnliche Menge sekundäres Gewebe gebildet haben, wenn es sich in den letzteren erst auszubilden beginnt. Dann erst erfolgt allmählich, von den Rändern der Leitstränge ausgehend, die Bildung der interfaszikularen Kambiumstreifen, bis schließlich das Kambium den ganzen Umfang des Stengels umgreift.

Das Faszikularkambium ist keine eigentliche Neubildung, sondern es geht direkt aus dem Desmogen hervor. Während die übrigen Zellen des Desmogenstranges sich sukzessive zu Xylem- und Phloemelementen ausbilden, fahren die Zellen einer mittleren Schicht desselben fort sich zu vermehren und verharren auf die Dauer in meristematischem Zustand; wenn Wachstum und Vermehrung hier nicht in beliebigen Richtungen erfolgen, sondern die Zellen nur radial wachsen und nur tangental sich teilen, so stellt diese Zellschicht bereits einen Kambiumstreifen dar; man kann das daran erkennen, daß die Zellen der jungen Gewebeschicht an der Grenze von Xylem und Phloem regelmäßig radial gereiht sind (Fig. 121, S. 1234). Der Uebergang von der regellosen zur regelmäßigen Teilungsweise in der Mittelschicht der Desmogenstränge kann schon sehr früh erfolgen; alsdann sind auch schon im primären Xylem die Zellen radial gereiht (Fig. 52, S. 1186), und der Uebergang vom primären in den sekundären Zustand der Leitstränge ist ein fast unmerklicher.

Die Bildung der interfaszikularen Kambiumstreifen erfolgt in verschiedener Weise, je nachdem ob ein die Leitstränge seitlich verbindender Desmogenring vorhanden ist, oder ob das Zwischengewebe der Intermediär-

zweifachen Sinn, nämlich neben der obigen Bedeutung auch noch als Synonyme von Xylem und Phloem; daher die Ausdrücke „Holzteil“ und „Bastteil“ (der Leitstränge), die Bezeichnung von Xylem und Phloëm als „primäres Holz“ znd „primärer Bast“. — Andererseits wird der Ausdruck Bast auch in einem von dem obigen prinzipiell verschiedenen Sinn gebraucht, nämlich als Synonym unseres Begriffes Sklerenchym (vgl. S. 1190). — Auch das Wort Kambium wird oft in einem weiterem Sinn gebraucht als wir es tun, nämlich bald gleichbedeutend mit unserem „Verdickungsring“, bald in noch umfassenderer Bedeutung.

zone aus Grundgewebe besteht (vgl. S. 1235). Im ersteren Fall geht die Sache ebenso vor sich wie innerhalb der Leitstränge: eine Schicht des Desmogenringes wird zu Kambium, indem sie eine ganz bestimmte Wachstums- und Teilungsrichtung annimmt; in Figur 147 ist der Uebergang zu tangentaler

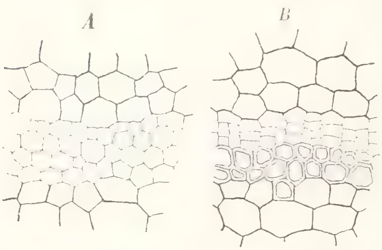


Fig. 147. Prosenchymatisches Interfascikulargewebe im Stengelquerschnitt von Salvia Horminum. A primärer Zustand. B Beginn des sekundären Zustandes: die Zellen der inneren Schichten verdicken ihre Membran und werden zu Sklerenchymfasern, die Zellen der äußeren Schichten teilen sich tangental und bilden das interfascikulare Kambium. Nach Haberlandt.

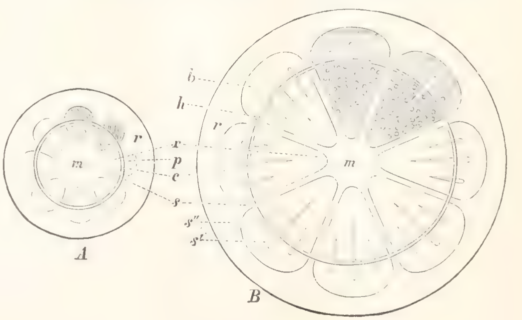
Teilung in B im Vergleich mit der regellosen Anordnung des Desmogens in A deutlich zu sehen. — Sind hingegen die Leitstränge durch primäre Markstrahlen getrennt, welche aus weitzelligem Grundgewebe bestehen, so bildet sich in diesen ein Folgemeristem im eigentlichen Sinne des Wortes: die bereits in Dauerzustand befindlich gewesenen Zellen einer Parenchymschicht teilen sich ein- oder mehrmals durch tangentale Wände (Fig. 121, S. 1234), und es entstehen Streifen von radial abgeplatteten Zellen, welche, die Markstrahlen überbrückend, die Ränder der faszikularen Kambiumstreifen miteinander verbinden.

Ist einmal ein zusammenhängender Kambiumring hergestellt, so beginnt auch die Bildung eines zusammenhängenden Holzringes nach innen von ihm und eines ebensolchen Bastringes nach außen, und damit ein mehr oder weniger ausgiebiges Dickenwachstum des Stengels; hierdurch wird der ganze Bau des Organs ein gänzlich anderer, sein primärer Zustand macht dem sekundären Zustand Platz (s. das Schema Figur 148 und Figur 149). Bei krautigen Pflanzen, deren oberirdische Vegetationsorgane nur eine Vegetationsperiode hindurch ausdauern, ist die Verdickung eine beschränkte und oft relativ unbedeutende. Bei den Holzgewächsen aber wird der Holzring meist schon im ersten Jahr so stark, daß er den größten Teil des Stengelradius einnimmt; und da die Kambiumtätigkeit jahrelang, eventuell durch Jahrhunderte oder selbst Jahrtausende andauert (wenn auch mit periodischen Unterbrechungen), so erreicht der Holzring oft mächtige Dimensionen. Die Stämme und Aeste unserer Bäume bestehen fast ganz aus einem Holzring, der hier schon besser Holzkörper genannt wird. Auch der Bastring wächst beständig, aber viel schwächer als der Holzring, und da aus später anzuführenden Gründen meist früher oder später ein Zustand eintritt, in welchem sein von innen her stattfindender Zuwachs durch Abnahme von außen aufgewogen wird, so erreicht der Bast keine bedeutende Dicke; aus denselben Gründen ist auch die primäre Rinde in späterem Alter gewöhnlich nicht mehr vorhanden, und dann bildet das meist winzige Mark im Zentrum des Organs den einzigen Ueberrest seiner primären Gewebe.

In bezug auf den gröberen Bau des Holzringes sind zwei Fälle zu unterscheiden, die wir als den **homogenen** (gleichartigen) und den **inhomogenen** (ungleichartigen) **Holzring** bezeichnen können.

Ein inhomogener Holzring kommt zustande, wenn die primären Leitstränge durch relativ weite Zwischenräume voneinander getrennt sind und wenn zugleich die faszikularen und interfaszikularen Teile des Kambiums verschiedene

Fig. 148. Schema des sekundären Dickenwachstums eines Dikotylenstengels. A primärer Zustand nach Bildung eines geschlossenen Kambiumringes, B sekundärer Zustand. In beiden Figuren: r primäre Rinde, m Mark, s primäre Markstrahlen, p primäres Phloem, x primäres Xylem, c Kambiumring. In B: b Bast, h Holz, s′ ältere, s″ jüngere sekundäre Markstrahlen.



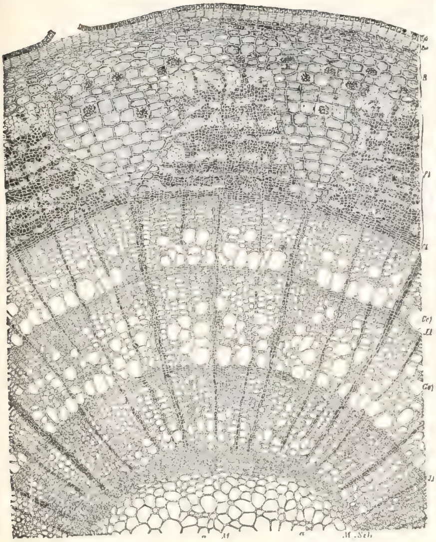


Fig. 149. Querschnitt durch einen dreijährigen Zweig der Linde (Tilia europaea). Schwach vergrößert. Außen (oben) ein mehrschichtiges Korkhäutchen, von der Epidermis bedeckt. R primäre Rinde. Phl Bast oder sekundäre Rinde, durch zwei nach außen stark verbreiterte Markstrahlen in fascikulare Abschnitte zerlegt; in diesen Gruppen von Bastfasern (Hartbast, hell) in den Weichbast eingebettet. Cb Kambiumring. Zwischen diesem und dem Mark M das Holz, mit drei Jahrringen und vielen 1- und 2-schichtigen Markstrahlen; JR die Jahrringgrenzen, Gef weitlumige Tracheen. Nach Kny.

Ist das interfaszikulare Kambium aus einem Desmogenring entstanden, also prosenchymatisch, so bildet es nach der Holzseite hin ausschließlich verholztes Sklerenchym (Holzfasern). Wo Markstrahlen vorhanden sind, produziert das sie überbrückende Interfaszikularkambium ein parenchymatisches Gewebe, welches zwar in radiale Reihen geordnet, im übrigen aber dem primären Grundgewebe der Markstrahlen mehr oder weniger ähnlich ist (Fig. 150; vgl. auch Fg. 172, S. 1274). Die breiten Markstrahlen halten also mit dem Dickenwachstum des Holzringes Schritt und zerspalten denselben in so viele keilförmige Stränge von Faszikularholz, als primäre Leitstränge vorhanden waren. Die Markstrahlen ziehen sich ununterbrochen durch die ganze Länge eines Internodiums, so daß die Stränge von Faszikularholz nur in den Knoten miteinander in Verbindung treten.

Viel häufiger ist der homogene Holzring, welcher sich außer bei fast allen Holzgewächsen auch bei vielen krautigen Stengeln findet; er kann ebenfalls auf verschiedenem Wege zustande kommen, je nachdem die primären Leitstränge durch Desmogenstreifen oder durch Markstrahlen voneinander getrennt sind. In ersterem Fall kann das Kambium auf seinem ganzen Umkreis gleichartiges, faszikulares Holz bilden, und so wird eine homogene Beschaffenheit des Holzringes auf die einfachste und zugleich vollkommenste Weise erreicht; so verhält es sich bei vielen krautigen Pflanzen. Auch bei Anwesenheit von Markstrahlen kann der Holzring ohne weiteres homogen werden, wenn die Leitstränge zahlreich und dicht gedrängt sind, so daß sie zwischen sich nur schmale, aus wenigen Zellreihen bestehende Markstrahlen übrig lassen; alsdann wird zwar auch der Holzring von parenchymatischen Markstrahlen durchsetzt, da aber diese relativ sehr schmal und in größerer Zahl über den Umkreis verteilt sind (Fig. 149), so tragen sie nur zur Mannigfaltigkeit der Struktur des Holzringes bei, ohne den Eindruck hervorzurufen, daß er aus ungleichartigen Stücken zu-Produkte bilden; alsdann sind auch im Holzring faszikulare und interfaszikulare Abschnitte zu unterscheiden, welche seitlich nebeneinander (auf verschiedenen Radien) liegen und miteinander abwechseln. Dies ist ein bei krautigen Pflanzen ziemlich verbreiteter Fall; unter den Holzgewächsen ist er selten, fast nur auf einige Lianen (z. B. den Weinstock, Fig. 150) beschränkt, und auch hier weniger ausgeprägt. Die faszikularen Kambiumstreifen bilden ein reich differenziertes, aus verschiedenen Geweben bestehendes Holz, in dem u. a. Gefäße nie fehlen; das interfaszikulare Holz hingegen besteht aus einem gleichartigen Gewebe, welches keine Gefäße enthält (Fig. 146B, S. 1251).

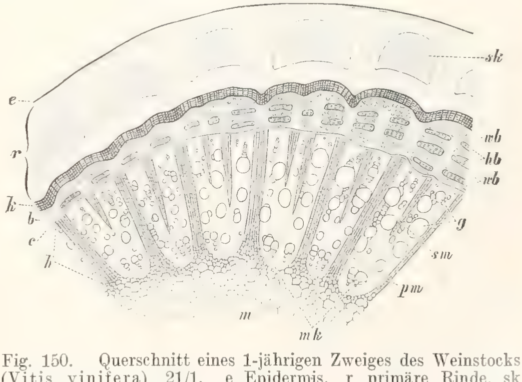


Fig. 150. Querschnitt eines 1-jährigen Zweiges des Weinstocks (Vitis vinifera) 21/1. e Epidermis, r primäre Rinde, sk Sklerenchymstränge in ihr, k Kork, b Bast, wb Weichbast, hb Hartbast, h Holz, g Tracheen, pm primäre, sm sekundäre Markstrahlen, mk Markkrone, m Mark (vgl. die Detailzeichnung in Fig. 172, S. 1274).

sammengesetzt sei. Dieser Fall ist unserem Schema Figur 148 S. 1254 zugrunde gelegt, doch sind dort der Uebersichtlichkeit halber nur acht Leitstränge angenommen und die Markstrahlen (s) noch ziemlich breit dargestellt.

Sind aber die Markstrahlen breit, so wird eine ebenso homogene Beschaffenheit des Holzringes auf komplizierterem Wege erreicht. In den Markstrahlen entstehen durch verschieden gerichtete Längsteilungen kleine Desmogenstränge, welche sich zu Leitsträngen differenzieren; diese kleinen, erst nach Abschluß des Längenwachstums gebildeten stammeigenen Zwischenstränge unterscheiden sich von den Blattspursträngen durch den Mangel dehnbarer Gefäße, manchmal bestehen sie auch nur aus Phloem. Ihr Längsverlauf durch das Internodium ist wellig, so daß sie sich miteinander und mit den benachbarten Blattspursträngen zu einem Netzwerk mit schmalen Maschen vereinigen. Dadurch wird der ursprünglich breite und durch die ganze Länge des Internodiums sich erstreckende Markstrahl in eine größere Zahl schmaler Markstrahlen von beschränkter Höhe zerlegt, es wird also der gleiche Zustand hergestellt, wie wenn die Leitstränge von vornherein zahlreich und dicht gestellt sind. Dieses scheint das häufigste Verhalten zu sein.

Es kommt noch ein weiteres Moment hinzu, welches erheblich dazu beiträgt, den Holzring homogener zu machen. In dem Maße wie die Keile von Faszikularholz mit steigendem Umfang des Holzkörpers an Breite zunehmen, werden im Kambium derselben in später zu besprechender Weise neue Markstrahlen angelegt, welche man im Gegensatz zu den von vornherein vorhandenen primären Markstrahlen als sekundäre Markstrahlen bezeichnet (Fig. 150). Ist ein solcher Markstrahl einmal angelegt, so bleibt er dauernd bestehen und wächst mit dem Holzring in radialer Richtung weiter. Wie also die breiten primären Markstrahlen durch Entstehung von Zwischensträngen in mehrere schmale Markstrahlen zerfallen, ebenso werden andererseits die breiten Keile von Faszikularholz, welche aus den primären Leitsträngen hervorgehen, von einer sukzessive steigenden Zahl von sekundären Markstrahlen durchsetzt und im Querschnitt in schmälere keilförmige Platten zerteilt; und so kommt es, daß Markstrahlen und Faszikularholzplatten auf der ganzen Fläche des Holzquerschnittes in gleichmäßiger Weise miteinander abwechseln (Fig. 148, 149, 150).

Das über den Holzring Gesagte gilt mutatis mutandis auch für den Bastring. An den nämlichen Stellen, wo das Kambium nach innen faszikulares resp. interfaszikulares Holz bildet, produziert es nach außen faszikularen resp. interfaszikularen Bast (Fig. 150 und Fig. 172, S. 1274). Der erstere besteht aus gemischtem Gewebe, in welchem Siebröhren das charakteristische, den Gefäßen des Holzes entsprechende Element darstellen; der interfaszikulare Bast besteht entweder nur aus dünnwandigem Prosenchym oder nur aus Markstrahlenparenchym.

Noch ein paar Worte über das Schicksal des Xylems und Phloems der primären Leitstränge. Dieselben werden durch die Massen sekundären Gewebes, welche sich zwischen sie einlagern, immer weiter auseinandergeschoben, und bald wird ihr ursprünglicher Zusammenhang unkenntlich. Das Schicksal der beiden Teile ist ein verschiedenes. Das primäre Phloem wird nach außen geschoben, es unterliegt stetig zunehmendem radialem Druck und tangentaler Dehnung, es wird daher bald bis zur Unkenntlichkeit plattgedrückt und -gezogen (Fig. 148, S. 1254), und endlich früher oder später durch Borkenbildung abgeworfen. Anders die primären Xylemteile. Diese bleiben an Ort und Stelle und unterliegen keiner Deformation, da alle sekundären Veränderungen außen von ihnen stattfinden; sie ragen an der Innengrenze des Holzringes als keilförmige oder flache Vorsprünge in das Mark hinein (Fig. 146, S. 1251, Fig. 148, S. 1254), und dieses charakteristische Bild bleibt selbst in den ältesten Stämmen (wofern sie nicht durch Verwesung hohl werden) in ihrem Zentrum erhalten. Die Gesamtheit dieser Vorsprünge, welche dem Mark einen mehr oder weniger sternförmigen Umriß erteilt, nennt man die Markkrone.

III. Entstehung des Kambiumringes in der Wurzel. Entsprechend der vom Stengel ganz abweichenden Anordnung der primären Xylem- und Phloemgruppen in der Wurzel geht hier auch die Bildung des Kambiumringes in abweichender Weise vor sich. Zuerst entstehen Streifen von Kambium in der Schicht von Zwischengewebe, welche von innen an die Phloemgruppen grenzt (Figur 138, S. 1245, wo in dieser Schicht eben die ersten tangentalen Zellteilungen eingetreten sind). Diese Streifen entsprechen dem Faszikularkambium der Stengel, sie produzieren faszikulares, gefäßreiches Holz und faszikularen Bast. Der letztere schließt auch hier direkt an das primäre Phloem an, während das faszikulare Holz, im Gegensatz zu dem Verhalten in den Stengeln, in die Zwischenräume zwischen den primären Gefäßgruppen zu liegen kommt und gewöhnlich durch eine oder mehrere Schichten von Zwischengewebe von ihnen getrennt bleibt. Erst später bilden sich durch tangentale Teilungen in den Zellen des Perizykels auch über den Gefäßplatten Kambiumstreifen aus, welche den interfascikularen Kambiumpartien des Stengels gleichwertig sind, und dadurch wird der Kambiumring geschlossen (Fig. 151). Er hat anfänglich eine gewellte Form mit Einbuchtungen unter den Phloemgruppen und Ausbuchtungen über den Gefäßplatten (bei zweistrahligen Wurzeln ist der Kambiumring elliptisch); da aber die Tätigkeit der eingebuchteten, faszikularen Kambiumpartien nicht nur früher beginnt, sondern anfänglich auch intensiver ist als diejenige

der interfaszikularen Partien, so werden die Einbuchtungen bald ausgeglichen und der Kambiumring wird auch in der Wurzel kreisförmig.

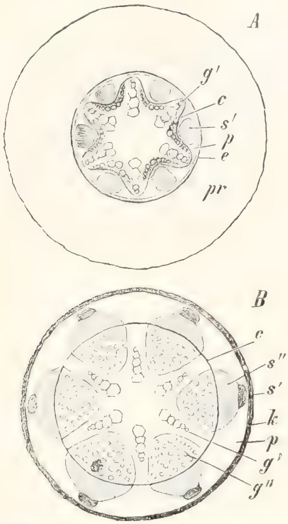


Fig. 151. Schema des Dickenwachstums einer krautigen Dikotylenwurzel. A primärer Zustand kurz nach Beginn der Tätigkeit des Fascikularkambiums, B sekundärer Zustand, nach Abwerfung der primären Rinde. pr primäre Rinde, e Endodermis, p Pericykel, s′ primäres Phloem, c Kambium, g′ primäre Gefäßplatten, s″ fascikularer Bast, g″ fascikulares Holz. Nach Strasburger.

Das von den interfaszikularen Kambiumpartien produzierte Gewebe ist parenchymatisch und entspricht den primären Markstrahlen. Diese gehen also nicht, wie im Stengel, bis zum Mark durch (selbst wenn die Wurzel ein solches enthält), sondern stoßen innen auf die primären Gefäßplatten.

In den Wurzeln vieler krautiger Pflanzen bleiben die keilförmigen faszikularen Partien des Zuwachses dauernd durch mehr oder weniger breite, ununterbrochen längsverlaufende primäre Markstrahlen getrennt, deren Zahl derjenigen der primären Gefäßplatten entspricht; oft bleibt das Markstrahlgewebe auch in seinem Holzteil dauernd dünnwandig und unverholzt, so daß also ein fester Holzring im gewöhnlichen Sinne des Wortes überhaupt nicht zustande kommt (Fig. 152). In den ausdauernden Wurzeln der Holzpflanzen wird hingegen auf ähnlichem Wege wie in ihrem Stengel ein zusammenhängender homogener Holz- und Bastring mit Markstrahlen von beschränkter Höhe gebildet; die faszikularen Abschnitte werden, wie dort, durch sekundäre Markstrahlen zerklüftet, und der Sekundärzuwachs der Wurzel nimmt eine ganz ähnliche Beschaffenheit an wie im Stengel. Holz und Bast einer älteren holzigen Wurzel sind von denen des

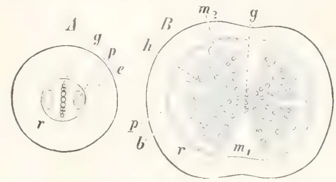


Fig. 152. Querschnitte durch eine Seitenwurzel der Kapuzinerkresse (Tropaeolum majus). A primärer Zustand. Schwach vergrößert. B sekundärer Zustand. 2-mal schwächer vergrößert. r primäre Rinde, e Endodermis, p primäres Phloem, g primäre Gefäßplatte; b Bast, h Holz, m_1 primäre, m_2 sekundäre Markstrahlen. Frei nach van Tieghem.

Stammes und der Aeste derselben Pflanze nicht oder doch nur an gewissen unwesentlichen Differenzen der feineren Struktur zu unterscheiden. Ein bleibendes Merkmal der Wurzel bilden aber die primären Gefäßplatten im Zentrum, welche die Stelle des Markes und der Markkrone der Stengelorgane einnehmen.

IV. Näheres über die Markstrahlen. Markstrahlen fehlen im Sekundärzuwachs nur bei einigen krautigen oder halbstrauchigen Pflanzen mit beschränktem Dickenzuwachs (Fig. 146 B, S. 1251). In der Regel, insbesondere bei allen eigentlichen Holzpflanzen, sind Markstrahlen mehr oder weniger reichlich vorhanden.

Die Markstrahlen setzen sich aus dem Holz durch das Kambium hindurch in den Bast fort. Das ist eine Folge der Tatsache, daß jede Kambiumzelle sowohl nach innen wie nach außen Tochterzellen abscheidet; ist die Beschaffenheit einer gegebenen Kambiumzelle eine solche, daß ihre Tochterzellen parenchymatisch, also Markstrahlgewebe sind, so gilt das in gleicher Weise für die auf beiden Seiten gebildeten Produkte. Jeder Markstrahl besteht demnach aus einem im Holz und einem im Bast verlaufenden Teil, welche man als Holzmarkstrahl und Bastmarkstrahl (kürzer: Holzstrahl und Baststrahl) unterscheiden kann.

Die Gesamtform eines Markstrahls kann man mit einem flachen, zweischneidig zugeschärften Lineal vergleichen, welches in radialer Richtung und auf der Kante stehend in den Holz- und Bastkörper des aufrechten Organs eingesetzt zu denken ist. Die Figur 153

stellt das in etwas schematisierter Weise dar und illustriert, wie sich die Markstrahlen in verschieden gerichteten Durchschnitten präsentieren.

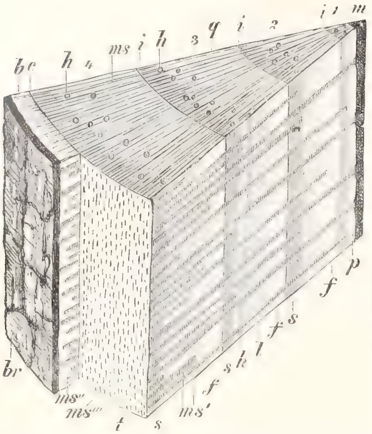


Fig. 153. Stück aus einem 4-jährigen Stamm der Kiefer (Pinus silvestris). Im Winter geschnitten. 6/1. q Querschnitt, l Radialschnitt, t Tangentalfläche. 1, 2, 3, 4 die Jahrringe des Holzes, i ihre Grenzlinien, f Frühholz, s Herbstholz, h Harzgänge; m Mark, c Kambium, b Bast, br Borke, ms, ms′, ms″, ms‴ Markstrahlen in den verschiedenen Ansichten; in der Radialansicht ms′, ms″ lassen sich die bis zum Mark resp. bis zur Borke durchlaufenden primären Markstrahlen gut von den sekundären Markstrahlen verschiedenen Alters unterscheiden. Nach Strasburger.

In Querschnitten durch Holz und Bast bekommt man die Markstrahlen der Länge und Breite nach, aber nicht der Höhe nach zu sehen; sie erscheinen als mehr oder weniger schmale, radial gerichtete Streifen. Im radialen Längsschnitt sieht man statt der Breite der Markstrahlen ihre Höhe, welche stets größer ist als die Breite; sie erscheinen als horizontal verlaufende Bänder. Der Tangentalschnitt endlich zeigt uns die Markstrahlen quer durchschnitten, wir sehen ihre Höhe und Breite zugleich, aber natürlich nicht ihre Länge; sie haben hier die Form aufrecht stehender, beiderseits zugespitzter Spindeln.

Man unterscheidet (ohne scharfe Grenze) große und kleine Markstrahlen. Die großen können mehrere Zentimeter Höhe und bis gegen 1 Millimeter Breite erreichen und bestehen wenigstens im mittleren Teil ihrer Höhe, wo sie am breitesten sind, stets aus vielen (bis über zehn) Zellschichten, sie heißen daher auch vielschichtige Markstrahlen (Fig. 150, S. 1255 und Fig. 172, S. 1274). Die kleinen sind dem bloßen Auge nicht oder eben noch unterscheidbar; sie bestehen der Breite nach nur aus wenigen (zwei bis drei) oder selbst nur aus einer Zellschicht (Fig. 149, S. 1255, Fig. 167, S. 1268), und besonders kleine Markstrahlen sind manchmal auch nur ein bis zwei Zellen hoch (Fig. 169, S. 1269). Im extremen Fall kann also ein Markstrahl nur aus einer einzigen Radialreihe von Zellen bestehen.

Die primären Markstrahlen sind meist größer (sowohl höher wie breiter) als die sekundären, und wo Markstrahlen von erheblich verschiedener Größe nebeneinander vorkommen, sind gewöhnlich die großen primär, die kleinen sekundär. Das trifft jedoch nicht immer zu, und z. B. bei der Kiefer, welcher die Figur 153 entnommen ist, besteht in dieser Hinsicht kein Unterschied zwischen primären und sekundären Markstrahlen. Stets hingegen sind die primären Markstrahlen dadurch ausgezeichnet, daß sie durch den ganzen Dickenzuwachs, vom Mark (resp. in Wurzeln von den primären Gefäßplatten im Zentrum) bis zur primären Rinde verlaufen. Bei den sekundären Markstrahlen ist das nicht der Fall, sie erstrecken sich vom Kambium aus beiderseits nur auf begrenzte Entfernung in das Holz und den Bast hinein und endigen in beiden blind. Das ist die notwendige Folge davon, daß sie erst nachträglich entstanden sind, nachdem die Stelle des Kambiums, welche sie erzeugt, vorher bereits eine gewisse Menge faszikuläres Holz und Bast gebildet hatte. Je später die sekundären Markstrahlen angelegt wurden, um so kürzer sind sie, und daran, in welcher Entfernung von dem Kambium sie aufhören, läßt sich die Reihenfolge ihrer Entstehung erkennen (Fig. 150, S. 1255, Fig. 152, S. 1257). Da mit steigender Verdickung immer neue sekundäre Markstrahlen angelegt werden, so ist ihre Zahl in einem Umkreis um so größer, je näher dieser dem Kambium liegt, sie steigt also im Holzkörper von innen nach außen, im Bastring von außen nach innen. Die Zahl der Markstrahlen pro Flächeneinheit des Querschnitts ist an allen Stellen des Holzkörpers ungefähr die gleiche.

V. Das Kambium. Das Kambium besteht, wie alle Meristeme, aus plasmareichen Zellen mit einem Zellkern, welcher, der Form der Zellen entsprechend, langgestreckt ist. Die Zellen haben die Form längsgestreckter, an beiden Enden zugeschärfter, in radialer Richtung mehr oder weniger stark abgeplatteter Tafeln; die Zuschärfung ist gewöhnlich einseitig, meißelförmig, seltener zweiseitig, dachförmig; die zuschärfenden Endflächen sind radial gerichtet, weshalb man die Zuspitzung nur im Tangentalschnitt sieht,

während im Radialschnitt die Zellen stumpf erscheinen. Unser Schema Figur 154 stellt die Formen der Kambiumzellen körperlich dar (nur sind die Zellen gewöhnlich relativ länger als gezeichnet), und zeigt ihr Aussehen in den drei Durchschnitten.

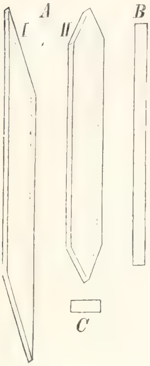


Fig. 154. Schematische Darstellung der Form der Kambiumzellen. A, I und II die zwei vorkommenden Formen körperlich, die Breitseite (Tangentalfläche) zeigend, B Radialschnitt, C Querschnitt.

Die Membran ist unverholzt und weich, aber von auffallend ungleichmäßiger Dicke (vgl. Fig. 156, S. 1260). Die tangentalen Wände, welche bei den Teilungen jedesmal neu eingeschaltet werden, sind dünn, um so dünner je jünger sie sind, bis zu äußerster Zartheit bei den soeben entstandenen. Die radialen Wände hingegen sind ziemlich dick; sie enthalten eine Art Reserve für die fortwährende Dehnung in radialer Richtung, der sie unterliegen, und in der Tat sieht man sie von der mittleren, jüngsten Kambiumschicht aus nach beiden Seiten zunächst merklich an Dicke abnehmen.

Es wurde schon erwähnt, daß die Kambiumzellen in radialer Richtung wachsen und nach Maßgabe ihres Wachstums sich tangental teilen, wobei sie nach außen Bastzellen, nach innen Holzzellen produzieren. Da es nicht ganz leicht ist, sich von diesem Verhalten eine ganz klare Vorstellung zu machen, so fügen wir hier das möglichst einfach gehaltene Schema Figur 155 bei; es geht von einer einzelnen Kambiumzelle aus, die zwischen der Holzzelle x und der Bastzelle r liegt und eben ihren maximalen Radialdurchmesser erreicht hat, und zeigt anschaulich, wie aus dieser Zelle in vier sukzessiven Teilungsschritten abwechselnd die neuen Holzzellen x_1 x_2 und die neuen Bastzellen r_1 r_2 hervorgehen, während die (durch Schraffierung hervorgehobene) Kambiumzelle sich immer wieder regeneriert und scheinbar unverändert bleibt.

Man sieht wie von den zwei Tochterzellen einmal die innere zur Holzzelle, die äußere wieder zur Kambiumzelle wird, bei der folgenden Teilung aber die äußere Tochterzelle zur Bastzelle wird, während die innere eine Kambiumzelle bleibt. Man sieht ferner, wie die neugebildeten Holz- und Bastzellen eine nach der anderen zwischen das Kambium und die ursprünglich vorhandenen Holz- und Bastzellen eingeschaltet werden. Das Schema zeigt zugleich auch die mit der Kambiumtätigkeit verbundenen Verschiebungen: während die Holzzelle x an ihrem ursprünglichen Ort verbleibt (und ebenso die beiden neugebildeten Holzzellen), ist die Kambiumzelle von dem Stadium Ia bis zum Stadium Va beträchtlich nach außen gerückt, nämlich um den radialen Durchmesser der beiden neu eingeschalteten Holzzellen; noch stärker, nämlich um den radialen Durchmesser aller vier neugebildeten Zellen, ist die Bastzelle r nach außen geschoben worden. Auf die Konsequenzen dieser Verschiebungen kommen wir später zurück.

Im obigen Schema sind der Vereinfachung halber mehrere Voraussetzungen gemacht, welche in Wirklichkeit nicht zutreffen. Erstens ist angenommen, daß bei den sukzessiven Teilungen der Kambiumzelle abwechselnd je eine Holz- und eine Bastzelle abgeteilt wird. Wir wissen aber bereits, daß das Kambium normalerweise erheblich mehr Holz

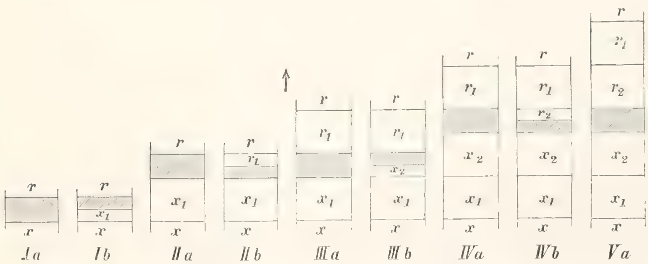


Fig. 155. Schema der Teilungsfolge einer Kambiumszelle, im Querschnitt; die Kambiuminitiale schraffiert; ↑ die Richtung zur Peripherie des Organs. x, x_1, x_2 junge Holzzellen, r, r_1, r_2 junge Bastzellen. Die mit a bezeichneten Stadien unmittelbar vor, die mit b bezeichneten unmittelbar nach einer Tangentalteilung der Initialzelle.

als Bast produziert; in Wirklichkeit ist denn auch die Bildungsfolge von Holz- und Bastzellen nicht regelmäßig alternierend, sondern es werden nach einer Bastzelle durchschnittlich zwei bis drei oder selbst mehr Holzzellen gebildet und dann erst wieder eine Bastzelle.

Zweitens wurde in unserem Schema angenommen, daß die jungen Holz- und Bastelemente ohne weiteres, nur nach einem gewissen Wachstum in radialer Richtung, zu Dauerzellen werden. Das ist in Wirklichkeit meist nicht der Fall, vielmehr teilen sich die von der Kambiumzelle abgetrennten Zellen ihrerseits durch eine tangentale Wand in je zwei Tochterzellen (Fig. 156), und von nur annähernde Schlüsse. In der in Figur 156 dargestellten Radialreihe kann nur eine von den Zellen b_1, i, h_1' und h_1'' die Initiale sein; am wahrscheinlichsten ist es die Zelle i, und auf Grund dieser Annahme sind die übrigen als Jungholzzellen h_1, h_2, h_3 und Jungbastzellen b_1, b_2, b_3 bezeichnet (davon nur die jüngste Jungbastzelle b_1 noch nicht weiter geteilt).

Oben sahen wir, wie durch die zunehmende Produktion von Holzelementen das Kambium immer weiter nach außen geschoben wird; dementsprechend nimmt natürlich auch der Umfang des Kambiumringes stetig zu. Die Kambiumzellen wachsen also nicht nur, wie wir bisher annahmen, in radialer Richtung, sondern allmählich auch in tangentaler Richtung, und ebenso ist auch der tangentale Durchmesser der von ihm gebildeten Holz- und Bastelemente um so größer, je später

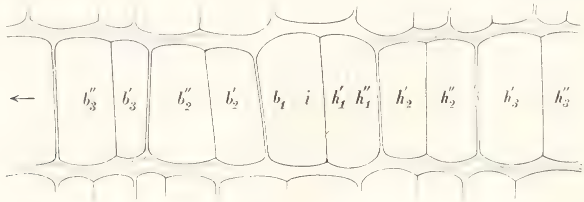


Fig. 156. Eine Radialreihe der Kambiumzone aus dem Stamm von Pinus silvestris 650/1. ← die Richtung zur Stammperipherie. i die vermutliche Kambiuminitiale; h_1, h_2, h_3 und b_1, b_2, b_3 die sukzessive abgeteilten Holz- und Bastmutterzellen, alle mit Ausnahme der jüngsten (b_1) schon in je 2 Tochterzellen (h_1', h_1'' usw.) geteilt. Frei nach Sanio.

diesen kann sich die eine oder auch beide nochmals in gleicher Weise teilen; jedes Segment der Kambiumzelle gibt also nicht einer, sondern drei bis vier Holz- oder Bastzellen den Ursprung.

Diese noch in radialem Wachstum und tangentaler Teilung begriffenen Zellen, Jungholz und Jungbast genannt, haben den meristematischen Charakter mit der Kambiumzelle gemeinsam und sehen ihr sehr ähnlich. In einem queren oder radialen Durchschnitt durch das tätige Kambium sehen wir also (Fig. 167, S. 1268) nicht eine einzige Schicht, sondern mehrere Schichten von Meristem, welches nach außen und innen allmählich in das ausgebildete Dauergewebe übergeht, und man bezeichnet dieses ganze Meristem als die Kambiumzone, da es nicht ohne weiteres deutlich ist, welche von den Schichten das eigentliche Kambium ist. Theoretisch ist nicht zu bezweifeln, daß in jeder Radialreihe der Kambiumzone nur eine Zelle die Fähigkeit hat unbegrenzt zu wachsen und sich zu vermehren; dies ist die Initiale der betreffenden Radialreihe, während die übrigen Zellen ihre Segmente und deren Teilungsprodukte sind. Aber feststellen, welche von den Zellen einer gegebenen Radialreihe die Initiale ist, können wir — da ja die Teilungen an Schnitten nicht mehr stattfinden — nur indirekt, auf Grund sorgfältiger Vergleichung des Durchmessers der Zellen und des aus ihrer Dicke und den Brechungen der Radialwand zu erschließenden Alters der Tangentalwände; und dieses Verfahren erlaubt sie entstehen; im Holz wächst die Breite der Radialreihen von innen nach außen (entsprechend dem nach außen zunehmenden Abstand der Radien), im Bast umgekehrt von außen nach innen, da hier die innersten Zellen die jüngsten sind. Dieser Breitenzunahme ist aber eine Grenze gesetzt; von Zeit zu Zeit teilt sich nämlich eine Kambiuminitiale durch eine radiale Wand in zwei Zellen, und jede von diesen produziert nun Zellen, die nur halb so breit sind wie die unmittelbar vor der Radialteilung gebildeten. Solche Teilungen der Kambiuminitialen treten einzeln an verschiedenen Stellen des Umkreises ein, und zwar in solcher Häufigkeit, daß die durchschnittliche Breite aller Kambiumzellen ungefähr die gleiche bleibt. Verfolgen wir im Querschnitt durch ein Holz mit nicht zu sehr gestörter Radialreihung eine Radialreihe von innen nach außen, so sehen wir sie allmählich an Breite zunehmen; hat sie ungefähr das Doppelte der ursprünglichen Breite erreicht, so zerfällt sie plötzlich in zwei schmälere Radialreihen, und mit diesen geschieht weiter nach außen wiederum dasselbe; so nimmt im Holz die Zahl der Radialreihen nach der Peripherie hin zu, proportional der Verlängerung des Radius (in Figur 149, S. 1255, ist diese Verdoppelung der Radialreihen an mehreren Stellen, besonders im inneren Teil des Holzringes zu sehen). Im Bast hingegen nimmt die Zahl der Radialreihen umgekehrt von außen nach innen zu.

Wir haben bisher nur das Faszikularkambium berücksichtigt, dessen Zellen prosenchymatische, längsgestreckte Form

haben und dementsprechend auch längsgestreckte Produkte bilden. Ganz anders geformt sind die Zellen derjenigen Kambiumpartien, durch deren Tätigkeit die Markstrahlen wachsen, des Markstrahlkambiums. Es sind, entsprechend der Form ihrer Produkte, mehr oder weniger niedrige, parenchymatische Zellen mit horizontalen Querwänden; nur die Zellen, welche den Markstrahl oben und unten abschließen, sind am einen Ende keilförmig zugeschärft. Ein Markstrahl sieht also im tangentalen Durchschnitt durch das Kambium ganz ebenso aus wie anderwärts (Fig. 157).

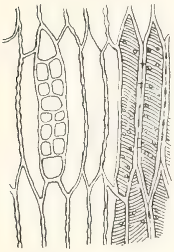


Fig. 157. Tangentalschnitt durch Kambium und (rechts) Herbtsholz eines Zweiges des Goldregens (Cytisus Laburnum), im Winter geschnitten. Im Kambium ist die Initialgruppe eines Markstrahles getroffen. 145/1. Nach de Bary.

Bei der Entstehung eines sekundären Markstrahls findet zunächst im Kambium die Umbildung einer oder mehrerer Kambiuminitialen oder — wenn es sich um einen großen Markstrahl handelt — einer ganzen Gruppe solcher in Markstrahlkambium statt. Die betreffenden gestreckten Kambiumzellen fächern sich durch Querwände und eventuell auch durch radiale Längswände in eine oder mehrere Reihen kurzer parenchymatischer Zellen; ist das einmal geschehen, so können diese Zellen in alle Ewigkeit nur noch Markstrahlgewebe produzieren. In Figur 157 sieht man im tangentalen Durchschnitt des Kambiums die Initialgruppe eines kleinen sekundären Markstrahls, der es ganz deutlich anzusehen ist, wie sie durch Quer- und Längsteilungen aus einer prosenchymatischen Kambiumzelle entstanden ist.

Bei der Bildung sehr kleiner, nur wenige Zellen oder gar nur 1 bis 2 Zellen hoher einreihiger Markstrahlen wird nicht eine ganze Kambiuminitiale verbraucht, sondern es wird zunächst von ihr durch eine schräg gerichtete oder plankonvexe Wand ein größeres oder kleineres Stück abgeschnitten und dieses zerfällt dann eventuell noch durch Querteilungen in eine kurze Zellreihe.

Da die Markstrahlzellen der meisten Pflanzen radial mehr oder weniger gestreckt sind und in dieser Richtung mehrmals länger zu sein pflegen als alle übrigen Elemente des Sekundärzuwachses, so müssen die Markstrahlinitialen sich seltener tangental teilen als die übrigen Kambiuminitialen und folglich ebenfalls radial mehr gestreckt sein. An Quer- und Radialschnitten hebt sich daher das Markstrahlkambium durch die abweichende Form seiner Zellen auffallend von den radial abgeplatteten Zellen der übrigen Kambiumzone ab (Fig. 167, S. 1268, Fig. 172, S. 1274). Oft sieht es so aus, als ob der Markstrahl überhaupt keine Initialen im Kambium habe, sondern die Kambiumzone unverändert durchsetze; in Wirklichkeit sind jedoch diejenigen Zellen eines Markstrahls, welche die Kambiumzone durchqueren, allein durch die Fähigkeit ausgezeichnet, in radialer Richtung zu wachsen und sich durch ab und zu stattfindende tangentale Teilungen zu vermehren; sie haben also ebenfalls meristematischen Charakter und unterscheiden sich nur graduell von den übrigen Kambiuminitialen.

Literatur. *Siehe die in den Kapiteln* 5, 10, 11, 13 *genannten Werke.*

13. Das Holz.

I. Die Gewebearten: 1. Holzgefäße, 2. Holzfasern, 3. Holzparenchym, 4. Markstrahlparenchym. II. Verbreitung und Anordnung der Gewebearten. III. Jahrringe. IV. Splint- und Kernholz.

I. Die Gewebearten. Der Holzring oder Holzkörper vereinigt in sich drei verschiedene Funktionen, von denen keine gegenüber den anderen in den Vordergrund tritt, da alle von gleicher Wichtigkeit sind: die Wasserleitung aus den Wurzeln zu dem transpirierenden Laub, die Festigung gegen longitudinalen Druck und zugleich gegen Biegung (vgl. S. 1190) und die Speicherung von organischen Reservestoffen. Diese drei Funktionen verteilen sich meist auf drei auch anatomisch verschieden ausgebildete Gewebegruppen oder Systeme, nämlich: 1. das wasserleitende System oder die Gefäße, 2. das festigende System oder die Sklerenchymfasern (Holzfasern), 3. das speichernde System oder das Holzparenchym. Diesen drei Gewebesystemen, aus denen sich das Faszikularholz zusammensetzt, reiht sich noch 4. das Gewebe der Markstrahlen an, welches funktionell wie anatomisch dem Holzparenchym nahe steht, sich aber davon in gewissen Hinsichten unterscheidet.

Die Grenze zwischen den genannten Gewebesystemen des Holzes ist jedoch nicht ganz scharf gezogen, vielmehr findet sich zwischen ihnen eine Reihe vermittelnder Uebergänge, nämlich Gewebe, welche die Funktionen und anatomischen Charaktere je zweier Systeme in verschiedenem Grade in sich vereinigen. Wir wollen gleich hervorheben, daß an der Festigung in typischen

Hölzern ihre sämtlichen Elemente in gewissem Grade teilnehmen, indem alle ohne Ausnahme eine verholzte und etwas verdickte Membran haben; während aber bei den anderen Geweben des Holzes die Festigung nur Nebenfunktion ist, ist sie bei dem Holzsklerenchym die hauptsächliche und im typischen Fall die alleinige Funktion.

Nur selten kommen im Holz außerdem auch Exkretbehälter vor; so finden sich Harzgänge bei vielen Koniferen (Fig. 153, S. 1258, Fig. 166 S. 1267), Kristallbehälter sind besonders unter den Leguminosen verbreitet (Fig. 168, S. 1269). Diese unwesentlichen und gewissermaßen zufälligen (obwohl für die Spezies konstanten) Bestandteile des Holzes werden wir nicht weiter berücksichtigen.

1. **Die Holzgefäße.** Die Holzgefäße sind ausschließlich nicht-dehnbare Netz- und Tüpfelgefäße; bei den Holzgewächsen finden sich meist nur die letzteren (mit Einschluß der Treppengefäße). Das gemeinsame Merkmal dieses Gewebesystems im Gegensatz zu den anderen Geweben des Holzes bilden die behöften Tüpfel (vgl. S. 1176/7), welche jedoch in der nämlichen Gefäßzelle lokal ungleich verteilt und verschieden ausgebildet sind, je nachdem an was für Elemente das Gefäß grenzt. In den Wänden, welche zweien Gefäßzellen gemeinsam sind, finden sich zweiseitige Hoftüpfel, meist sehr dicht gedrängt (Fig. 44, S. 1177, Fig. 47, S. 1181). Wo ein Gefäß an lebende parenchymatische Zellen (Holzparenchym oder Markstrahlzellen) grenzt, sind Tüpfel meist ebenfalls reichlich vorhanden, sie sind hier aber einseitig behöft, mit schwach entwickelter Hofwölbung und breiter Mündung. An den Grenzflächen gegen Sklerenchym fehlen endlich Tüpfel meist ganz und die Gefäßwand ist hier glatt. Bei regelmäßiger Anordnung der Gewebearten können demnach die Gefäße in verschieden gerichteten Schnitten ein ganz verschiedenes Bild darbieten, je nachdem ob glatte, zweiseitig oder einseitig behöft getüpfelte Wände derselben zur Ansicht gelangen.

In manchen Hölzern (z. B. bei der Linde, dem Ahorn, Weinstock, der Eibe) sind die Tüpfelgefäße überdies sämtlich oder teilweise mit Spiral- oder Ringfasern versehen, welche über alle, auch die ungetüpfelten Längswände verlaufen (Fig. 158). Solche Gefäße sind nicht mit den Spiral- oder Ringgefäßen zu verwechseln, welche auch bei diesen Pflanzen auf das primäre Xylem beschränkt sind. Während nämlich bei den Spiral- und Ringgefäßen die Verdickungsleisten direkt der dünnen Primärmembran aufsitzen und die Zwischenräume zwischen ihnen nichts anderes als eigentümlich geformte Hoftüpfel sind (vgl. S. 1179), sind die Spiral- oder Ringfasern der Tüpfelgefäße des Holzes nur oberflächliche, lokale Vorsprünge der verdickten Sekundärmembran, welche auch über die Wölbungen der Hoftüpfel hinweg verlaufen können (Fig. 158).

Die Holzgefäße zerfallen in Tracheen und Tracheiden (vgl. S. 1180/1; Fig. 47, Fig. 158); je nach der Pflanzenspecies enthält das Holz nur die einen oder nur die anderen oder beide nebeneinander.

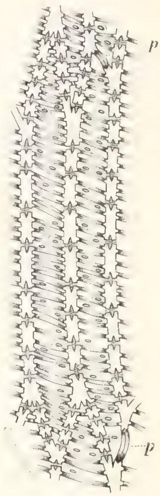


Fig. 158. Aus dem Tangentalschnitt des Holzes von Cytisus Laburnum. Zwei Holzgefäße mit elliptischen Hoftüpfeln und Spiralfasern, median durchschnitten. Das linke Gefäß ist eine Tracheide, das rechte eine enge Trachee mit runden Poren pp in den Endwänden. — Die Spiralfasern sind in der Reproduktion zu breit geraten. — Frei nach Haberlandt.

Die Tracheen sind die einzigen Holzelemente, welche während ihrer Entwickelung aus den Jungholzzellen erheblich in die Breite wachsen (nicht nur in radialer, sondern auch in tangentaler Richtung); sie unterscheiden sich daher von allen übrigen Elementen meist ohne weiteres durch ihren größeren Querdurchmesser und sind dadurch besonders auffällig (Fig. 150, S. 1155; Fig. 168, S. 1269). Ein Längenwachstum der Jungholzzellen findet hingegen bei ihrer Ausbildung zu Tracheen nicht oder doch nur in relativ geringem Grade statt; deshalb sind die einzelnen Glieder der Tracheen zugleich, nächst den Markstrahlzellen und dem Holzparenchym, die kürzesten Elemente des Holzes. — Man kann zwei Abarten der Holztracheen unterscheiden, welche zwar durch Uebergänge verbunden sind, aber in gewissen Hölzern ziemlich unvermittelt nebeneinander vorkommen, nämlich:

Die weiten Tracheen (Fig. 47 I, S. 1180) sind durch ihren sehr großen Querdurchmesser ausgezeichnet, welcher den der übrigen Holzelemente um das Vielfache übertrifft; bei einigen Pflanzen, unter unseren Holzgewächsen besonders bei der Eiche, erreicht ihr Durchmesser ein geradezu riesiges Maß, so daß die weiten Tracheen schon mit bloßem Auge als ziemlich grobe Poren im Holz sichtbar sind. Dagegen sind die Glieder kurz,

und bei besonders großem Querdurchmesser kann ihre Länge sogar erheblich geringer sein als dieser. Eine Folge des starken Breitenwachstums bei mangelndem Längenwachstum ist, daß die Querwände viel weniger geneigt sind als in den Kambiumzellen und sich der horizontalen Stellung nähern.

Die engen Tracheen (Fig. 47 II, S. 1180) übertreffen die übrigen Elemente des Holzes nicht oder nur mäßig an Weite; dagegen sind ihre Glieder länger und die Querwände stärker geneigt als bei den weiten Tracheen. Sie sind also ein weniger eigenartiges Element als diese und vermitteln den Uebergang von ihnen zu den Tracheiden.

Die typischen Holztracheiden (im Gegensatz zu den gleich zu besprechenden Fasertracheiden auch Gefäßtracheiden genannt) sind bis auf die fehlende Perforation der Querwände den engen Tracheen ganz ähnlich beschaffen (Fig. 158) und unterscheiden sich von ihnen allenfalls nur durch noch kleineren Querdurchmesser, noch etwas größere Länge und stärkere Zuschärfung der Enden.

Es gibt aber ferner Tracheiden, welche sich in bezug auf Zellform, Membranverdickung und Tüpfelung mehr oder weniger dem Sklerenchym nähern und Uebergänge zu ihm darstellen; solche nennt man Fasertracheiden. Hierher gehören z. B. die Tracheiden der Nadelhölzer (Fig. 159 I). Dieselben haben zwar große Hoftüpfel (welche aber an den Längswänden nicht so dicht gestellt sind wie bei typischen Gefäßen und an den tangentalen Wänden meist ganz fehlen) und dicht getüpfelte meißelförmig sich zuschärfende Endflächen; diese sind radial gerichtet (wie im Kambium), so daß die Zuschärfung nur im Tangentalschnitt zu sehen ist. Aber die Zellen erreichen eine für Holzelemente extreme Länge (bis zu 4 mm, das ist mehr als selbst bei den typischen Holzfasern vorkommt), und die zuschärfenden Endflächen sind so stark geneigt, daß sie sich von den radialen Längswänden kaum abheben. Die Zellen sind bald ziemlich dünnwandig, mit relativ geräumigem Lumen (Fig. 159 I), und gleichen darin den Tracheiden, bald stärker, bis fast zum Schwund des Lumens verdickt, in welch letzterem Fall sie fast nur noch als festigende Elemente in Betracht kommen können. — Den Holzfasern noch viel näher stehen solche Fasertracheiden, wie die in Fig. 159 II abgebildete; sie unterscheiden sich von den typischen Holzfasern nur darin, daß ihre Spaltentüpfel einen kleinen runden Hof haben, sie werden denn auch von den meisten Autoren zu den Holzfasern gerechnet und behöft getüpfelte Holzfasern genannt.

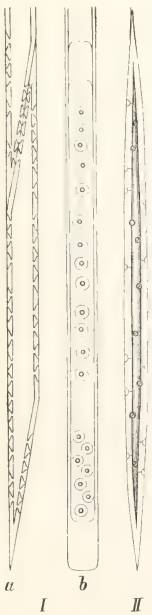


Fig. 159. Schemata von Fasertracheiden. I eine Fasertracheide des Koniferentypus (oben ein Teil einer zweiten ebensolchen); a im Tangentalschnitt, b in der Radialansicht (man denke sich a so um 90° gedreht, daß die rechte Wand dem Beschauer zugekehrt ist). II eine holzfaserähnliche Fasertracheide; die winzigen Hoftüpfel sowohl in der Aufsicht wie im optischen Durchschnitt dargestellt. — Alle Figuren aus Raumrücksichten relativ zu kurz gezeichnet.

2. Die typischen Sklerenchymfasern des Holzes oder Holzfasern. Die typischen Sklerenchymfasern (Fig. 160), auch Libriform genannt, haben als charakteristisches anatomisches Merkmal die schräg gerichteten, schmal spaltenförmigen, unbehöften Tüpfel; die Tüpfelung ist hier außerdem viel spärlicher als bei allen anderen Holzelementen. Sie zeichnen sich ferner durch die schmale Spindelform der Zellen aus, welche nicht meißelförmig zugeschärft, sondern allseitig, nadelförmig zugespitzt sind; dies wird dadurch erreicht, daß sie im jungen Zustande ein bedeutendes Spitzenwachstum erfahren, wobei die Enden der Zellen benachbarter Etagen, aufeinander gleitend und gewissermaßen aneinander vorbeiwachsend, immer tiefer zwischen einander eindringen (wie in Figur 161 schematisch illustriert). Dank diesem Spitzenwachstum werden die Holzfasern mehrmal bis vielmal länger als die sie erzeugenden Kambiumzellen, nämlich bis ca. 1½ mm lang. Sie sind bei weitem die längsten Elemente des Holzes (von den oben erwähnten Fasertracheiden abgesehen), haben aber zugleich den kleinsten Querdurchmesser (wenn sie nahe der Spitze durchschnitten sind, erscheinen sie als ganz winzige Zellchen ohne oder nur mit punktförmigem Lumen), und sind im Querschnitt meist regellos angeordnet; wie das alles sich als Folge des Spitzenwachstums ergibt, kann man aus dem Schema Figur 161 verstehen.

Der Grad der Membranverdickung der Holzfasern, von welchem (neben ihrer relativen Menge) die Härte des Holzes abhängt, ist verschieden, und man kann hiernach weiche und harte Hölzer unterscheiden. Bei

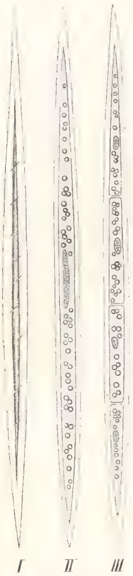


Fig. 160.

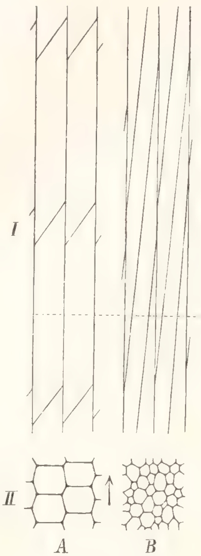


Fig. 161.

Fig. 160. Schemata von Holzfasern: I tote, II lebende, schwach verdickte, III gefächerte Holzfaser. Die Spaltentüpfel in II, III nur im optischen Durchschnitt, in I auch in der Aufsicht dargestellt. Alle Fasern relativ zu kurz gezeichnet.

Fig. 161. Schematische Darstellung des Spitzenwachstums der Holzfasern. A junger, B ausgewachsener Zustand, I im Längsschnitt (relativ zu kurz dargestellt), II im Querschnitt in der punktierten Linie von I.

den weichen Hölzern (Linde, Pappel u. a.) sind die Holzfasern nicht oder kaum stärker verdickt als die übrigen Elemente (Fig. 167, S. 1268); bei den harten Hölzern (Eiche, Akazie u. a.) sind sie wesentlich stärker verdickt, und zwar tritt die Verdickungsmasse gewöhnlich in Form einer besonderen inneren Membranschale auf, welche den anderen Elementen fehlt (Fig. 168, S. 1269), daher heben sich die Holzfasern auch in Querschnitten auffallend von dem übrigen Gewebe ab.

Die Holzfasern sind im völlig ausgebildeten Zustande gewöhnlich abgestorben (tote Holzfasern, Fig. 160 I); bei stark verdickten Fasern mit engem Lumen ist das stets der Fall. Die schwächer verdickten, relativ weitlumigen Holzfasern mancher Pflanzen können aber auch lange ihr lebendes Protoplasma behalten (lebende Holzfasern, Fig. 160 II); in solchem Fall vermögen sie Stärke oder Oel zu bilden, sie dienen also außer der Festigung auch der Stoffspeicherung und sind physiologisch schon als ein Uebergang zum folgenden Gewebesystem, dem Holzparenchym, anzusehen.

Einen weiteren Schritt der Annäherung an dieses repräsentieren die gefächerten Holzfasern (Fig. 160 III). Sie sind ebenfalls nur mäßig verdickt, lebend und speichern Reservestoffe auf; dazu kommt aber noch, daß nach Vollendung des Wachstums und der Membranverdickung die Faser durch eine oder meist mehrere Querwände in eine Reihe von gestreckt-parenchymatischen Zellen zerfällt. Diese nachträglich gebildeten Querwände sind bedeutend dünner als die ursprüngliche, gemeinsame Membran, und heben sich dadurch deutlich von ihr ab, so daß der Charakter einer einheitlichen Faser doch gewahrt bleibt. Eine gefächerte Holzfaser ist also ein Zwitterding: eine Faser, welche eine Längsreihe von parenchymatischen Zellen einschließt, und sie vereinigt in sich die Charaktere der Holzfasern und des Holzparenchyms in gleichem Grade.

3. Das Holzparenchym. Das Holzparenchym (Fig. 162 I) besteht aus lebenden Zellen von mehr oder weniger gestreckt parenchymatischer Form, deren mäßig verdickte Membran mit einfachen, rundlichen Tüpfeln versehen ist. Wo das Holzparenchym an seinesgleichen oder überhaupt an lebende Elemente grenzt, sind diese Tüpfel zahlreich, aber ziemlich klein; an der Grenze gegen Gefäße sind sie erheblich größer und nur durch ein zartes Gitterwerk verdickter Membranstreifen voneinander getrennt (es sind das die einseitigen Hoftüpfel, welche auf der Holzparenchymseite einfach, auf der Gefäßseite aber schwach behöft sind); nur die an tote Holzfasern grenzenden Wände sind spärlich und klein getüpfelt oder selbst ganz glatt. Die Zellen enthalten mehr oder weniger reichlich Reservestoffe, welche wesentlich aus Stärkekörnern bestehen; bei gewissen Holzpflanzen verschwindet aber die Stärke im Winter und wird in Zucker und Oel umgewandelt. Das Holzparenchym entsteht aus den Jungholzzellen, indem dieselben, ohne in die Länge zu wachsen, sich durch Querwände in mehrere Zellen teilen; diese Entstehung kommt auch im ausgebildeten Zustand darin zum Ausdruck, daß das Holzparenchym aus kurzen Längsreihen von Zellen besteht, deren äußerste zugeschärfte Enden haben (in Tangentalschnitten zu sehen); diese Reihen sind ungefähr von derselben Länge wie die Kambiumzellen.

Von einer gefächerten Holzfaser ist eine solche Holzparenchymreihe, abgesehen von ihrer meist viel geringeren Länge und schwächeren Zuspitzung, auch darin verschieden, daß hier die Längswände sich erst nach erfolgter Querteilung, also gleichzeitig mit den Querwänden verdicken; alle Wände der Parenchymzellen sind also in gleichem Grade verdickt, und eine der ganzen Längsreihe gemeinsame Hüllmembran fehlt.

Bei manchen Pflanzen finden sich im Holz Elemente, welche im übrigen völlig dem Holzparenchym gleichen, aber sich dadurch auszeichnen, daß bei ihrer Entwickelung die Querteilungen unterbleiben; man hat sie (nicht sehr treffend) Ersatzfasern genannt. Die Ersatzfasern entsprechen jede einer Holzparenchymreihe und haben die Länge und Form einer solchen (Fig. 162 II). Sie sind funktionell dem Holzparenchym gleichwertig, bilden aber anatomisch wegen ihrer prosenchymatischen Form einen Uebergang von diesem zu den lebenden Holz-

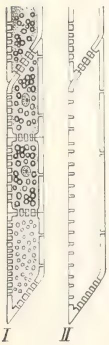


Fig. 162.

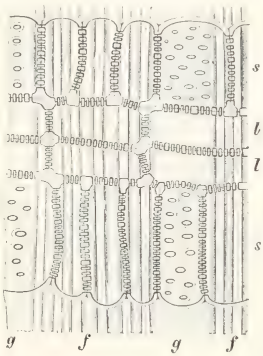


Fig. 163.

Fig. 162. Schemata von Elementen des parenchymatischen Systems, im Tangentalschnitt (relativ zu kurz dargestellt). I eine Reihe von Holzparenchymzellen, II eine Ersatzfaser; oben ein Stück einer gleichnamigen Zelle angrenzend. Bezüglich der Tüpfelung ist angenommen, daß links I an gleichnamige Zellen, II an ein Gefäß grenzt, während rechts beide an Holzfasern grenzen. In der unteren Zelle von I ist der Zellinhalt herausgefallen gedacht und die Hinterwand mit den Tüpfeln in Aufsicht dargestellt; in den übrigen Zellen von I ist der Inhalt (mit Zellkern und Stärkekörnern) eingetragen.

Fig. 163. Radialschnitt durch das Holz der Bruchweide (Salix fragilis). 350/1. Halbschematisch. Gefäße gg und Holzfasern ff sind von einem 4 Zellreihen hohen Markstrahl überlagert; ss stehende, ll liegende Markstrahlzellen. In den gemeinsamen Wänden der ersteren und der Gefäße zahlreiche einseitig behöfte Tüpfel; zwischen den Markstrahlzellen untereinander viel kleinere, einfache Tüpfel; zwischen Markstrahlzellen und Holzfasern keine Tüpfel. Frei nach Kny.

fasern. Bei gewissen Pflanzen ersetzen sie gewissermaßen das fehlende Holzparenchym (daher der Name); bei anderen finden sie sich neben ihm.

4. **Das Markstrahlparenchym.** Das Markstrahlparenchym dient als Speichergewebe für Reservestoffe, gleich dem Holzparenchym, und ist in mancher Hinsicht ebenso gebaut wie dieses, insbesondere ist die Tüpfelung die gleiche. Auch die Form der Zellen ist ungefähr dieselbe, aber mit dem wichtigen Unterschied, daß die Markstrahlzellen (wenigstens zum Teil, s. weiter unten) nicht in der Längsrichtung sondern in radialer Richtung (parallel der Richtung des ganzen Markstrahls) gestreckt sind; sie gleichen horizontal gelegten Holzparenchymzellen. Diese radial gestreckte Form der Zellen unterscheidet das Markstrahlparenchym von allen übrigen Elementen des Holzes, deren Hauptachse stets längsgerichtet ist. Sie ist der äußere Ausdruck einer besonderen Funktion, welche den Markstrahlen neben der Stoffspeicherung zukommt, das ist die Stoffleitung in radialer Richtung. Die Markstrahlen sind die Bahnen, welche den Bast mit dem Holz verbinden und durch welche die aus den Blättern kommenden und im Bast abwärtssteigenden Produkte der Kohlenstoffassimilation zu den lebenden Elementen des Holzes gelangen, wo sie als Reserve aufgestapelt werden.

Außerdem befinden sich in den Markstrahlen auch die Bahnen für den Gasaustausch. Zwischen je zwei Radialreihen von Markstrahlzellen und den seitlich an sie grenzenden längsgestreckten Holzelementen sind nämlich enge radial verlaufende Interzellularen ausgespart, welche im Tangentalschnitt als kleine Dreiecke zu sehen sind (Fig. 165); in mehrschichtigen Markstrahlen sind ebensolche Interzellularen auch zwischen den Zellreihen im Innern des Markstrahls vorhanden. Diese Interzellularen erstrecken sich ununterbrochen aus dem Holzteil durch das Kambium in den Bastteil des Markstrahls und stehen durch die Spaltöffnungen oder Lenticellen mit der Außenluft in Verbindung; andererseits zweigen sich von ihnen im Holz sehr enge Interzellularen ab, welche zwischen den Holzparenchymreihen vertikal verlaufen (Fig. 168, S. 1269). So erhält durch die Markstrahlen der zur Atmung notwendige Sauerstoff Zutritt zu den lebenden Zellen des Holzes.

Bei vielen Laubhölzern, besonders schön bei den Weiden, ist das Markstrahlparenchym in zweierlei Zellen differenziert (Fig. 163). Nur in den mittleren Zellreihen sind nämlich die Zellen in ausgesprochener Weise radial gestreckt; in einer bis mehreren oberen und unteren Reihen sind sie in radialer Richtung kürzer, dagegen in vertikaler Richtung länger, so daß manchmal hier die Zellen geradezu längsgestreckt sind

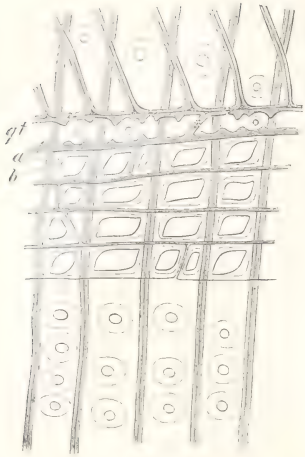


Fig. 164.

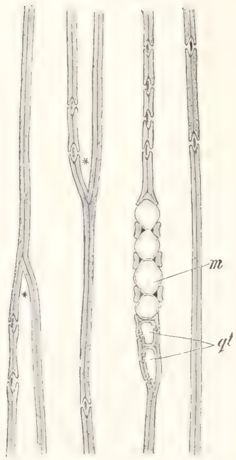


Fig. 165.

Fig. 164, 165. Radial- und Tangentalschnitt durch das Holz der Kiefer (Pinus silvestris). 230/1. Mit Fasertracheiden und einem Markstrahl; in diesem: qt Quertracheiden mit kleinen runden Hoftüpfeln. In den gemeinsamen Wänden der übrigen (lebenden) Markstrahlzellen und der Längstracheiden große einseitig behöfte Tüpfel mit rechteckigem Hof a und sehr breiter rhombischer Mündung b, in 164 in Aufsicht, in 165 im Durchschnitt. In 165 sind in den Ecken zwischen den lebenden Markstrahlzellen und den Längstracheiden die dreieckigen schwarzen Durchschnitte enger Interzellularen zu sehen. Bei * Enden von Längstracheiden.

und man sie als „stehende Markstrahlzellen" von den „liegenden" der mittleren Reihen unterscheiden kann. Die stehenden Zellen sind in Form und Lage den Holzparenchymzellen ganz ähnlich und bilden einen Uebergang zwischen diesen und dem typischen Markstrahlparenchym. Auch in anderen Hinsichten weichen die liegenden und stehenden Markstrahlzellen voneinander ab: Interzellularen finden sich nur zwischen den ersteren, dagegen sind nur in den stehenden Zellen die an Gefäße grenzenden Wände getüpfelt, während die liegenden Zellen nur untereinander und mit den stehenden Zellen durch Tüpfel kommunizieren, mit den Gefäßen direkt aber nicht. Alles weist darauf hin, daß hier in den Markstrahlen eine Arbeitsteilung stattgefunden hat: die liegenden Zellen allein besorgen die Stoffleitung in radialer Richtung, die stehenden Zellen hingegen den Stoffverkehr zwischen jenen und den Gefäßen.

Eine Differenzierung anderer Art findet sich in den Markstrahlen vieler Koniferen aus der Familie Abietineae. Hier enthalten nämlich die meisten Markstrahlen neben den lebenden auch tote Zellen, welche ebenfalls in radialer Richtung gestreckt sind, aber im übrigen vollständig mit den Tracheiden übereinstimmen. Diese Quertracheiden (Fig, 164, 165, qt) stellen einen Uebergang zwischen dem Markstrahlparenchym und den längsgerichteten Tracheiden des Faszikularholzes dar; sie dienen ebenfalls der Wasserleitung, aber in radialer Richtung, sie ermöglichen den Wasserverkehr zwischen den inneren und äußeren Partien des Holzes. Die Quertracheiden sind zu kontinuierlichen Radialreihen angeordnet, welche bis ans Kambium reichen, und zwar bilden sie gewöhnlich die oberen und unteren Reihen der Markstrahlen. Untereinander und mit den Längstracheiden kommunizieren sie durch typische zweiseitige Hoftüpfel. Bei den Kiefern (Pinus-Arten) sind die Quertracheiden durch eigentümliche zackenförmige Membranverdickungen ausgezeichnet (Fig. 164), wodurch sie bei dieser Gattung besonders auffällig sind.

Ueberblicken wir zusammenfassend die besprochenen Gewebearten des Holzes, so sehen wir eine ununterbrochene Formenreihe, die von den weitlumigen Tracheen ausgehend durch allmähliche Uebergänge zu den Holzfasern, dem Holzparenchym und dem Markstrahlparenchym führt, um endlich wieder an die Gefäße anzuschließen. Scharfe Grenzen sind hier, wie gewöhnlich in der Natur, nicht vorhanden. Immerhin läßt sich die Einteilung in drei auch physiologisch in großen Zügen charakterisierte Systeme, nämlich das Gefäßsystem, das Fasersystem und das parenchymatische System (mit Einschluß des Markstrahlparenchyms) durchführen, und zwar können diese Systeme anatomisch am schärfsten durch den Bau der Tüpfel charakterisiert werden: diese sind beim Gefäßsystem behöft, beim parenchymatischen System einfach und rundlich, beim Fasersystem spaltenförmig.

II. Verbreitung und Anordnung der Gewebearten. Die Verbreitung der ein-

zelnen Gewebearten in den Hölzern ist eine sehr verschiedene. Nur von dem Markstrahlenparenchym läßt sich wenigstens soviel sagen, daß es bei den typischen Holzgewächsen (den Bäumen und Sträuchern) stets vorhanden ist; jede der anderen Gewebearten kann fehlen, und die Mannigfaltigkeit der vorkommenden Kombinationen ist sehr groß.

Den einfachsten Fall in dieser Hinsicht repräsentieren die Koniferen (denen sich unter den Angiospermen nur die Magnoliaceen-Gattung Drimys und die nahe verwandte Gattung Trochodendron anschließen); s. den Querschnitt Figur 166 und die beiden Längsschnitte Figur 164, 165. Hier besteht das Holz, abgesehen von den Markstrahlen, fast ausschließlich aus einer einzigen Gewebeart, nämlich aus Fasertracheiden, welche allerdings so differenziert sind, daß lokal teils der Tracheidencharakter, teils der Fasercharakter überwiegt (Näheres bei Besprechung der Jahrringe). Daneben findet sich noch Holzparenchym, welches aber meist nur in sehr geringer Menge vorhanden ist; bei den Abietineen-Gattungen, welche Harzgänge im Holz führen (z. B. bei der Kiefer), beschränkt es sich auf die nächste Umgebung dieser (Fig. 166). Funktionell wird das Holzparenchym in den Nadelhölzern durch die sehr zahlreichen einschichtigen Markstrahlen vertreten. Diese Hölzer zeichnen sich durch einen sehr regelmäßigen Bau aus, die Radialreihung der Fasertracheiden ist nur durch die Harzgänge (wo solche vorkommen) lokal unterbrochen. Die großen runden Hoftüpfel sind (zuweilen mit Ausnahme des äußersten Herbstholzes, s. weiter unten) auf die radialen Wände der Tracheiden beschränkt, so daß man sie im Radialschnitt in der Aufsicht, im Tangentalschnitt wie im Querschnitt durchschnitten zu sehen bekommt; sie bilden in jeder Radialwand nur eine Längsreihe.

Bei den Angiospermen, zu denen u. a. alle unsere Laubhölzer gehören, enthält das Holz, von den Markstrahlen wieder abgesehen, immer mindestens drei Gewebearten, unter denen Tracheen und ein Vertreter des parenchymatischen Systems (entweder Holzparenchym oder Ersatzfasern) nie fehlen; meist ist auch wenigstens eine Gewebeart des Fasersystems vorhanden, — fehlt dieses ganz, so wird es durch Fasertracheiden ersetzt. Der Bau des Holzes ist hier nie so regelmäßig wie bei den Nadelhölzern, da schon durch die Anwesenheit von Tracheen, welche stets breiter sind als die übrigen Elemente, eine durchgehende Radialreihung ausgeschlossen ist.

Die Feststellung der Bestandteile des Holzes, insbesondere die sichere Feststellung des Fehlens bestimmter Elemente, ist keine leichte Sache; im Querschnitt lassen sich manche Elemente, z. B. lebende Holzfasern und Holzparenchym, tote Holzfasern und Fasertracheiden, oft nicht voneinander unterscheiden, und auch an Längsschnitten ist das nicht immer leicht; um sicher zu gehen, muß man die Elemente des Holzes durch Mazeration isolieren.

Im folgenden seien einige Beispiele der vorkommenden Kombinationen angeführt:

a) Tracheen, Fasertracheiden und Holzparenchym: Rosa, Pirus, Camellia.

b) Tracheen, tote Holzfasern, Holzparenchym und Ersatzfasern: Fraxinus, Platanus.

c) Tracheen, Tracheiden, lebende Holzfasern und Holzparenchym: Acer, Sambucus.

d) Wie c und außerdem Ersatzfasern: Berberis.

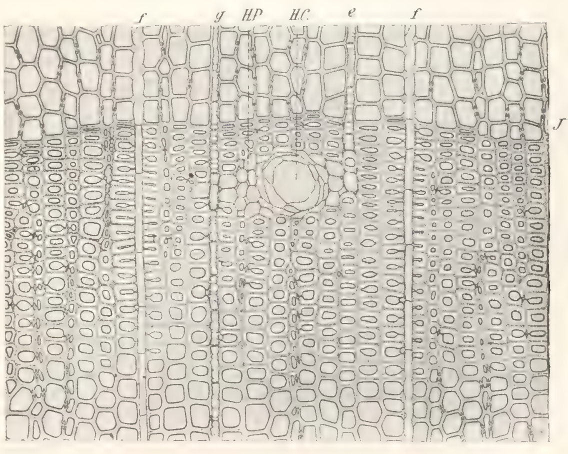


Fig. 166. Querschnitt durch Stammholz von Pinus silvestris. 125/1. Mit der Grenze zweier Jahrringe J; nach oben von ihr (nach der Stammperipherie zu) Frühlingsholz, nach unten Herbstholz. e, f, g Markstrahlen; in f ist der Schnitt durch lebende Markstrahlzellen, in e, g durch Quertracheiden mit ihren Membranzacken gegangen; e ist ein sekundärer Markstrahl, welcher nahe der Jahrringgrenze aufhört. HC ein Harzgang, umgeben von Parenchym HP. Nach Kny.

e) Wie c und außerdem gefächerte Holzfasern: Vitis, Hedera.

f) Tracheen, Tracheiden, tote Holzfasern und Holzparenchym: Quercus, Castanea, Ribes.

g) Wie f, aber Ersatzfasern statt des Holzparenchyms: Caragana.

h) Wie f und außerdem Ersatzfasern: die Mehrzahl der Laubhölzer, z. B. Salix, Populus, Betula, Tilia, Robinia.

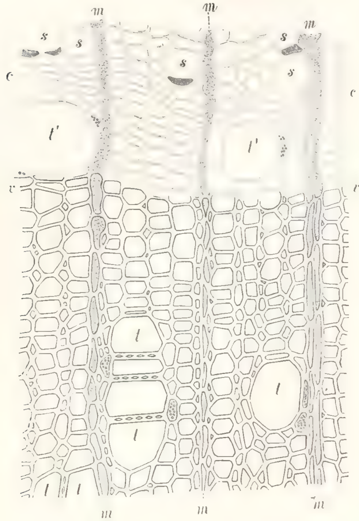


Fig. 167. Querschnitt durch Holz und Jungzuwachs eines im Sommer abgeschnittenen Zweiges von Rhamnus Frangula. 255/1. vv Grenze des erwachsenen Holzes (unten) und des Jungholzes (oben); cc die (gebogene) Kambiumzone, oberhalb von ihr der Jungbast; mm Markstrahlen, durch punktierten Zellinhalt hervorgehoben; tt ausgebildete, t't' in Ausbildung begriffene Tracheen; die als Holzparenchym erkennbaren Zellen sind durch Eintragung von Stärkekörnchen hervorgehoben; die übrigen Elemente des Holzes sind schwach verdickte tote Holzfasern. s junge Siebröhren; die angrenzenden Zellen mit schraffiertem Inhalt sind ihre Geleitzellen.

Wie man sieht, ist die Mannigfaltigkeit groß genug. Dazu kommt, daß diejenigen Hölzer, deren Zusammensetzung die gleiche ist, sich in der Anordnung der Elemente und in Einzelheiten ihres Baues unterscheiden, z. B. durch Anwesenheit oder Mangel von Spiralfasern bei den Gefäßen, durch einfache oder leiterförmige Perforation der Tracheen usw. Gute diagnostische Merkmale bieten namentlich die Markstrahlen: sie sind entweder sämtlich breit, vielschichtig (Fagus), oder sämtlich schmal, ein- bis zweischichtig (Populus), oder beide Arten finden sich nebeneinander (Quercus); sie bestehen nur aus liegenden oder auch aus stehenden Zellen, usw. Mit Hilfe aller dieser Merkmale läßt sich jedes Holz (wenigstens die Gattung, zuweilen auch die Arten) charakterisieren und von den anderen unterscheiden, so daß es möglich ist auf anatomischem Wege die Herkunft selbst eines kleinen Holzstückes festzustellen.

Was die Anordnung der Gewebe im Holz anbetrifft, so wollen wir, ohne auf Einzelheiten eingehen zu können, nur einige allgemeinere Prinzipien anführen, von welchen dieselbe beherrscht wird.

1. Das Gefäßsystem bildet in der Längsrichtung zusammenhängende Bahnen.

Tracheen und Tracheiden können in der Querrichtung ringsum von ungleichnamigen Elementen umgeben sein, unten und oben schließen sie aber ausnahmslos an Gefäßelemente an. Dies ist, wie ohne weiteres einleuchtet, eine wesentliche Bedingung für die wasserleitende Funktion der Gefäße.

2. Die lebenden, Reservestoffe speichernden Gewebe des Holzes (also Markstrahlparenchym, Holzparenchym und Ersatzfasern, eventuell auch die lebenden ungefächerten und gefächerten Holzfasern) bilden ein zusammenhängendes System.

Oft sieht es in einem Schnitt freilich so aus, als sei ein lebendes Holzelement oder eine kleine Grupper solcher völlig isoliert und rings von toten Elementen umgeben; verfolgt man aber die Sache an einer Serie sukzessiver Schnitte, so wird man stets finden, daß dieses Element irgendwo in seinem Verlauf an ein anderes lebendes Element grenzt. Eine Längsreihe von Holzparenchym z. B. kann freilich an ihrem einen Ende blind zwischen Gefäßen oder toten Holzfasern endigen, am anderen Ende oder auch in der Mitte schließt sie aber an eine weitere Holzparenchymreihe oder an einen Markstrahl an. Die Markstrahlen sind es, welche die lebenden Holzzellen zu einem Ganzen verbinden, und von ihnen strahlen die längsgerichteten lebenden Gewebe des Faszikularholzes in Form von kurzen oder langen Fäden oder Platten in verschiedenen Richtungen aus. Das kann auch nicht anders sein, denn ohne eine solche Verbindung könnten die zu speichernden Stoffe nicht in alle lebenden Zellen des Holzes gelangen; und eine Zelle oder Zellreihe, die rings von toten Elementen umgeben und dadurch von der Zufuhr organischer Stoffe abgeschlossen wäre, müßte notwendig alsbald absterben.

In der Längsrichtung hingegen bilden die lebenden Elemente, im Gegensatz zu den Gefäßen, im allgemeinen keine auf weite Strecken zusammenhängenden Bahnen.

Das ist auch nicht erforderlich, da sie (entgegen einer ziemlich verbreiteten Meinung) keine durchgehende Stoffleitung in der Längsrichtung zu besorgen haben. Es ist experimentell nachgewiesen, daß der absteigende Strom der Assimilationsprodukte sich nur im Bast und nicht im Holz bewegt; und der im Frühling zur Zeit des Knospenaustriebes aufsteigende Strom gelöster Reservestoffe bewegt sich zwar im Holz, aber in den Gefäßen zusammen mit dem Wasser. In den lebenden Elementen des Faszikularholzes werden organische Stoffe nur lokal auf geringe

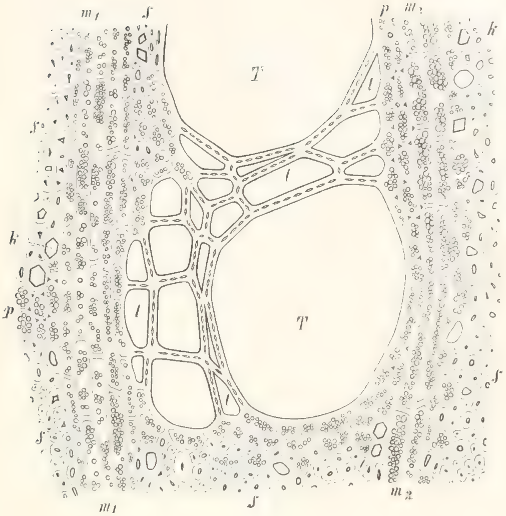


Fig. 168.

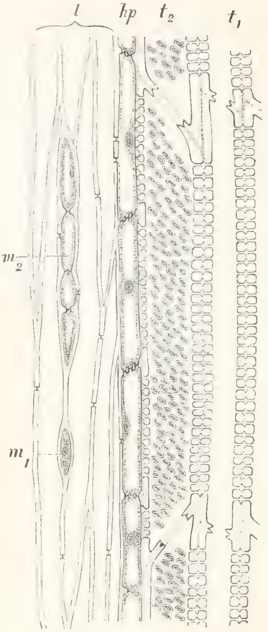


Fig. 169.

Fig. 168. Querschnitt durch Stammholz der weißen Akazie (Robinia Pseudacacia). 180/1. m_1 ein breiter (5-schichtiger), m_2 ein schmaler (2-schichtiger) Markstrahl; T weitlumige Tracheen, t englumige Tracheen (oder Tracheiden); f dickwandige Holzfasern, zum Teil nahe der Spitze durchschnitten; p Holzparenchym; k Kristallbehälter. Markstrahlzellen und Holzparenchym führen Stärkekörner. Zwischen den Zellen des Holzparenchyms befinden sich an mehreren Stellen enge Interzellularen.

Fig. 169. Tangentalschnitt durch das Holz des Oleanders (Nerium Oleander). 350/1. t_1, t_2 Tracheen, in t_2 auch die hintere Wand sichtbar mit kleinen Hoftüpfeln in der Aufsicht; hp Holzparenchym, l dünnwandige Holzfasern, m_1, m_2 Markstrahlen (m_1 nur eine Zelle hoch). In den Holzparenchym- und Markstrahlzellen ist der plasmatische Inhalt eingetragen.

Entfernungen geleitet, nämlich von dem nächsten Markstrahl aus bis zu den äußersten Zellen, in denen sie sich ablagern.

3. Die Gefäße stehen mit den lebenden Elementen im Zusammenhang.

Jede Gefäßzelle ist mindestens in einem Teil ihrer Oberfläche von lebenden Elementen umgeben, und wenn dies nicht der Fall zu sein scheint, so handelt es sich wiederum nur um eine scheinbare, lokale Ausnahme. Wo Holzparenchym reichlich vorhanden ist, wie in vielen Laubhölzern, da ist sein Zusammenhang mit den Gefäßen meist sehr augenfällig; die Gefäße pflegen, soweit sie nicht an andere Gefäße oder an Markstrahlen stoßen, von einem (wenn auch oft unterbrochenen) Kranz von Holzparenchym umgeben zu sein (Fig. 168). Anders ist es im Holz der Koniferen, wo Holzparenchym fast ganz fehlt; hier grenzt aber jede Tracheide in einem Teil ihrer Länge an einen oder mehrere der kleinen, aber sehr zahlreichen Markstrahlen, wie das an hinreichend ausgedehnten Tangentalschnitten leicht festzustellen ist.

Dieser Zusammenhang zwischen Gefäßen und lebenden Elementen ist von großer physiologischer Bedeutung. Vieles spricht dafür, daß die lebenden Elemente des Holzes, welche an Gefäße grenzen, eine aktive Rolle bei der Wasserbewegung spielen, indem sie Wasser in dieselben hineinpressen und die Druckkräfte liefern, welche das Wasser aufwärts befördern; dies ist freilich eine noch strittige Ansicht. Sicher ist hingegen, daß beim Erwachen der Vegetation im Frühjahr die Reservestoffe des Holzes teilweise gelöst werden und aus den lebenden Elementen in die Gefäße übergehen, in denen sie mit dem Wasserstrom den austreibenden Knospen zugeführt werden. Ein anatomischer Ausdruck dieses stofflichen Verkehrs mit den Gefäßen ist die schon oben betonte Tatsache, daß die Membran der Holzparenchym- und Markstrahlzellen da, wo

sie an Gefäße grenzt, dicht mit relativ großen Tüpfeln versehen ist, denen auf der Gefäßseite schwach behöfte Tüpfel entsprechen.

Das Gefäßsystem und das parenchymatische System des Holzes (mit Ausschluß der Markstrahlen) bilden zusammen eine komplexe Einheit, welche dem primären Xylem der Leitstränge entspricht und welche man das sekundäre Xylem nennen kann; es sind freilich anatomische wie physiologische Unterschiede zwischen beiden vorhanden (das primäre Xylem enthält dehnbare Gefäße, seine Leitzellen sind unverholzt, sie dienen nicht zur Speicherung organischer Stoffe, nehmen aber wahrscheinlich an der Leitung derselben teil), dennoch aber ist die Uebereinstimmung im ganzen eine große. Im Gegensatz zu dem Xylem steht das Fasersystem des Holzes, welches dem primären Sklerenchym entspricht. Wie dieses, so können auch die Holzfasern manchmal fehlen. — In der Anordnung von sekundärem Xylem und Holzfasern herrscht keine durchgehende Gesetzmäßigkeit, sie wechselt spezifisch und auch lokal. Bald bilden die Holzfasern breite tangentale Binden, welche mit ebensolchen Binden von Xylem mehr oder weniger regelmäßig abwechseln; bald ist das Xylem in Strängen verschiedener Stärke dem vorherrschenden Sklerenchym eingebettet, oder umgekehrt.

III. Jahrringe. Sehr verbreitet ist die Differenzierung des Holzes in konzentrische Zuwachszonen, was durch die periodisch wechselnden Bedingungen der Kambiumtätigkeit verursacht ist. Gewöhnlich fällt der Wechsel der Bedingungen mit dem Wechsel der Jahreszeiten zusammen — in unserem Klima ist es der Winter, in anderen Klimaten eine alljährliche Trockenperiode, welche die Kambiumtätigkeit periodisch unterbricht —, so daß die Zuwachszonen den jährlichen Vegetationsperioden entsprechen; man nennt dieselben daher gewöhnlich Jahrringe.

Die Jahrringe sind allgemein bekannt, man sieht sie meist mit bloßem Auge an jedem Querschnitt unserer Hölzer und kann durch Abzählung derselben das Alter eines Stammes oder Zweiges bestimmen. Die Breite der Jahrringe variiert sehr, von Bruchteilen eines Millimeters bis zu mehreren Zentimetern; sie ist um so größer, je günstiger die Lebensbedingungen der Pflanze waren.

Bei einer Kiefer z. B., die auf einem Torfmoor gewachsen und krüppelhaft entwickelt ist, sind die Jahrringe äußerst schmal, bei einer auf günstigem Boden gewachsenen sind sie vielmals breiter. Auch bei dieser variiert aber die Jahrringbreite im selben Stammquerschnitt erheblich, je nachdem der betreffende Sommer warm oder kalt, feucht oder trocken war usw.; durchschnittlich nimmt sie vom Zentrum nach außen zunächst bis zu einem Maximum zu, das dem kräftigsten Lebensalter des Baumes entspricht, und dann mit dem Altern allmählich wieder ab. So stellt uns ein Baumquerschnitt in seinen Jahrringen gewissermaßen eine Chronik dar, aus welcher sich die ganze Geschichte des Baumes ablesen läßt.

Der innerste Teil eines Jahresringes ist am Anfang, der äußerste am Schluß einer Vegetationsperiode gebildet; man bezeichnet sie als Frühholz und Spätholz, oder, unseren Jahreszeiten entsprechend, als Frühlings- und Herbstholz, und die mittleren Schichten kann man als Sommerholz unterscheiden. Das Frühlingsholz geht nach außen mehr oder weniger allmählich und unmerklich durch das Sommerholz in das Herbstholz über; dagegen ist der der Winterruhe des Kambiums entsprechende Uebergang vom Herbstholz zum Frühlingsholz des nächstäußeren Jahrringes ein plötzlicher, sprungweiser. Je größer der Unterschied im Bau des Herbst- und Frühlingsholzes, desto plötzlicher ist dieser Sprung und desto schärfer grenzen sich die Jahrringe gegeneinander ab.

Besonders scharf ist diese Grenze bei den Nadelhölzern, in denen das Herbstholz einen auffallend dichteren und dunkler gefärbten Saum am Außenrande der Jahrringe bildet. Der Unterschied zwischen Frühlings- und Herbstholz beruht hier, wo die Fasertracheiden praktisch allein das ganze Holz zusammensetzen, nur auf einer ungleichen Ausbildung derselben (Fig. 166, S. 1267). Im Frühlingsholz sind sie ziemlich dünnwandig und von ungefähr quadratischem Querschnitt oder selbst etwas in radialer Richtung gestreckt, mit zahlreichen großen Hoftüpfeln; nach außen nimmt die Membrandicke allmählich zu, der radiale Zelldurchmesser ab, bis in den äußersten Herbstholzschichten die Tracheiden stark radial abgeplattet und ihre Lumina auf eine schmale tangentale Spalte reduziert sind. In den Frühlingselementen überwiegt also der Tracheidencharakter, während die Herbstelemente den Holzfasern viel näher stehen und für die Wasserleitung kaum in Betracht kommen können; das kommt auch in der geringen Größe und Zahl der Hoftüpfel in den Herbstholztracheiden zum Ausdruck. Bei den Laubhölzern (Fig. 149, S. 1255) findet sich ebenfalls häufig die radiale Abplattung der am Schluß der Vegetationsperiode gebildeten Elemente (ohne stärkere Membranverdickung); daneben ist es aber die ungleiche Verteilung der verschiedenen Gewebearten, welche die Bildung der Jahrringe bedingt. Das Frühlingsholz besteht ausschließlich oder vorwiegend aus Xylem, Tracheen finden sich nur hier oder erreichen doch hier den größten Durchmesser; bei der Eiche z. B. bilden die weiten Tracheen nur eine Reihe an der Innengrenze jedes Jahrringes. Weiter nach außen ist das Gefäßsystem durch engere Tracheen oder nur durch Tracheiden vertreten, und das

dominierende Element bilden meist die Holzfasern. Im allgemeinen ist die Grenze der Jahrringe bei den Laubhölzern, namentlich im mikroskopischen Bilde, weniger scharf markiert als bei den Nadelhölzern.

Eines ist beiden Arten von Hölzern gemeinsam, nämlich die Konzentration der wasserleitenden Elemente im Frühlingsholz, welches vorwiegend aus diesen besteht, und ihr Zurücktreten in den später erzeugten Partien des Jahrrings. Und das ist vom physiologischen Gesichtspunkt verständlich. Im Frühjahr treiben in kurzer Zeit die Knospen aus und entwickeln sich rapid zu beblätterten Zweigen, wozu viel Wasser verbraucht wird; und sind die Blätter entfaltet, so steigt der Wasserverbrauch noch infolge ihrer Transpiration. Beim Erwachen der Vegetation muß also vor allem für die Schaffung reichlicher Wasserbahnen gesorgt werden; die Gefäße der älteren Jahrringe genügen nicht mehr, denn sie stehen nicht in direkter Längsverbindung mit den diesjährigen Zweigen und Blättern, und um zu diesen zu gelangen, müßte das Wasser ältere Jahrringe in radialer Richtung durchsetzen, was zwar möglich ist, aber viel zu langsam geht; bei weitem die Hauptmasse des aufsteigenden Wasserstroms bewegt sich also im diesjährigen Frühlingsholz, dessen Gefäße sich direkt in diejenigen der jungen Laubtriebe fortsetzen. Sind einmal genügende neue Wasserbahnen gebildet, um den Wasserverbrauch des entfalteten Laubes zu decken, so brauchen nicht mehr viel neue im Laufe des Jahres hinzuzukommen, denn die Transspiration steigt im Sommer nicht mehr erheblich; jetzt kann der weitere Holzzuwachs in erster Linie dazu benutzt werden, die Festigkeit des Stammes entsprechend der jährlich steigenden Last der Krone zu vermehren, es wird also vorwiegend Festigungsgewebe gebildet.

Die Grenze des Holzkörpers gegen das Kambium muß offenbar je nach der Jahreszeit ein sehr verschiedenes Aussehen darbieten. Im Winter, während das Kambium untätig ist und jedes Wachstum ruht, grenzen an die zartwandigen Zellen der Kambiumzone nach innen unvermittelt die völlig ausgebildeten, mehr oder weniger dickwandigen Elemente des letzterzeugten Herbstholzes (Fig. 172, S. 1274); der Uebergang vom Holz zum Kambium ist ein ganz plötzlicher. Ist aber das Kambium in voller Tätigkeit, so liegen nach innen von ihm zunächst die noch im Wachstum begriffenen Jungholzzellen, dann folgen die schon ausgewachsenen, aber noch nicht fertig differenzierten Holzelemente, welche allmählich ihre Membran verdicken, und endlich das schon definitiv ausgebildete Holz; die Kambiumzone geht also allmählich und ohne scharfe Grenze in das Holz über (Fig. 167, S. 1268). Man kann demnach auf Grund eines Querschnitts durch die Grenzregion des Holzes gegen das Kambium mit Leichtigkeit feststellen, ob ein Baum im Winter oder während der Vegetationsperiode gefällt worden ist; und danach, wie weit die Ausbildung des äußersten Jahrringes fortgeschritten ist, läßt sich auch annähernd bestimmen, ob das im Frühjahr, Sommer oder Herbst geschehen ist.

IV. Splint- und Kernholz. Wir sahen, daß es im wesentlichen der diesjährige Jahrring ist, welcher zur Wasserleitung dient. Je älter die Jahrringe, desto geringer ist ihre Beteiligung an dieser Funktion, und in alten Stämmen kommen die inneren Partien des Holzes für sie gar nicht mehr in Betracht. Auch zur Speicherung von Reservestoffen in den lebenden Elementen kann das Holz mit zunehmendem Alter immer weniger gebraucht werden, schon weil der Weg, welchen die Reservestoffe aus dem Bast in radialer Richtung zurückzulegen haben, mit dem Durchmesser des Holzkörpers immer größer wird; schließlich kommt es dazu, daß alle vorhandenen Reservestoffe schon unterwegs abgelagert werden und zu den inneren Jahrringen keine mehr gelangen. Mit der Erschwerung des Zutrittes organischer Stoffe (und ebenso auch des Sauerstoffes) werden aber zugleich die Lebensbedingungen unterbunden, und so ist es unausbleiblich, daß die lebenden Zellen des Holzes früher oder später absterben; damit ist das alte Holz definitiv funktionsunfähig geworden. Nur als festigendes Material kann das Holz auch im Alter seine Bedeutung behalten, denn diese Funktion ist vom Leben unabhängig. So sind denn in Stämmen, Aesten und Wurzeln von einem gewissen Alter an nur die peripherischen Jahrringe des Holzes mehr oder weniger funktionsfähig, die übrigen sind tot; und in dem Maße wie das lebende Holz von außen zuwächst, stirbt es von innen her ab, so daß seine Dicke annähernd konstant bleibt. Bei verschiedenen Baumarten ist die Zone des lebenden Holzes sehr verschieden dick, sie umfaßt von einem Jahrring bis zu mehreren Zehnern von Jahrringen. Auch im selben Baumquerschnitt kann ihre Dicke lokal ungleich sein.

Das Altern und Absterben des Holzes wird von gewissen Veränderungen in den Zellen begleitet, welche ihrerseits meist eine Aenderung der technischen Eigenschaften und auch der Färbung des Holzes zur Folge haben. In solchem Falle bezeichnet man das jüngere, lebende Holz als Splint, das alte tote als Kernholz. Der Splint hat die bekannte weißliche oder gelbliche „Holzfarbe", der Kern ist gewöhnlich dunkler und zwar meist braun, manchmal aber sehr auffallend gefärbt, z. B. orangerot bei der Erle, blutrot bei der Zypresse, dunkel violettrot beim Kampecheholz, dunkel blaugrün beim Guajakholz, tiefschwarz beim Ebenholz. — Hölzer, welche beim Absterben keine sichtbaren Veränderungen erfahren und speziell die ursprüngliche Farbe beibehalten (z. B. die Ahornarten) nennt man Splinthölzer.

Die mikroskopischen Veränderungen, welche das Altern und Absterben begleiten, bestehen vor allem in der Auflösung der Stärke und sonstiger Inhaltstoffe der lebenden Holzzellen; aus diesen Stoffen gehen höchst wahrscheinlich die Farbstoffe und andere organische Stoffe hervor, welche die Membranen des Kernholzes infiltrieren und zum Teil auch die Lumina ausfüllen. Die Gefäße werden durch Thyllenbildung oder durch Ablagerung eines gummiartigen Stoffes im Lumen verstopft. Dazu kommt gewöhnlich, wohl als Folge der träge gewordenen Wasserströmung, eine Ablagerung von Mineralsalzen, unter denen meist Kalziumkarbonat oder Kieselsäure dominieren. Dank diesen Veränderungen wird das Holz wasserärmer, sein spezifisches Gewicht und oft auch seine Härte und seine Widerstandsfähigkeit gegen Zersetzung durch Mikroorganismen nehmen zu; das Kernholz ist daher meist technisch viel wertvoller als das Splintholz.

Das trifft aber nicht immer zu. Es gibt Pflanzen, bei denen die Veränderungen eine andere Richtung einschlagen und das Kernholz nicht nur leicht und weich, technisch unbrauchbar bleibt, sondern sogar besonders leicht den Angriffen von Pilzen und Bakterien unterliegt; wird durch Astbruch oder sonstige Verletzungen eine Eintrittspforte für die Mikroorganismen geschaffen, so vermodert solches Kernholz schnell und der Baum wird hohl. So ist es bekanntlich bei den Weiden und manchen anderen Bäumen.

Literatur. ***Th. Hartig,*** *Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Holzpflanzen, 1851.* — ***C. Sanio,*** *Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers. Botanische Zeitung, 1863.* — ***Derselbe,*** *Anatomie der gemeinen Kiefer. Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik,* 9. — ***J. Möller,*** *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Holzes. Denkschriften der Wiener Akademie,* 36, *1876.* — *Ferner mehrere der in Kapitel* 5 *und* 10 *genannten Werke.*

14. Bast, Periderm und Borke.

I. Die Gewebearten des Bastes und ihre Anordnung. II. Nachträgliche Veränderungen im Bast. III. Peridermbildung. IV. Borkenbildung.

I. Die Gewebearten des Bastes und ihre Anordnung. Der Bast oder die sekundäre Rinde unterscheidet sich vom Holz auf den ersten Blick in auffallender Weise dadurch, daß sein gesamtes Gewebe unverholzt und — mit Ausnahme der Bastfasern — mehr oder weniger zartwandig ist. Nichtsdestoweniger weisen die Gewebearten eine recht weitgehende Aehnlichkeit mit denen des Holzes auf, mit dem hauptsächlichen Unterschied, daß das wasserleitende Gefäßsystem des Holzes im Bast durch das ihm in mancher Hinsicht homologe, eiweißleitende Siebröhrensystem ersetzt ist.

1. Siebröhrensystem. Das Siebröhrensystem besteht aus Siebröhren und (mit Ausnahme der Gymnospermen) ihren Geleitzellen, über welche dem auf S. 1182ff. Gesagten nichts hinzuzufügen ist. Die Siebröhren zeichnen sich oft (nicht immer) durch größeren Durchmesser unter den übrigen Elementen des Bastes aus und sind hieran wie an dem mäßig reichlichen, meist stärkefreien Zellinhalt auch in Querschnitten zu erkennen; doch bleibt ihr Durchmesser in mäßigen Grenzen und wird auch nicht annähernd so groß, wie bei den weiten Tracheen des Holzes. Die Geleitzellen hingegen sind eng und ganz von dichtem eiweißreichem Inhalt erfüllt, woran sie leicht kenntlich sind (Fig. 167, S. 1268, Fig. 172, S. 1274).

2. Fasersystem. Das Fasersystem des Bastes besteht aus Sklerenchymfasern, welche man zum Unterschied von den Holzfasern als Bastfasern bezeichnet. Ihre Membran ist in der Regel unverholzt oder doch nur schwach verholzt, aber meist erheblich stärker als bei den Holzfasern, bis fast zum Schwund des Lumens verdickt (vgl. die Figuren auf S. 1273/4); sie enthält ebenfalls spärliche schräge schmal-spaltenförmige Tüpfel. Die Zellform ist die gleiche wie bei den Holzfasern, nur werden die Bastfasern bei vielen Pflanzen länger als jene (bis zu mehreren mm lang). Die Bastfasern sind fast stets abgestorben, wie das bei der gewöhnlich extremen Membranverdickung auch kaum anders möglich ist.

Die Funktion der Bastfasern ist zweifelhaft. Zur Festigung des Stammes gegen longitudinalen Druck sind sie wegen ihrer geschmeidigen Beschaffenheit ungeeignet; zu seiner Biegungsfestigkeit können sie nur in verschwindendem Maße beitragen, da ihre Menge gegenüber der Masse des Holzkörpers gar zu unbedeutend ist. Manche Autoren greifen daher zu der Annahme, daß die Bastfasern die zarten Elemente des Bastes gegen radialen Druck schützen. Uns erscheint auch diese Annahme unhaltbar, schon weil die Bastfasern nie einen zusammenhängenden Hohlzylinder bilden, sondern wenigstens durch die Markstrahlen in Stränge zerteilt sind, welche beim Eintreten eines hinreichenden radialen Druckes sich verschieben und auf die innen angrenzenden weichen Bastelemente drücken müßten; daß damit für letztere kein Schutz gegeben wäre, liegt auf der Hand.

3. Parenchymatisches System. Das parenchymatische System ist durch das Bastparenchym repräsentiert, welches bis auf die dünnere, unverholzte Membran mit dem Holzparenchym übereinstimmt; seltener findet sich eine Zellform, welche den Ersatzfasern des Holzes entspricht. An der Grenze gegeneinander und gegen das Markstrahlparenchym sind die Parenchymzellen mit einfachen Tüpfeln versehen, welche aber bei der geringeren Membranverdickung weniger auffällig sind als im Holzparenchym. Das Parenchym des Bastes kann etwas Chlorophyll enthalten. Wie im Holz, so speichert das Parenchym auch im Bast Stärke auf, und an deren Anwesenheit

kann es meist auch in Querschnitten leicht von den Siebröhren unterschieden werden.

Bei niedriger Temperatur, also im Spätherbst, verschwindet die Stärke, um bei wiederkehrender Wärme wieder regeneriert zu werden; sie geht, wenigstens zum größten Teil, in Zucker über. Die Bedeutung dieser Erscheinung dürfte darin zu suchen sein, daß durch die Steigerung des osmotischen Druckes im Zellsaft und Protoplasma für die Dauer des Winters der Gefrierpunkt erniedrigt und die Zellen widerstandsfähiger gegen Frost gemacht werden und zugleich die Transpiration während der Periode der mangelnden Wasseraufnahme herabgesetzt wird.

Die Speicherung von Reservestoffen ist aber im Bastparenchym wohl nur eine Nebenfunktion. Seine Hauptfunktion ist in der Leitung der aus den Blättern kommenden gelösten Assimilationsprodukte (hauptsächlich Zucker) zu sehen. Daß diese Stoffe ausschließlich im Bast sich abwärtsbewegen, ist sicher, und zum mindesten wahrscheinlich ist es, daß dies, wenigstens überwiegend, nicht in den Siebröhren, sondern im Bastparenchym erfolgt. Gespeichert wird hier nur der Ueberschuß der Assimilate, die Hauptmenge wird teils für die Kambiumtätigkeit verbraucht, teils durch die Markstrahlen in das Holz befördert und dort aufgespeichert. Durch seine Beteiligung an dem Massentransport der Assimilationsprodukte ist das Bastparenchym funktionell von dem Holzparenchym verschieden, und anatomisch drückt sich diese Verschiedenheit darin aus, daß das Bastparenchym zu kontinuierlichen Längsreihen angeordnet ist.

Von den bisher genannten Bestandteilen des Bastes fehlen die Bastfasern bei vielen Pflanzen, das Siebröhrensystem und das Bastparenchym sind hingegen stets vorhanden, und zwar das letztere reichlich, auch da, wo im Holz das Parenchym nur spärlich vertreten ist. Siebröhren und Bastparenchym bilden gemeinsam im Querschnitt zusammenhängende Gruppen, welche dem primären Phloem der Leitstränge entsprechen; diese Gruppen bilden das sekundäre Phloem des Bastes, homolog mit dem sekundären Xylem des Holzes. Man faßt sie auch als Weichbast zusammen, im Gegensatz zum dickwandigen Hartbast (d. i. den Bastfasern).

Weichbast und Hartbast bilden oft alternierende tangentale Bänder, welche durch die Markstrahlen unterbrochen und in Stränge zerteilt sind. Einen ganz besonders regelmäßigen Bau hat der Bast bei den Cupressaceen (Fig. 170, 171), z. B. dem gemeinen Wacholder: hier folgt je eine Schicht von im Querschnitt rechteckigen, dickwandigen Bastfasern auf je drei Schichten Weichbast, und von diesen besteht die mittlere aus Bastparenchym, die beiden anderen aus Siebröhren. So zierlich und regelmäßig ist die Anordnung der Bastelemente bei den Dikotylen nie; die tangentalen Binden des Hartbastes sind hier mehrschichtig und meist von lokal wechselnder Dicke, oft auch durch Weichbast

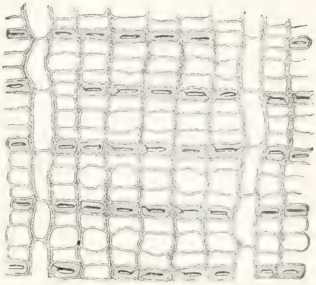
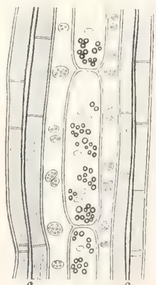


Fig. 170. Querschnitt durch den Bast von Thuja occidentalis. 300/1. Je eine tangentale Schicht von dickwandigen Bastfasern (stellweise durch einzelne unverdickte Fasern unterbrochen) wechselt mit je 3 Schichten von Weichbast ab. In diesen besteht die mittlere Schicht aus Bastparenchym, die anderen aus Siebröhren. Zwei einschichtige Markstrahlen verlaufen in radialer Richtung. Alle Radialwände enthalten feinen Kristallsand.

unterbrochen; endlich können die Bastfasern auch in Strängen verschiedener Größe regellos im Weichbast eingebettet sein (Fig. 172—174). Die Stränge sowohl von Weichbast wie von



f s p s f

Fig. 171. Radialschnitt durch den Bast des Wacholders (Juniperus communis). 300/1. f Bastfasern, s Siebröhren, p Bastparenchym. In den Siebröhren Siebtüpfel, im Bastparenchym neben Stärkekörnern einige einfache Tüpfel in der Aufsicht, in den Bastfasern Tüpfelkanäle im Durchschnitt sichtbar. Frei nach Dippel.

Hartbast hängen in der Längsrichtung untereinander zusammen und bilden Netzwerke mit spitzen Maschen, durch welche die Markstrahlen hindurchtreten.

Die netzförmig zusammenhängenden Stränge von Hartbast sind es, welche im gewöhnlichen Sprachgebrauch den Namen „Bast“ führen, und welche wegen ihrer Festigkeit und Geschmeidigkeit zum Binden und Flechten verwendet werden.

Wenn die abwechselnden Bänder von Weich- und Hartbast einigermaßen regelmäßig ausgebil-

det und nicht zu dünn sind, so kommt im Bast eine auch makroskopisch sichtbare feine konzentrische Schichtung zustande, welche etwas an die Jahrringe des Holzes erinnert. Es handelt sich hier aber in Wirklichkeit nicht um jährliche Zuwachsringe, denn es werden meist je mehrere abwechselnde Bänder von Weichbast und Hartbast in jeder Vegetationsperiode gebildet.

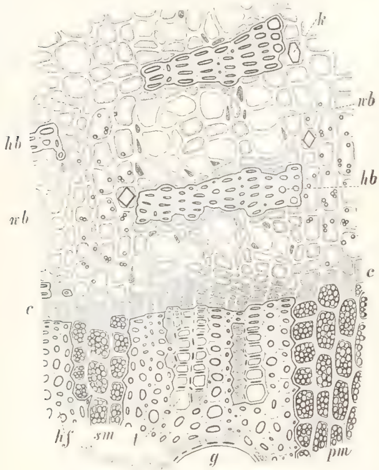


Fig. 172. Querschnitt durch den Bast und die äußere Holzschicht eines im Winter geschnittenen Zweiges des Weinstocks (Vitis vinifera). 180/1. pm Rand eines breiten primären Markstrahles, sm ein schmälerer, sekundärer Markstrahl; die Markstrahlzellen führen im Holz reichlich, im Bast sehr spärlich Stärkekörner. c Kambiumzone. Im Holz: g Randpartie einer weitlumigen Trachee; t englumige Tracheen und Tracheiden des Herbstholzes, radial gereiht, kenntlich an den strichförmigen Tüpfelhöfen in ihren Wänden; die Tracheen und Tracheiden werden von Holzparenchym (mit punktiertem Inhalt) begleitet; hf Holzfasern. Im Bast: hb Bastfasern, wb Weichbast, bestehend aus Siebröhren (leer gelassen) mit Geleitzellen (Inhalt schraffiert), und Bastparenchym (mit feinkörnigem Plasmaschlauch); am Rande der Markstrahlen einzelne kristallführende Zellen. — Vgl. das Gesamtbild Fig. 150, S. 1255.

4. Markstrahlparenchym. Das Markstrahlparenchym des Bastes unterscheidet sich von demjenigen des Holzes, dessen direkte Fortsetzung nach außen vom Kambium es bildet, nur durch die dünneren unverholzten Zellmembranen und den oft ansehnlichen Chlorophyllgehalt. Es hat auch die gleiche Funktion wie dort, nämlich die Stoffleitung in radialer Richtung, und daneben, gleich dem Bastparenchym, die Speicherung von Stärke; diese wird auch hier für den Winter in Zucker umgewandelt.

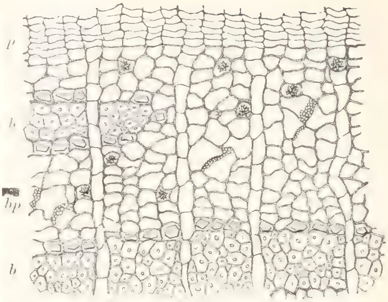


Fig. 173. Bast der Kastanie (Castanea vesca). Querschnitt. 160/1. b Bastfasern, bp Weichbast; p Kork. Nach Möller.

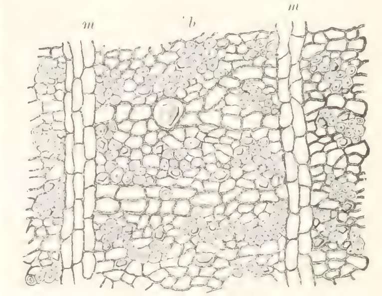


Fig. 174. Bast der Ulme (Ulmus effusa). Querschnitt. 160/1. b Bastfasergruppen, im Weichbast eingestreut; m Markstrahlen. Nach Möller.

Bei gewissen Koniferen weist das Gewebe der Markstrahlen im Bast eine Differenzierung in liegende und stehende Zellen auf. Die letzteren nehmen gewöhnlich den oberen und unteren Rand des Markstrahls ein und bilden die Fortsetzung der Quertracheiden des Holzmarkstrahls, wo solche vorhanden sind (Fig. 175); sie sind stärkefrei aber eiweißreich, durch große Zellkerne ausgezeichnet und durch Tüpfel mit den Siebröhren verbunden. Die Bedeutung der Erscheinung ist also offenbar die gleiche wie bei der ähnlichen Differenzierung in den Holzmarkstrahlen mancher Dikotylen (S. 1265/6): die liegenden Zellen dienen dem Stofftransport in radialer Richtung, während die stehenden Zellen den Stoffaustausch zwischen ihnen und den Siebröhren vermitteln. Die stehenden Markstrahlzellen vertreten gewissermaßen die bei den Gymnospermen fehlenden Geleitzellen, denen sie in der Beschaffenheit ihres Inhalts gleichen. Ebenso wie die Geleitzellen anderer Pflanzen sterben sie gleichzeitig mit den Siebröhren ab und kollabieren.

5. Exkretbehälter. Während solche im Holz sich nur bei relativ wenigen Pflanzen

finden, sind im Bast Harzlücken, Milchröhren usw. eine verbreitete Erscheinung. Ganz besonders häufig aber sind Kristalle von Calciumoxalat; diese finden sich meist in großer Zahl, bald im Faszikularbast, bald in den Markstrahlen oder in beiden (Fig. 172, 173, 174); nur bei relativ wenigen Pflanzen fehlen sie ganz. Das Calciumoxalat tritt manchmal in Form von Drusen oder Raphidenbündeln auf; am meisten verbreitet sind aber im Bast Einzelkristalle, welche in besonderen kleinen Zellen liegen und diese fast ganz ausfüllen; namentlich werden die Bastfaserstränge oft von Längsreihen kurzer Kristallkammern begleitet, welche durch Querteilung der Jungbastzellen entstehen (Fig. 173; vgl. Fig. 102, S. 1219). Bei vielen Koniferen ist das Calciumoxalat in Form kleiner Kriställchen der Membran eingelagert, und zwar meist in der Mittelschicht aller Radialwände (Fig. 170).

Im Zusammenhang mit den Exkretbehältern ist der große Gerbstoffgehalt des Bastes zu erwähnen, welcher bekanntlich bei manchen Bäumen so hoch ist, daß ihre Rinde zum Gerben des Leders benutzt wird. Der Gerbstoff findet sich hier freilich nicht in besonderen Behältern, sondern ist diffus im ganzen Parenchym des Bastes vorhanden. Diffus verteilt sind auch die nicht selten vorkommenden Alkaloide (z. B. in den sogenannten Chinarinden der Cinchona-Arten) und andere Exkretstoffe, dank denen die Rinde so vieler Holzgewächse pharmazeutische Verwendung findet.

Diese Konzentration verschiedener Exkretstoffe gerade im Bast wird uns nicht Wunder nehmen, wenn wir berücksichtigen, daß diese Stoffe zugleich sehr wirksame chemische oder (Kalkoxalatkristalle) mechanische Schutzmittel gegen Tierfraß sind. Infolge seiner peripherischen Lage und des Nährstoffreichtums seiner Gewebe ist der Bast den Angriffen tierischer Schädlinge besonders ausgesetzt und bedarf eines solchen Schutzes in hohem Grade. Zugleich mit dem Bast werden aber auch die nach innen von ihm liegenden Gewebe vor Tierfraß geschützt, namentlich auch das Kambium, welches ebenfalls reich an Nährstoffen ist, dabei aber sich durch besondere Zartheit auszeichnet und selber keine Exkrete enthält. Auf den Schutz des Kambiums kommt es wohl sogar in erster Linie an; denn solange das Kambium intakt ist, kann eine lokale Verletzung des Bastes bald durch Neubildung ausgeglichen werden; ist aber das Kambium lokal weggefressen, so bleibt an der betreffenden Stelle die Bildung sowohl des Bastes wie des Holzes aus, bis durch einen komplizierten Ueberwallungsprozeß die Wunde geschlossen und das Kambium regeneriert wird.

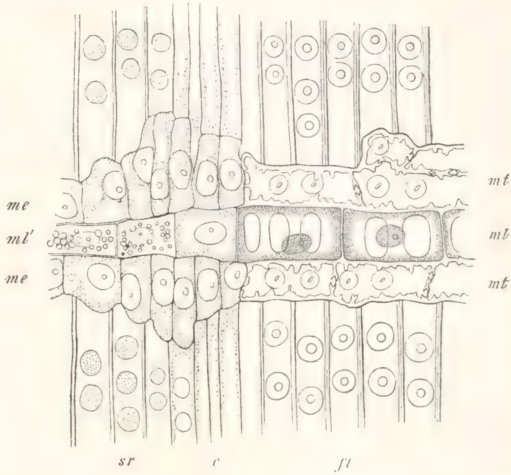


Fig. 175. Radialschnitt durch die Grenze von Holz und Bast der Zwergkiefer (Pinus Pumilio), im Sommer geschnitten. ft Fasertracheiden, c Kambium und Jungzuwachs, sr Siebröhren mit Siebtüpfeln. Im Markstrahl: mt Quertracheiden, ml lebende Holzmarkstrahlzellen; me eiweißführende, ml′ stärkeführende Bastmarkstrahlzellen. Nach Haberlandt

II. Nachträgliche Veränderungen im Bast. Wir haben schon früher betont, daß der einmal gebildete Bast infolge der beständigen Verdickung des Holzkörpers und der Einschiebung neuer Bastlagen schnell nach außen geschoben wird (vgl. Fig. 155 S. 1259). Die älteren Partien des Bastes unterliegen daher einer radialen Zusammendrückung zwischen dem Holz und dem neugebildeten Bast einerseits und der primären Rinde nebst Epidermis andererseits, und zugleich einer stetig zunehmenden Dehnung in tangentaler Richtung, da ja der ursprüngliche Umfang der sukzessiven Bastschichten um so kleiner war, ihr faktischer Umfang aber um so größer werden muß, je älter sie sind. Der Bast vermag der tangentalen Dehnung zu folgen, dank der Fähigkeit

seiner parenchymatischen Gewebe zu wachsen und sich durch Teilung zu vermehren, — ein als Dilatation bezeichneter Vorgang.

Die Dilatation erfolgt bei manchen Pflanzen, z. B. bei der Linde (Fig. 149, S. 1255), nur in den Markstrahlen, und zwar anfänglich nur in den breiteren, primären Markstrahlen. Man sieht daher diese an Querschnitten sich rapid und sehr stark nach außen verbreitern, wobei sowohl die Zahl wie der tangentale Durchmesser ihrer Zellen zunimmt. Die faszikularen Partien des Bastes hingegen bleiben zunächst unverändert und verschmälern sich nach außen; später werden sie durch die auch auf die sekundären Markstrahlen übergreifende Dilatation in je mehrere zusammenneigende keilförmige Stücke zerlegt. So erhält der Bast ein sehr charakteristisches „flammiges" Aussehen, welches im Durchschnitt eines Lindenzweiges schon dem bloßen Auge auffällt. — Bei der Mehrzahl der Pflanzen beteiligt sich an der Dilatation auch das Bastparenchym der faszikularen Partien; seine Zellen verbreitern sich tangental und vermehren sich, die Siebröhren und Bastfaserbündel werden dadurch auseinandergerückt, und so nehmen die älteren Bastzonen einen immer vorwiegender parenchymatischen Charakter an und sehen nach einigen Jahren ihrem ursprünglichen Zustand gar nicht mehr ähnlich.

Sehr häufig ist mit diesen Vorgängen eine nachträgliche Sklerose von Parenchymzellen verbunden. Einzelne Bastparenchymzellen oder Markstrahlzellen, kleine Gruppen oder zuweilen selbst ganze Schichten derselben verdicken mehr oder weniger beträchtlich ihre Membran und verholzen, und verwandeln sich so in Steinzellen (Fig. 176). Diese bilden einen sehr häufigen Bestandteil

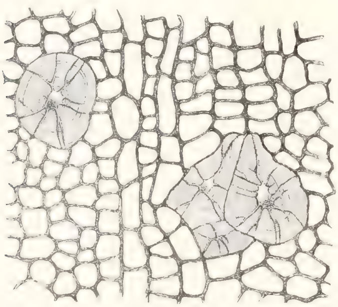


Fig. 176. Viburnum Lantana, älterer Teil des Bastes. Querschnitt. 300/1. Mit Steinzellen im Weichbast. Nach Möller.

des Bastes, aber nur seiner älteren Zonen, denn sie entstehen frühestens im zweiten Jahr durch die bezeichnete Metamorphose aus Zellen, welche bis dahin dünnwandige Bastparenchymzellen waren; nach außen, also mit steigendem Alter der Bastzonen, nimmt ihre Zahl meist stetig zu, und in manchen Pflanzen bilden sie die Hauptmasse des alten Bastes. Die Steinzellen können die ursprüngliche Form der Bastparenchymzelle beibehalten; oft geht aber der Sklerose ein erhebliches Breitenwachstum, zuweilen auch eine unregelmäßige Verzweigung der betreffenden Parenchymzelle voraus, und man findet alsdann einzelne sehr große und eventuell eigenartig geformte Steinzellen im Bast eingestreut.

Diese Produktion von Steinzellen, welche hier keine festigende Bedeutung haben können, ist als eines der mannigfaltigen Mittel zum Schutz des Bastes und Kambiums gegen Tierfraß anzusehen.

Die übrigen, nicht wachstumsfähigen Bastelemente verhalten sich bei der Dilatation ganz passiv. Die Siebröhren nebst Geleitzellen, welche meist schon nach der ersten Vegetationsperiode abgestorben sind, werden tangental gedehnt und radial zusammengedrückt, bis ihr Lumen ganz geschwunden ist. Wenn sie sich einzeln zwischen Parenchym befinden, so werden sie dabei ganz unkenntlich; wo sie aber größere Gruppen bilden, verwandeln sich diese in eine homogene knorpelartige, nur aus den zusammengepreßten Membranen bestehende Masse, welche man Hornbast genannt hat. Ein gleiches Schicksal erfahren Milchröhren und andere Exkretbehälter, mit Ausnahme der Kristallbehälter, welche dank den sie ausfüllenden harten Kristallen sich nicht zerdrücken lassen und daher unverändert bleiben. Die Bildung von Calciumoxalatkristallen pflegt übrigens während des Dilatationsvorganges noch stetig fortzuschreiten.

Unverändert bleiben natürlich auch die dickwandigen Bastfasern. Wo sie aber ausgedehntere tangentale Bänder bilden, werden diese, da sie dem Wachstum des Bastparenchyms nicht folgen können, schließlich durch die zunehmende Dehnung gesprengt und zerfallen in kleinere Bündel. In die entstehenden Lücken zwischen den Bastfasern wachsen alsbald die angrenzenden Parenchymzellen hinein, füllen dieselben aus und tragen durch ihr Wachstum zur weiteren Zerklüftung der Bastfasermassen bei. Oft ist aber auch der Erfolg ein anderer; die Parenchymzellen, welche zwischen die Bastfasern eingedrungen sind, unterliegen nämlich der oben besprochenen Sklerose, und die entstandenen Lücken im Hartbast werden durch Steinzellen gewissermaßen wieder zugemauert. So entstehen gemischte, aus langen engen Bastfasern und kurzen breiteren Steinzellen zusammengesetzte Sklerenchymbänder (Fig. 177, S. 1278).

III. Peridermbildung. Bevor wir das Schicksal des alten Bastes weiter verfolgen, müssen wir eine Abschweifung zu den außen

von ihm liegenden Geweben machen. Die primäre Rinde unterliegt mit zunehmendem Dickenwachstum den gleichen Einwirkungen von radialem Druck und tangentalem Zug wie die äußeren Bastzonen, und folgt ihnen ebenfalls durch Dilatationswachstum ihres lebenden Parenchyms; die Erscheinungen der nachträglichen Sklerose von Parenchymzellen, der Kompression nicht wachstumsfähiger weicher Elemente, der Sprengung des Sklerenchymringes, welcher häufig an der Grenze des Zentralzylinders gegen die primäre Rinde vorhanden ist, finden sich auch hier.

Auch die Epidermis kann durch Dilatation ihren Umfang vergrößern, und es gibt Holzpflanzen, bei denen dies jahre- oder selbst jahrzehntelang geschieht (Viscum, Ilex-Arten, Acer striatum); dies läßt sich äußerlich daran erkennen, daß Stamm und Zweige grün bleiben, da die Epidermis lichtdurchlässig ist und die Farbe des Chlorophylls der Rinde durchscheinen läßt. Das sind aber ganz seltene Ausnahmen. Bei fast allen Holzgewächsen wird die Epidermis der Stengel und Zweige schon im ersten Jahr, nach Abschluß des Längenwachstums der Internodien, in Mitteleuropa gewöhnlich zwischen Ende Mai und Ende Juli, durch Periderm ersetzt, was zur Folge hat, daß die grüne Farbe des Organs einer anderen, meist grauen bis braunen, weicht.

Entstehung, Bau und Eigenschaften des Periderms sind schon im Kapitel 4 (S. 1172 ff.) besprochen worden, und wir bringen hier nur in Erinnerung, daß Periderm die zusammenfassende Bezeichnung für das Phellogen und alle Produkte seiner Tätigkeit ist, also Kork (eventuell nebst Phelloid) und Phelloderm. Bezüglich Phelloderm und Phelloid, welche uns hier nicht weiter interessieren, sei auf S. 1172 und 1174 (Anmerkung) verwiesen.

Nach dem Ort seiner Entstehung unterscheidet man oberflächliches und inneres Periderm. Das oberflächliche Periderm, welches den Stengelorganen der meisten Holzpflanzen zukommt, entsteht manchmal in der Epidermis selbst (z. B. bei den Weiden), viel häufiger in der subepidermalen Zellschicht oder, wenn diese aus verdickten, nicht teilungsfähigen Zellen besteht, in der nächstinneren Zellschicht. Die Epidermis bedeckt das Periderm zunächst von außen, sie stirbt aber alsbald ab, und da sie nun der weiteren Dehnung nicht durch Wachstum folgen kann, wird sie gesprengt (wie in Figur 149, S. 1255, an einer Stelle zu sehen ist und mit der Zeit abgeworfen. — Das innere Periderm, welches sich bei den Stengelorganen der Cupressaceen (z. B. dem Wacholder), Ribes, Lonicera, Vitis u. a. sowie bei fast allen in die Dicke wachsenden Wurzeln findet, entsteht in einer tieferen Rindenschicht, den Leitsträngen mehr oder weniger genähert, manchmal in der direkt an das Phloem angrenzenden Zellschicht, innen von den Sklerenchymbelegen resp. dem Sklerenchymring (Fig. 150, S. 1255); in den Wurzeln bildet es sich stets im Perizykel. Alles nach außen vom Periderm befindliche Gewebe, also die ganze primäre Rinde oder ein großer Teil derselben, stirbt aus bald anzuführenden Gründen ab und wird mit der Zeit abgestoßen, so daß das Periderm an die Oberfläche des Organs kommt.

Uebergänge zwischen oberflächlicher und innerer Peridermbildung finden sich bei manchen kantigen oder gefurchten Stengeln; hier entsteht das Periderm unter den Furchen subepidermal oder überhaupt nahe der Peripherie, unter den Kanten aber in der Tiefe der Rinde; die Kanten werden also bald abgeworfen und der Stengel rundet sich ab.

Das einmal gebildete Phellogen bleibt bei den Holzgewächsen meist jahrelang, oft jahrzehntelang tätig; nach Maßgabe der zunehmenden Dicke des Organs vergrößert es, ebenso wie das Kambium, seinen Umfang durch Wachstum in tangentaler Richtung und vermehrt die Zahl seiner Zellen durch ab und zu stattfindende Radialteilungen (weshalb auch in dem produzierten Kork die Zahl der Radialreihen mit dem Alter zunimmt). Die gewebebildende Tätigkeit des Phellogens ist aber bei der großen Mehrzahl der Pflanzen nicht nur viel geringer als beim Kambium, sondern auch absolut sehr schwach; sie beschränkt sich auf die Produktion einiger, zuweilen (z. B. bei den Weiden) nur einer Schicht von Korkzellen jährlich. Die älteren, äußeren Korkschichten folgen dem Dickenwachstum des Organs relativ lange Zeit durch passive Dehnung; schließlich wird aber ihre Festigkeitsgrenze überschritten, sie reißen und schilfern ab. So werden in dem Maße, wie neue Korkschichten von innen hinzukommen, die äußeren eine nach der anderen abgestoßen; der Kork nimmt also nicht oder kaum an Dicke zu und bildet dauernd nur ein dünnes, aus wenigen Zellschichten bestehendes Häutchen. Die mit solcher Korkhaut versehenen Organe behalten, so lange keine weiteren Veränderungen eintreten, eine glatte Oberfläche. — Zuweilen, z. B. bei der Birke, wird die Tätigkeit des Phellogens nach den ersten paar Jahren intensiver, so daß die Korkhaut einige Millimeter Dicke erreicht. Auch hier blättert sie bekanntlich von außen allmählich in feinen Blättchen ab, diese bestehen aber nicht aus einzelnen, sondern aus je mehreren Zellschichten.

Viel seltener ist die Korkproduktion so massig, daß mächtige Korkkrusten zustande

kommen, welche bis zu mehreren Zentimetern Dicke erreichen können; solche bestehen immer aus relativ geräumigen, zartwandigen Korkzellen. So ist es bei den Korkeichen (Quercus suber und einigen anderen Arten, welche den Flaschenkork liefern), der Korkulme (Fig. 36, S. 1172) und noch einigen weiteren Pflanzen. Diese Korkkrusten blättern nicht gleichmäßig unter Beibehaltung einer glatten Oberfläche ab, wie die Korkhäute, sondern reißen infolge des Dickenwachstums von außen durch unregelmäßige, allmählich an Zahl und Tiefe zunehmende Längsrisse auf.

IV. Borkenbildung. Nur bei wenigen Holzpflanzen (z. B. bei der Buche) bleibt es bei der einmaligen Peridermbildung; die erstgebildete Korkhaut bleibt dauernd erhalten, und Stamm und Aeste behalten zeitlebens ihre glatte Oberfläche. Bei den übrigen Holzpflanzen wird früher oder später das ursprüngliche Oberflächenperiderm durch Borke ersetzt, und die Rinde nimmt, auch wenn sie anfänglich eine glatte Oberfläche hatte, die bekannte rauhe, meist rissige Beschaffenheit an. Diese Veränderung beginnt meist schon nach einigen Jahren, manchmal aber erst in höherem Alter der Stämme, bei der Eiche z. B. im 25- bis 35-sten, bei der Edeltanne erst gegen das 50-ste Lebensjahr, und bei der Birke bleibt die Borkenbildung auf den unteren Teil des Stammes beschränkt, während der obere Teil und die Aeste immer ihr glattes weißes Oberflächenperiderm behalten. — Auch bei den holzigen Wurzeln wird mit der Zeit eine Borke gebildet, welche derjenigen des Stammes und der Aeste derselben Pflanze ähnlich beschaffen ist.

Die Entstehung der Borke ist die Folge einer fortschreitenden Bildung neuer, innerer Peridermlamellen. Alles lebende Gewebe, welches nach außen von einer solchen Peridermlamelle liegt, stirbt alsbald ab, da ihm durch die undurchlässige Korkschicht die Zufuhr der Nährstoffe und des Wassers abgeschnitten ist. Die Borke ist also ein gemischter toter Gewebekomplex, bestehend aus Schichten abgestorbenen Rindengewebes, welche zwischen je zweien ebenfalls toten Korkschichten eingeschlossen sind.

Die Art und Weise der Bildung der Borke und ihre Beschaffenheit ist verschieden je nach der Lage des ursprünglichen, ersten Periderms.

Ist das erste Periderm oberflächlich, so haben die folgenden, in dem Rindengewebe entstehenden Peridermlamellen eine beschränkte Flächenausdehnung und schließen mit ihrem Rande an das Oberflächenperiderm an; sie schneiden aus der Rinde je eine flache, aus einer beschränkten Zahl von Zellschichten bestehende, unregelmäßig konturierte Schuppe heraus. Dies geschieht zunächst regellos an verschiedenen Stellen des Umfanges, bis die ganze Oberfläche mit solchen Borkenschuppen bedeckt ist. Der Prozeß geht dann in gleicher Weise weiter, wobei die Ränder der neugebildeten Peridermlamellen an die jeweilig nächsten äußeren Peridermlamellen ansetzen. So wird aus dem lebenden Rindengewebe ein Stück nach dem anderen herausgeschnitten und in eine Borkenschuppe verwandelt; bald ist die ganze primäre Rinde auf diese Weise entfernt, und der Prozeß greift nun auf den Bast über. Diese Abart der Borke, welche am meisten verbreitet ist, heißt **Schuppenborke** (Fig. 177).

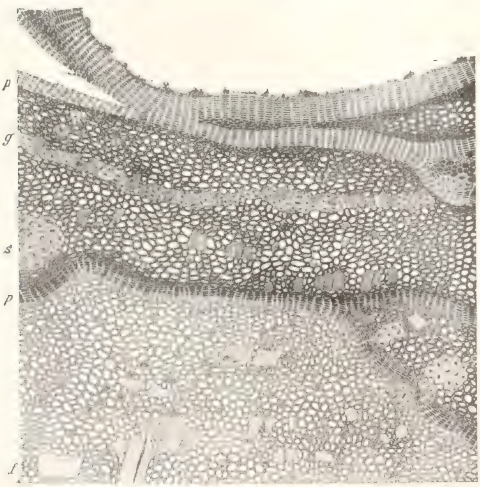


Fig. 177. Querschnitt durch die Borke der Eiche (Quercus sessiliflora). 35/1. p Korkschichten, f Bastfasern, s Steinzellen, g ein aus Bastfasern und Steinzellen gemischter Streif. Nach Kny.

Da die Borke ausschließlich aus toten Geweben besteht, so vermag sie der Zunahme des Organumfanges nicht zu folgen und ihre älteren, äußeren Partien müssen entweder abblättern oder zerreißen. Welches von

beiden geschieht, das hängt von den mechanischen Eigenschaften der Korklamellen ab. Ein exquisites Beispiel für das Abblättern der Schuppenborke bietet die Platane. Hier bestehen die Korklamellen aus einigen äußeren dünnwandigen und einigen inneren dickwandigen Zellschichten; an der Grenze beider erfolgt sehr leicht ein Zerreißen der dünnen Radialwände, und die Borkenschuppen lösen sich einzeln ab, bevor noch unter ihnen neue Borkenschuppen gebildet sind. Daher die charakteristische Buntscheckigkeit der Platanenstämme, weil die durch Ablösung einer Borkenschuppe frisch entblößte Oberfläche viel heller ist als die alten, noch anhaftenden Schuppen. Aehnlich verhält sich die Sache in den jüngeren Stammteilen und Aesten der gemeinen Kiefer (Pinus silvestris), doch mit dem Unterschied, daß die Ablösung der Schuppen (welche hier kleiner, dünner und rötlich gefärbt sind) später erfolgt, nachdem sich unter ihnen schon mehrere weitere Schuppen gebildet haben; die Rinde bleibt also hier ringsum gleichmäßig mit mehreren Schichten von Borkenschuppen bedeckt, die sich außen sukzessive ablösen, während von innen neue hinzukommen.

In der Mehrzahl der Fälle, auch bei der gemeinen Kiefer in höherem Alter, sind die Peridermlamellen widerstandsfähiger und es findet keine Ablösung von ganzen Borkenschuppen statt, sondern nur eine langsame Abnutzung der Borkenoberfläche durch Reibung und atmosphärische Einflüsse. Die Borke nimmt daher allmählich an Dicke zu und kann einen Durchmesser von mehreren Zentimetern erreichen. Im Durchschnitt sieht man leicht die Zusammensetzung der Borke aus zahlreichen Schichten von flachen, fest miteinander verbundenen Schuppen, welche durch dünne hellere Korklamellen voneinander abgegrenzt sind. Das Dickenwachstum des Organs führt hier aber zu einer Zerspaltung der Borkenoberfläche durch unregelmäßig anastomosierende Längsrisse, welche mit Zunahme des Umfanges und der Dicke der Borke immer zahlreicher, breiter und tiefer werden. Dieses ist das häufigste Verhalten; es ist das bekannte Bild, welches uns die Eichenstämme und überhaupt die älteren Stämme und Aeste der meisten Bäume bei äußerlicher Betrachtung darbieten. Verfolgt man den Uebergang von dem glatten zum rissigen Zustand der Oberfläche eines Stammes, welcher sich natürlich ganz allmählich vollzieht, so zeigt sich, daß das Aufreißen an den Lenticellen beginnt, welche poröse, also leichter zerreißbare Stellen in dem Oberflächenperiderm sind, und sich von hier aus allmählich nach oben und unten ausbreitet; an Stämmen geeigneten Alters hat man in verschiedener Höhe alle Stadien dieses Vorganges sehr schön nebeneinander.

Wenn das erste Periderm ein inneres ist, so wird durch dasselbe von vornherein eine zusammenhängende Borkenschicht abgeschnitten, welche den ganzen Pflanzenteil mantelförmig umhüllt. Auch die folgenden Peridermlamellen haben in diesem Fall die Form in sich geschlossener, das ganze Organ umgreifender Zylinderflächen, welche einander nirgends berühren; auch sie schneiden also von dem Rindengewebe nicht begrenzte kleine Schuppen, sondern ganze konzentrische Zylindermäntel ab, und es bildet sich sogenannte Ringborke. Jede neue Borkenschicht bildet ursprünglich eine zusammenhängende Hülle um das ganze Organ; bald erhält sie aber infolge des Dickenwachstums unregelmäßige Längsrisse und wird allmählich mehr und mehr in eine Anzahl von einzelnen Längssträhnen zerspalten, die nur noch hier und da miteinander zusammenhängen und schließlich sich ganz loslösen. So ist es z. B. bei Wacholder, Zypresse, Weinstock.

In besonders regelmäßiger Weise erfolgt die Ringborkenbildung bei der letztgenannten Pflanze: gegen Ende jeder Vegetationsperiode entsteht eine ringförmige Peridermlamelle, durch welche im ersten Jahr die ganze primäre Rinde, in jedem folgenden Jahr der ganze vorjährige Bast abgeschnitten wird, so daß im Winter immer nur die im letzten Jahr gebildete Bastzone noch am Leben ist (Fig. 150, S. 1255).

Funktionell ist die Borke ein zusammengesetztes Hautgewebe, welches die von ihr bedeckten Organe in verschiedener Hinsicht gegen äußere Unbilden schützt. Wenn schon eine einfache Korkhaut ein für ausdauernde Organe vollkommeneres Hautgewebe darstellt als die Epidermis (vgl. S. 1174), so gilt das noch in höherem Maße von der Borke und ganz besonders von der dicken, nicht abblätternden Schuppenborke, welche bei Bäumen die häufigste ist. Sie hat alle Eigenschaften einer Korkhaut, aber in verstärktem Grade, da sie ja zahlreiche Korkhäute in sich einschließt; und die abgestorbenen Partien von Rindengewebe, welche zwischen den Korklamellen liegen, tragen noch erheblich dazu bei sowohl die Durchlässigkeit für Wasser wie die Wärmeleitungsfähigkeit herabzusetzen. Die Borke bietet daher einen ganz vorzüglichen Schutz sowohl gegen Austrocknung wie gegen Temperaturschwankungen, insbesondere gegen das Erfrieren im Winter, indem dank ihr die Temperatur der lebenden inneren Gewebe nur ganz langsam abnimmt; man kann die Borke den warmen Pelz der Bäume nennen. Dazu kommt noch, daß das tote Rindengewebe der Borke reich an Stoffen ist, welche als Schutzmittel gegen Tierfraß wirken, namentlich an Gerbstoffen und ihren

dunkelfarbigen Umwandlungsprodukten, den Phlobaphenen, von denen die meist dunkelbraune Farbe der Borkenschuppen herrührt.

Werfen wir noch einen Rückblick auf die Bedeutung der besprochenen Vorgänge für den Bast. Wir sahen, daß die Bildung innerer Peridermlamellen früher oder später auf den Bast übergreift und die Umwandlung seiner äußeren Partien in tote Borke zur Folge hat. Von einem gewissen Alter des Organs an nimmt daher der Bast nicht mehr an Dicke zu, denn in dem Maße, wie er durch die Kambiumtätigkeit von innen zuwächst, nimmt er außen durch Borkenbildung ab. Die lebende Bastzone ist je nach der Pflanze bald breiter, bald schmäler, doch selten mehr als ein paar Millimeter breit; manchmal umfaßt sie nur den im letzten Jahr produzierten Bast, welcher übrigens, wegen des baldigen Absterbens der Siebröhren, allgemein der einzige voll funktionierende Teil des Bastes ist.

Dieses Verhalten des Bastes entspricht in gewisser Hinsicht ganz demjenigen des Holzkörpers, welcher durch Kernholzbildung allmählich von innen her abstirbt, so daß nur seine jüngere, äußere Zone, oft nur einen bis wenige äußerste Jahrringe umfassend, funktionsfähig ist. So sehen wir denn, daß die stetige Dickenzunahme der holzigen Pflanzenteile gewissermaßen nur eine scheinbare ist: lebend und tätig ist nur die jüngste Zone zu beiden Seiten des Kambiumringes; die Dicke dieser Ringzone bleibt von einem gewissen Alter an unverändert, und nur ihr Umfang vergrößert sich von Jahr zu Jahr, entsprechend der zunehmenden Größe der Krone und ihrer Laubmasse.

Literatur. ***J. Hanstein***, *Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Baumrinde, 1853.* — ***J. Möller***, *Anatomie der Baumrinden, 1882.* — ***H. Mohl***, *Untersuchungen über die Entwickelung des Korkes und der Borke, in Vermischte Schriften, 1845.* — *Ferner mehrere der im Kapitel* 4, 5, 10, 13 *genannten Werke.*

15. Das atypische Dickenwachstum.

I. Einleitendes. II. Ausgewählte Beispiele. III. Komplizierende Begleiterscheinungen.

I. Einleitendes. So einförmig der Modus des sekundären Dickenwachstums in seinen Hauptzügen bei der enormen Mehrzahl der Pflanzen ist, so viel Mannigfaltigkeit herrscht unter den relativ wenigen, aber absolut doch ziemlich zahlreichen Fällen, in denen das Dickenwachstum von dem gewöhnlichen Typus abweicht. Das Hauptkontingent stellen zu dieser Kategorie die holzigen Lianen (obwohl viele unter ihnen dem normalen Typus des Dickenwachstums folgen), und hier ist auch die Mannigfaltigkeit am größten. Die bei ihnen vorkommenden Abweichungen vom Typus führen, obwohl auf sehr verschiedenen Wegen, doch fast stets zu einem in gewisser Hinsicht ähnlichen Resultat, nämlich zu einer Stammstruktur, welche zugfest, aber zugleich biegsam und torsionsfähig ist; die Stämme von Kletterpflanzen bedürfen nämlich, da sie sich nicht selbständig aufrecht zu halten brauchen, weder der Biegungsfestigkeit noch der Festigkeit gegen longitudinalen Druck, dagegen kommt alles darauf an, daß diese langen und verhältnismäßig sehr dünnen Stengelorgane bei den Biegungen und Drehungen, denen sie in der Natur ausgesetzt sind, weder reißen noch brechen. Hierfür ist es von Nutzen, daß der Holzkörper nicht eine einheitliche steife Masse bilde, sondern durch weiches geschmeidiges Gewebe in eine Anzahl von Strängen oder dünneren Teil-Holzkörpern zerlegt sei, die möglichst nur in der Längsrichtung miteinander anastomosieren. Dies ist in gewissem Grade schon dann realisiert, wenn die faszikularen Partien des Holzes durch breite Markstrahlen in der ganzen Höhe der langen Internodien voneinander getrennt sind. Ist das Markstrahlgewebe dabei verholzt, so liegt freilich dennoch ein kompakter Holzkörper vor, und diesen Fall rechnen wir noch zum typischen Dickenwachstum; wenn aber das Markstrahlgewebe unverholzt, also weich bleibt, so ist das bereits einer der „Lianentypen", der aber von dem gewöhnlichen Typus der Stammstruktur nur unbedeutend abweicht.

Einen ökologisch verschiedenen Typus repräsentieren viele fleischige, rübenförmige Wurzeln und Knollen, welche als Reservestoffspeicher funktionieren; diese brauchen nicht fest gebaut zu sein, dagegen müssen sie möglichst viel Speichergewebe mit geräumigen Zellen und leicht permeablen zarten Membranen enthalten, in welchem Stärke, Zucker, fettes Oel usw. und daneben auch Wasser aufgehäuft werden kann. Dies kann freilich auf dem Wege erreicht werden, daß das sekundäre Dickenwachstum schwach bleibt oder ganz ausbleibt, während das Grundgewebe des Markes oder der primären Rinde oder beider mächtig ausgebildet ist, und so ist es auch tatsächlich vielfach, z. B. bei der Kartoffelknolle. In anderen Fällen aber sind es gerade die eigenartig ausgebildeten Produkte des sekundären Dickenwachstums, welche die Speicherfunktion übernehmen.

So wirft der ökologische Gesichtspunkt zwar einiges Licht auf die Abweichungen von dem gewöhnlichen Typus des Dickenwachstums, aber nur in den allgemeinsten Zügen; die einzelnen vorkommenden Abweichungen

ökologisch deuten zu wollen, wäre ein vergebliches Unterfangen. Ist doch schon die Existenz der Abweichungen überhaupt vom Nützlichkeitsstandpunkt nicht erklärbar, da der prinzipiell gleiche Nützlichkeitseffekt auch ohne sie erreichbar ist. So kann es denn nicht Wunder nehmen, daß es auch Fälle atypischen Dickenwachstums gibt, welche zu keiner der beiden oben besprochenen ökologischen Kategorien gehören und einer ökologischen Bedeutung wohl gänzlich entbehren.

Es ist hier natürlich nicht angebracht, die ganze Legion der bekannt gewordenen Anomalien des Dickenwachstums Revue passieren zu lassen. Wir beschränken uns auf Betrachtung einiger ausgewählter Beispiele, um von den Hauptrichtungen, in denen sich die Abweichungen vom Typus bewegen können, eine Vorstellung zu geben; wir beginnen mit den einfachsten, vom Typus am wenigsten abweichenden Fällen und gehen sukzessive zu den wesentlicheren Abweichungen über.

II. Ausgewählte Beispiele.

1. Typischer Kambiumring mit normaler Tätigkeit, aber das Holz besteht vorwiegend aus

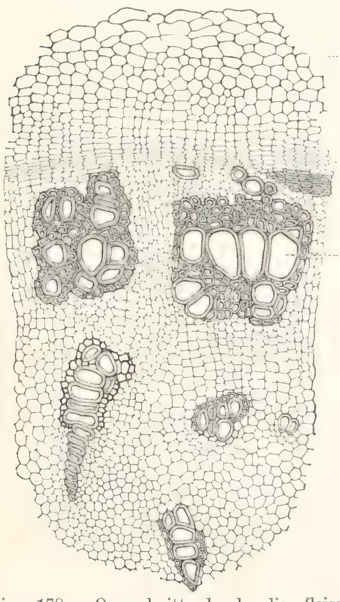


Fig. 178. Querschnitt durch die fleischige Wurzel der Tollkirsche (Atropa Belladonna). R Bast, C Kambiumzone; das Uebrige ist weiches parenchymatisches Holz mit eingestreuten Xyleminseln; G Gefäße. Nach Tschirch.

dünnwandigem unverholztem Parenchym, welches ein lufthaltiges Interzellularsystem enthält; nur durch seine Anordnung in Radialreihen pflegt dieses Gewebe seine Herkunft vom Kambium zu verraten. In diese Grundmasse sind stellweise Gruppen von sekundärem Xylem, aus einigen Gefäßen und verholztem Parenchym bestehend, eingestreut (Fig. 178), welche in der Längsrichtung zu einem Netzwerk von Strängen zusammenhängen; manchmal finden sich daneben isolierte Gruppen von Holzfasern, auch Exkretbehälter können eingestreut sein. Der Bau des Bastes ist dem des Holzes mutatis mutandis ganz ähnlich. — Dieser Typus findet sich bei einigen wenigen Bäumen, welche sich durch weiches, saftiges Holz auszeichnen (z. B. bei dem Melonenbaum, Carica Papaya), ferner bei einigen Lianen, besonders aber bei vielen fleischigen Wurzeln; als Beispiel kann Raphanus sativus (Rettig und Radieschen) dienen.

Bei manchen Wurzeln, z. B. bei der fleischigen Kulturform der Möhre (Daucus Carota), kommt noch die weitere Anomalie hinzu, daß Bast in größerer Menge produziert wird als Holz; das letztere pflegt in solchen Fällen eine merklich festere Konsistenz zu haben als der Bast, woran es bei der Möhrenwurzel neben seiner helleren Farbe schon makroskopisch unterschieden werden kann.

2. Typus der Bignoniaceen-Lianen. Kambium mit normaler Tätigkeit und normalen Produkten, aber an vier einander kreuzweis gegenüberliegenden schmalen Stellen produziert es viel weniger Holz und dafür viel mehr Bast als sonst. Der Holzkörper ist daher mit vier tiefen Längsfurchen versehen, welche von Vorsprüngen des Bastes ausgefüllt sind (Fig. 179), und der Kam-

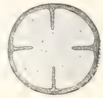


Fig. 179. Bignonia capreolata, Querschnitt eines älteren Stammes. 1/1. Die schraffierte Rinde besteht aus einer dünnen Borke und Bast. Die dunkler gezeichneten Ringe im Holz (Jahrringe?) sind Zonen von dicht gestellten großen Gefäßen.

biumring ist in acht getrennte Abschnitte zerfallen, von denen vier breitere der Peripherie, vier schmälere der Achse des Stengels genähert sind. Bei manchen Gattungen verbreitern sich die Furchen stufenweise nach außen (Fig. 180),

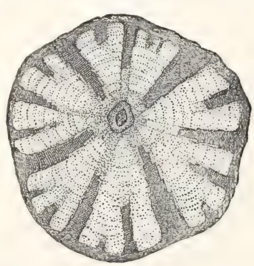


Fig. 180. Stammquerschnitt von Bignonia spec. Nach Frank.

weil an ihren Rändern weitere schmale Kambiumstreifen ebenfalls vorwiegend Bast zu bilden beginnnen. Endlich können periodisch neue, weniger tief in den Holzkörper eindringende Furchen hinzukommen, indem von Zeit zu Zeit neue Kambiumstreifen anfangen eine anormale Tätigkeit zu entwickeln (Fig. 180); so wird der Holzkörper allmählich immer mehr zerspalten und erhält eine kompliziert gelappte Form.

3. Polystelischer Typus (Sapindaceen-Lianen). Kambiumtätigkeit und ihre Produkte typisch, aber das Kambium bildet von vornherein nicht einen, sondern mehrere nebeneinanderliegende Ringe (Stelen). Schon im primären Zustand der Internodien sind die Leitstränge zu einem unregelmäßigen, mit sehr tiefen Ausbuchtungen versehenen Kreis angeordnet; das Kambium folgt bei seiner Entstehung diesen Ausbuchtungen nicht, sondern jede derselben erhält einen besonderen geschlossenen Nebenring von Kambium. Indem nun jeder Kambiumring in normaler Weise nach seinem Zentrum hin Holz, nach seiner Peripherie hin Bast bildet, entstehen mehrere Holzkörper von meist ungleichem Durchmesser, die voneinander vollkommen durch Streifen von Grundgewebe und Bast getrennt sind. Diese Holzkörper sind von einer gemeinsamen Rindenschicht umgeben, der Stamm ist also äußerlich einheitlich, nur oft mit Längswulsten und Furchen versehen. Das Querschnittsbild ändert sich vielfach mit wechselnder Höhe (Fig. 181), da einzelne Holzkörper hier und da

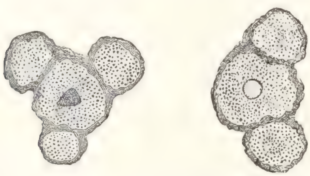


Fig. 181. Querschnitte desselben Stammes von Serjania paniculata, in verschiedener Höhe. Nach Frank.

miteinander verschmelzen und sich weiter in anderer Anordnung wieder abtrennen.

4. Das normale Kambium ist nur kurze Zeit tätig oder kommt überhaupt nicht zur Ausbildung. Statt seiner entsteht ein parenchymatischer Verdickungsring außerhalb der primären Stränge, durch tangentale Teilungen in einer der innersten Schichten der primären Rinde oder in den äußersten parenchymatischen Schichten des Zentralzylinders (dem Perizykel). Dieser Verdickungsring bleibt dauernd tätig und produziert neues, sekundäres Gewebe in ähnlicher Weise wie der Kambiumring, aber nur nach innen (nach außen allenfalls wenige Zellschichten). In dem Jungzuwachs entstehen durch Längsteilungen einzelner Zellreihen Desmogenstränge, welche sich zu sekundären Leitsträngen entwickeln; die übrigen Zellen des Jungzuwachses gehen ohne Teilung direkt in den Dauerzustand über und bilden ein sekundäres Grundgewebe oder Zwischengewebe, in welches die sekundären Leitstränge eingebettet sind.

Dieser, von dem typischen schon stark abweichende Modus des Dickenwachstums findet sich erstens in den Stengelorganen vieler Chenopodiaceen, Amarantaceen und einiger verwandter Dikotylen-Familien; es sind das meist krautige Pflanzen (darunter einige unserer gemeinsten Unkräuter), Sträucher oder Bäume, nur wenige Lianen. Die sekundären Leitstränge, welche ja nach der Lebensdauer des Organs in geringer bis großer Menge gebildet werden und meist regellos in das Zwischengewebe eingestreut sind, haben den gleichen kollateralen Bau wie die primären Leitstränge (nur ohne dehnbare Erstlingsgefäße im Xylem). Das Zwischengewebe ist bei krautigen Pflanzen meist zartwandig, parenchymatisch; bei den Holzpflanzen wachsen seine Zellen teilweise zu langen spitzen Sklerenchymfasern aus, ihre Membran verholzt und verdickt sich manchmal sehr stark, so daß der Sekundärzuwachs ganz die Beschaffenheit festen Holzes annimmt und minunter sogar sehr hart wird; er unterscheidet sich aber von echtem Holz leicht dadurch, daß er die Phloemteile der sekundären Leitstränge einschließt.

Ein besonderes Interesse erhält dieser Modus des sekundären Dickenwachstums dadurch, daß ihm ferner auch die Stämme und stärkeren Wurzeln der baumartigen Liliaceen-Gattungen Dracaena, Cordyline, Yucca und Aloe folgen, d. i. der einzigen Monokotylen, welche ein den holzigen Dikotylen und Gymnospermen in bezug auf die Intensität vergleichbares sekundäres Dickenwachstum haben; der berühmte Drachenbaum (Dracaena Draco) von Teneriffa war einer der dicksten bekannten Baumstämme auf der Welt. Das Dickenwachstum dieser Pflanzen (Fig. 182) unterscheidet sich in keinem wesentlichen Punkt von dem der hierhergehörigen Dikotylen. Eine Eigentümlichkeit der baumförmigen Liliaceen ist es aber, daß die sekundären Leitstränge konzentrisch gebaut sind (auch wenn die primären Leitstränge des Stammes kollateral sind, wie bei Dracaena und Yucca); sie bestehen aus einem kleinen Phloem, welches rings von einer bis mehreren Schichten dickwandiger, mit runden Hoftüpfeln versehener Fasertracheiden umgeben ist. Das Zwischengewebe ist parenchymatisch, aber mit verholzter und etwas verdickter Membran, so daß auch hier ein fester und kompakter Scheinholzkörper zustande kommt.

5. Dieser Modus unterscheidet sich von dem vorigen darin, daß die Tätigkeit des außerhalb der primären Leitstränge gebildeten Verdickungsringes eine begrenzte ist: sie erlischt nach Produktion eines Kreises von sekundären Leitsträngen. Außerhalb von diesen entsteht dann in gleicher Weise ein zweiter Verdickungsring, welcher ebenfalls einen Kreis von sekundären Leitsträngen (nebst Zwischengewebe) bildet und dann in Dauergewebe übergeht, um einem dritten Verdickungsring Platz zu machen usw. So entsteht allmählich eine ganze Reihe von ungefähr konzentrischen Strangkreisen, von denen jeder (mit Ausnahme des innersten, primären) einem besonderen Verdickungsring seine Entstehung verdankt (Fig. 183).

Ein solches Verhalten ist verhältnismäßig verbreitet. Es findet sich erstens in den Wurzeln der meisten der unter 4. genannten Dikotylen-Familien; ein bekanntes Beispiel bietet die Wurzel

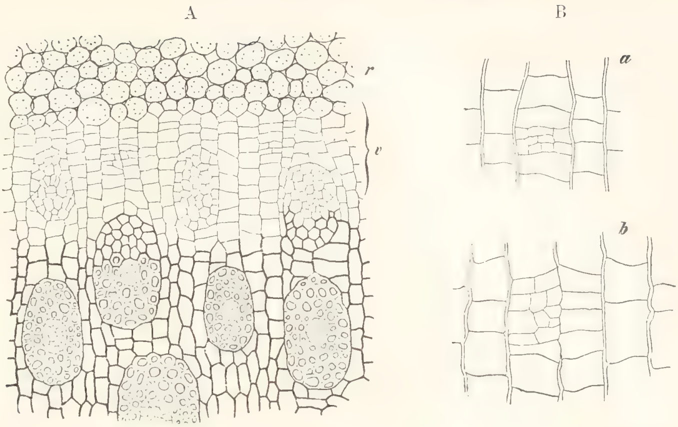


Fig. 182. A Querschnitt durch den Stamm von Dracaena marginata. r primäre Rinde, v Verdickungsring und Jungzuwachs; unten ausgebildetes sekundäres Gewebe mit konzentrischen Leitsträngen. B Anlegung von Desmogensträngen im Jungzuwachs, stärker vergrößert. Nach Haberlandt.

der Zuckerrübe (Beta vulgaris), deren mit bloßem Ange im Querschnitt sichtbare konzentrische Ringzonen eben Kreise von sekundären Leitsträngen sind. Ebenso ist es bei den aufrechten Stämmen einiger Pflanzen aus denselben und anderen Familien, und endlich bei verschiedenen Lianen.

Die sekundären Leitstränge sind kollateral und den primären ganz ähnlich (Fig. 183). Sie können, wie diese, ein normales Kambium an der Grenze von Xylem und Phloem ausbilden, welches eventuell auch das Zwischengewebe durchsetzt, sich zu einem Kambiumring schließt und eine Zeitlang in der gewöhnlichen Weise Holz nach innen, Bast nach außen produziert; es entstehen alsdann mehrere konzentrische, alternierend ineinander geschachtelte Holz- und Bastringe, von denen das innerste Paar seiner Entstehung nach normal, die folgenden sozusagen akzessorisch sind.

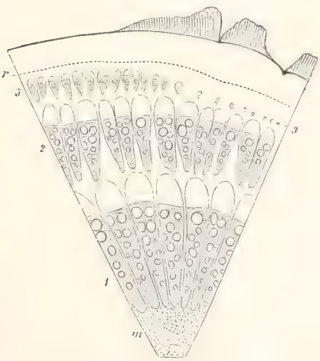


Fig. 183. Stück eines Zweigquerschnittes von Gnetum scandens. 8/1. m Mark, außen von r primäre Rinde, von rissigem Kork bedeckt. 1 Kreis der primären Leitstränge, 2, 3 Kreise von sekundären Leitsträngen. Das Xylem der Leitstränge schraffiert mit Aussparung der größeren Gefäße, das Phloem umrandet. Nach de Bary.

III. Komplizierende Begleiterscheinungen. Alle besprochenen Typen des Dickenwachstums können noch durch Begleiterscheinungen kompliziert werden, die an sich nicht als Anomalien des sekundären Dickenwachstums betrachtet werden können und zum Teil auch bei Pflanzen mit typischem Dickenwachstum (besonders bei Lianen) vorkommen.

a) Exzentrisches Dickenwachstum. Die Exzentrizität geht bei Lianen oft so weit, daß das Kambium resp. der Verdickungsring nur in bestimmten Partien des Umkreises überhaupt entsteht und der Zuwachs nicht in Form von Ringen, sondern nur von Ringstücken erfolgt. Geschieht dies an mehreren Stellen des Umkreises, so entstehen, je nach der relativen Breite der wirksamen Kambiumstreifen, tief gefurchte oder mit mehreren flügeligen Längsleisten versehene Stämme. Erfolgt aber das Dickenwachstum vorwiegend oder ausschließlich an zwei opponierten Längskanten oder nur an einer

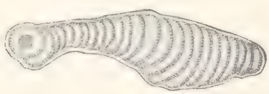


Fig. 184. Querschnitt eines extrem exzentrisch verdickten Stammes von Elissarrhena grandifolia (Menispermaceae). 1/1. Nach Schenck.

Seite, so kommt es zur Bildung mehr oder weniger stark abgeflachter, bandförmiger Stämme (Fig. 184; das Dickenwachstum dieser Liane gehört im übrigen dem Typus 5 an).

b) Zerklüftung des Holzkörpers kommt zustande durch nachträglich einsetzendes Wachstum und Vermehrung (Wucherung) der im Holz enthaltenen lebenden parenchymatischen Gewebe.



Fig. 185. Querschnitt eines alten Stammes von Bauhinia spec., mit zerklüftetem Holzkörper. Die Holzmassen punktiert, weiches Parenchym und Bast weiß gelassen. $^1/_2$ der natürlichen Größe. Nach Schleiden.

Ist der hierdurch entwickelte Druck groß genug geworden, so wird das Holz gesprengt; in die entstehenden Lücken wachsen die Parenchymzellen hinein, füllen sie aus und vergrößern die Klüfte des Holzes noch durch ihre fortgesetzte Wucherung. So kann ein anfänglich zusammenhängender Holzkörper allmählich in eine große Zahl isolierter Holzstränge zerlegt werden, wobei köchst komplizierte Strukturen zustande kommen, wie z. B. bei der in Figur 185 dargestellten Liane.

c) Um die durch Zerklüftung entstandenen Holzstränge, und ebenso um die isolierten Xylemstränge bei den Dickenwachstumstypen 1, 4, 5, können sich durch Teilungen in dem sie rings umgebenden Parenchym kleine lokale Verdickungsringe bilden (Fig. 186), welche Holz nach innen und eventuell auch Bast nach außen (bezogen auf ihr eigenes Zentrum) bilden, so daß inmitten der sekundären Gewebemassen isolierte, selbständig sich verdickende kleine Holz- oder Holzbastkörper zustande kommen. Auch unabhängig von den bereits vorhandenen Xylemsträngen können in dem Parenchym ebensolche akzessorische Meristeme auftreten, teils ebenfalls in Form kleiner in sich geschlossener Kreise, teils in Form offener Streifen (Fig. 186 links unten), oder selbst als zusammenhängende, dem Kambiumring parallele innere Verdickungsringe; auch diese bilden Holz und Bast, entweder

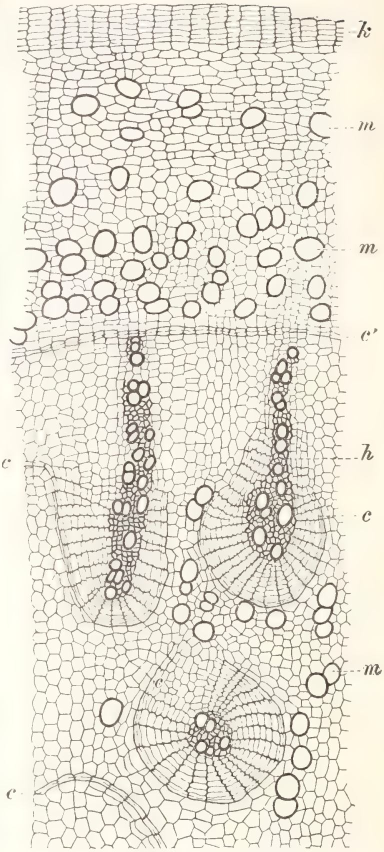


Fig. 186. Querschnitt des peripherischen Teils der Jalapenknolle (von Exogonium purga). k Kork, c Kambium; zwischen beiden die Rinde, unterhalb von c′ das saftige Holz mit eingestreuten Xylemgruppen h; teils um diese, teils unabhängig von ihnen entstehen lokale Verdickungsringe c; m Milchsaftzellen. Nach Tschirch.

in der normalen oder auch in inverser Richtung, d. i. Holz nach außen, Bast nach innen. Damit ist der Gipfel der Verwickelung erreicht.

Literatur. *C. Nägeli, Das Dickenwachstum des Stengels bei den Sapindaceen, in Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, Heft* 4, *1868.* — ***H. Schenck**, Beiträge zur Anatomie der Lianen, 1893.* — ***Millardet**, Anatomie des Yucca et Dracaena. Mémoires Soc. Sc. Nat. de Cherbourg,* II, *1865.*

Wladislaw Rothert.

Berichtigung.

Bei der Biographie „Endlicher" füge unter „Literatur" hinzu: Haberland, G., „Briefwechsel zwischen Franz Unger und Stephan Endlicher", Berlin 1899. Dort wird der Nachweis erbracht, daß E. eines natürlichen Todes gestorben ist.

G. Pätz'sche Buchdruckerei Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.